

Estudio anatómico del esqueleto en el género *Gallotia* (Squamata: Lacertidae)

FABIOLA BARAHONA¹, LUIS FELIPE LÓPEZ-JURADO² & JOSÉ ANTONIO MATEO²

¹Department of Anatomy and Developmental Biology, University College London, Rockefeller Building, University Street, London WC1E 6JJ. UK.

²Departamento de Biología, Universidad de Las Palmas, Apart. 550.35080, Las Palmas de Gran Canaria. Spain.

Resumen: Hemos realizado un estudio intra e interespecífico del esqueleto de las cinco especies que integran el género *Gallotia*. Los objetivos de este estudio han sido describir la anatomía de *Gallotia* spp y definir los caracteres que pueden ser utilizados en la diagnosis y en la identificación de las especies actuales y de los restos subfósiles. Se han identificado un total de 19 caracteres variables entre las especies de *Gallotia*, de los cuales 15 experimentan también cambios durante la ontogenia postnatal. De estos caracteres, 11 presentan estados de carácter limitados a una de las cinco especies: *G. atlantica* (4), *G. caesaris* (1), *G. stehlini* (3) and *G. simonyi* (3).

Palabras clave: Squamata, Lacertidae, *Gallotia*, anatomía comparada.

Abstract: Anatomical study of the skeleton in the genus *Gallotia* (Squamata: Lacertidae).- We carried out an intra-interspecific study of the skeleton of the five living species that make up the genus *Gallotia*. The aims of this study were to describe the anatomy of *Gallotia* spp and to determine the characteristics that could be used in the diagnosis and identification of the living species and subfossil remains. A total of 19 osteological characters showing interspecific variation are identified, fifteen show ontogenetic variation and 11 of them have states which are limited to one of five species: *G. atlantica* (4), *G. caesaris* (1), *G. stehlini* (3) and *G. simonyi* (3).

Key words: Squamata, Lacertidae, *Gallotia*, comparative osteology.

INTRODUCCIÓN

A pesar de que los estudios anatómicos en osteología de reptiles han sido uno de los campos de investigación en los que se viene trabajando desde más antiguo en Biología, el conocimiento del esqueleto en los lacértidos y, en concreto del género *Gallotia*, es escaso y parcial ya que está basado en el estudio de una única especie o de una estructura determinada sin tener en cuenta las posibles variaciones interespecífica e intraespecíficas (SIEBENROCK, 1894).

Resulta evidente que los estudios de osteología comparada y variabilidad intraespecíficas en faunas actuales son de gran importancia para la determinación taxonómica de las forma más recientes, plio-pleistocénicas (BARAHONA & BARBADILLO, 1998). La falta de dichos estudios ha originado una escasez de trabajos publicados sobre restos de lacértidos del registro fósil reciente (SANCHIZ, 1987, 1991; SANZ & SANCHIZ, 1980; BARBADILLO, 1989b) y en algunos casos una falta de rigor en la determinación taxonómica.

Actualmente en las Islas Canarias hay cinco especies de lacértidos pertenecientes al género endémico *Gallotia*: *Gallotia atlantica*, *Gallotia galloti*, *Gallotia caesaris*, *Gallotia stehlini* y *Gallotia simonyi*. También se han descrito para este género dos especies extintas que

alcanzaban mayores tamaños que las actuales: *Gallotia goliath* y *Gallotia maxima*. Si bien se ha propuesto el gran parecido de ambas especies (ESTES, 1983; PREGIL, 1986) y de la primera con *G. simonyi* (CASTILLO *et al.*, 1994); ESTES (1983) las considera separadas, proponiendo que se revise el material fósil y que se realicen estudios intra e interespecíficos de las especies actuales a fin de determinar la validez de los caracteres utilizados en las diagnosis de las especies extintas.

El propósito de este trabajo es llevar a cabo un estudio intra e interespecífico de la anatomía del esqueleto de las cinco especies que integran el género *Gallotia* a fin de poder definir los caracteres variables interespecíficamente y así facilitar la identificación de los restos pleisto-holocénicos de este género.

MATERIAL Y MÉTODOS

Han sido estudiados esqueletos transparentados y desarticulados de *G. atlantica*, *G. galloti*, *G. caesaris*, *G. stehlini* y *G. simonyi* pertenecientes a las siguientes colecciones: Museum Alexander Koenig (Bonn), Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg (Frankfurt am Main), Natural History Museum (London), University College London, Unidad de Paleontología de la Universidad Autónoma (Madrid), Estación Biológica de Doñana

(CSIC) (Sevilla) y Departamento de Biología de la Universidad de Las Palmas (Gran Canaria). Las abreviaturas de las diferentes instituciones utilizadas en el texto son: ZFMK (Museum Alexander Koenig), SMF (Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg), UAMR (Universidad Autónoma de Madrid), EBD (Estación Biológica de Doñana), BP (Universidad de Las Palmas).

Se han incluido ejemplares desde el estado de recién nacido hasta el adulto de ambos sexos y de todas las especies excepto de *G. simonyi*, de la que sólo se dispuso de material subfósil. Las ilustraciones han sido hechas con una cámara clara acoplada a una lupa binocular. En la descripción de los huesos hemos seguido los criterios propuestos por BARBADILLO (1989b) y BARAHONA (1996), adaptándolos a las particularidades de estas especies. Los ilustraciones han sido realizadas en ejemplares adultos a excepción de los huesos del neurocráneo y la mandíbula que fueron hechas utilizando individuos de tamaños intermedios ya que en el estado adulto estos huesos están fusionados. Describimos la anatomía de *G. atlantica* y el resto de las especies las comparamos con ésta. Para facilitar la descripción anatómica de cada hueso, éstos han sido agrupados con respecto a su origen y a la posición que ocupan en el cráneo. En el texto no se describe la forma de cada hueso ni de sus procesos; los procesos son señalados en las ilustraciones. Las diferencias interespecíficas se indicarán sólo en el caso de que existan así como se indicarán aquellas variaciones intraespecíficas más notables.

RESULTADOS

1. El cráneo (Figura 1)

1.1. Dermatocráneo

Forman el dermatocráneo los huesos de origen dermal. Pueden ser clasificados en relación a su posición en el cráneo en: techo craneal, huesos con dientes de la mandíbula superior, huesos circunorbitales, huesos temporales y huesos del paladar.

1.1.1. Techo craneal (Figura 2). Forman el techo craneal el nasal, el frontal y el parietal.

El nasal es un hueso par situado en la parte más anterior del techo craneal. Cubre dorsalmente la cápsula nasal y su borde anterior forma el borde posteromedial de la fenestra exonarina. En su superficie son visibles forá-

menes para los vasos sanguíneos y para las ramas del nervio oftálmico, división del nervio trigémino (V) (OELRICH, 1956). Ambos nasales suturan medialmente y articulan con el premaxilar, maxilar y frontal (Figura 1).

El frontal también es un hueso par, dispuesto posteriormente al nasal. Ambos frontales forman los márgenes dorsomediales de las órbitas y contribuyen junto con el parietal en cubrir dorsalmente el encéfalo. Los frontales articulan anteromedialmente con los nasales; anterolateralmente con el maxilar y el prefrontal; posterolateralmente con el postorbitofrontal; posteriormente con el parietal y ventralmente con el palatino (Figura 1).

El frontal es par a lo largo de toda la ontogenia postnatal sin embargo en *G. galloti*, *G. caesaris*, *G. stehlini* y *G. atlantica laurae* tienden a fusionarse en los ejemplares de gran talla.

El parietal es un hueso impar situado en posición posterior al frontal. Este hueso junto con el frontal dan cobertura dorsal al encéfalo y al neurocráneo. El parietal articula anteriormente con el frontal y lateralmente con el postorbitofrontal. Los procesos posterolaterales contactan lateralmente con los huesos supratemporales y ventralmente con el proceso paraoccipital del hueso otooccipital. Ventralmente, la fosa parietal articula con el supraoccipital a través del proceso ascendente cartilaginoso del techo sinótico y, las crestas laterales del parietal se unen a través de ligamentos con el extremo distal del epipterigoides (Figura 1).

El parietal experimenta cambios durante la ontogenia postnatal. En ejemplares juveniles no existe contacto entre las crestas posterolaterales y anterolaterales, los osteodermos y las interdigitaciones son escasas, el margen posterior es cóncavo y los procesos posterolaterales están escasamente desarrollados.

1.1.2. Huesos portadores de dientes de la mandíbula superior (Figura 2). Forman esta región el premaxilar y el maxilar.

El premaxilar delimita la zona más anterior del cráneo y, junto con el maxilar, va a formar la mandíbula superior. A ambos lados de la base del proceso posterodorsal se disponen los forámenes nasales, que dan salida a las ramas del nervio oftálmico (I) y a vasos sanguíneos (OELRICH, 1956). El premaxilar contacta con la zona anterior de ambos maxilares a través de una estructura articular en forma de U. Este complejo articular forma el borde anteroven-

tral de la fenestra exonarina. El proceso posterodorsal se introduce entre ambos nasales y en la región palatal, el premaxilar contacta medialmente con los bordes anteriores de los vómeres (Figura 1). El proceso posterodorsal del premaxilar experimenta cambios durante la ontogenia postnatal, en los ejemplares juveniles y de mediano tamaño sus márgenes son paralelos mientras que en los adultos este proceso tiene forma de flecha. *G. galloti*, *G. caesaris*, *G. stehlini* y *G. simonyi* presentan los márgenes de proceso posterodorsal paralelos en toda la ontogenia postnatal (Figura 9).

El maxilar es un hueso par que contribuye a formar la mayor parte de la mandíbula superior y la zona lateral de la región anterior del cráneo. En la base del proceso anterior se abre el foramen vómeronasal que da salida a las ramas cutáneas del nervio alveolar superior (división de la rama maxilar del nervio trigémino, V) y a la arteria maxilar (OELRICH, 1956). En la cara dorsal de la plataforma palatal se sitúa la cápsula nasal y en su superficie ventral se adosan los dientes maxilares. El maxilar articula con el premaxilar, el lacrimal, yugal, nasal, prefrontal, frontal, septomaxilar, vómer, palatino y ectopterigoides (Figura 1). El proceso dorsal de este hueso está menos desarrollado en juveniles.

1.1.3. Huesos circunorbitales (Figura 2). Forman la región circunorbital el prefrontal, lacrimal, yugal y postorbitofrontal.

El prefrontal es un hueso par localizado en la zona anterior de la órbita. Este hueso forma el margen anteromedial de la órbita ocular, define el margen dorsolateral del foramen lacrimal y, junto con el frontal, forma una pared que separa la órbita ocular de la cápsula nasal. El prefrontal articula con el frontal, lacrimal, palatino y yugal (Figura 1).

El lacrimal es un hueso par, de pequeño tamaño y localizado en la zona anterolateral de la órbita ocular (Figura 1). Este hueso define el margen ventral del foramen lacrimal y es visible en vista lateral de cráneos articulados. Este hueso se sutura con el prefrontal, el maxilar y el yugal.

El yugal es un hueso par, localizado en la zona lateral del cráneo que contribuye a formar el borde ventral y posteroventral de la órbita ocular y la mayor parte del arco postorbital. La zona ventral de este hueso está perforada por un número variable de forámenes para las ramas cutáneas del nervio maxilar y los vasos sanguíneos. El yugal articula con el la-

crimal, el maxilar, el postorbitofrontal, el ectopterigoides y el palatino. *G. simonyi* carece de proceso medial en la plataforma palatal, en *G. stehlini* este carácter es variable y ambas especies presentan un proceso cuadradoyugal bien definido. Los adultos de *G. galloti* y *G. caesaris* se caracterizan por una pérdida de escotadura en el proceso cuadradoyugal (Figura 9).

El postorbitofrontal es un hueso par que deriva de la fusión del postfrontal y el postorbital. Su borde anterior forma el margen posterior de la órbita ocular mientras que su borde posterior define anteriormente la ventana supratemporal. El postorbitofrontal articula con el frontal, el yugal, el parietal y el escamoso (Figura 1).

1.1.4. Huesos Temporales (Figura 2). Los huesos de la región temporal son el escamoso y el supratemporal.

El escamoso es un hueso par localizado en la región dorsotemporal del cráneo. Este hueso forma el margen lateral de la fenestra supratemporal y participa en la cinesis del cuadrado. Su margen anteromedial sutura con el borde posterolateral del postorbitofrontal. En su región posterior articula medialmente con el supratemporal y ventralmente con el cuadrado (Figura 1). En todas las especies este hueso experimenta un ensanchamiento posterior durante la ontogenia postnatal.

El supratemporal es un hueso par, localizado en ambos ángulos posterolaterales del cráneo, entre el escamoso y el proceso posterolateral del parietal. Este hueso constituye el límite posterior de la fenestra supratemporal y participa en la cinesis del cuadrado. Articula con el escamoso, con el proceso paraoccipital del otooccipital, con el proceso posterolateral del parietal y con el cóndilo cefálico del cuadrado (Figura 1).

1.1.5. Huesos del paladar (Figura 2). La región palatal está definida por cinco huesos: vómer, palatino, ectopterigoides y pterigoides. El paraesfenoides podría ser incluido en la región palatal por la posición que ocupa pero, dado que está fusionado al hueso basiesfenoides, se considera más apropiado estudiarlo conjuntamente con el neurocráneo.

El vómer es un hueso par situado en la porción más anterior del paladar. Ambos vómeres se disponen paralelamente, de tal manera que las dos terceras partes de sus bordes anteromediales contactan entre sí, definiendo la línea media longitudinal del cráneo. Sus regiones

posteriores se encuentran separadas por el seno palatino medio. Dorsalmente al vómer se sitúan el órgano vomeronasal (órgano de Jacobson) y el septomaxilar. En la zona anterior del vómer se abren los forámenes para las ramas del nervio palatino anterior y para las venas y arterias nasales inferiores (OELRICH, 1956). El vómer articula con el proceso incisivo del premaxilar, con la plataforma palatal del maxilar y con el palatino. El septomaxilar se superpone dorsalmente a la región anterior del vómer (Figura 1).

El septomaxilar divide la cavidad nasal en dos cámaras, una superior y otra inferior. En la cámara superior se aloja la cápsula nasal y en la inferior el órgano de Jacobson. Los procesos anterolateral y posterolateral descansan sobre el borde lateral del proceso palatal del maxilar, y el proceso posteromedial se superpone al vómer. Los márgenes mediales de ambos septomaxilares contactan, definiendo la línea media del cráneo.

El palatino es un hueso par situado en posición posterior al vómer. El margen lateral de este hueso contribuye a formar el límite medial de la fenestra infraorbital. Al igual que los vómeres, ambos palatinos se disponen paralelamente sin llegar a contactar entre sí sus bordes mediales. El espacio existente entre ambos huesos es el espacio palatino. Ambos palatinos van a formar el suelo de las órbitas y de la parte posterior de las cápsulas nasales. En su superficie se observa el foramen infraorbital que está atravesado por las ramas del nervio maxilar (V) y por vasos sanguíneos. El palatino articula con el vómer, el maxilar, el yugal, el ectopterigoides y el pterigoides. El palatino en *G. stehlini* es relativamente más corto que en el resto de las especies y en el proceso posterior ambos márgenes son paralelos (Figura 9) a diferencia del resto de las especies en que los márgenes son convergentes.

El ectopterigoides se localiza en la zona lateroventral del cráneo. Este hueso pone en contacto los huesos del paladar y el conjunto de los huesos del techo craneal, formando además el borde lateroposterior de la fenestra infraorbital. Junto con los procesos anterolaterales del pterigoides forma un tabique que separa la fenestra suborbital de la fenestra subtemporal (EL-TOUBI & SOLIMAN, 1967). Este hueso articula con el maxilar, el palatino, el yugal y el pterigoides (Figura 1).

El pterigoides es un hueso par, dispuesto posteriormente al palatino, que contribuye a formar parte de la zona media y posterior del

paladar y une el neurocráneo a la región palatal. El margen posterolateral define el límite medial de la fenestra suborbital. Sobre su superficie ventral se disponen dientes (1-5) alineados en paralelo al eje longitudinal del cráneo. Los procesos anteromediales de ambos pterigoides se disponen paralelamente entre sí en ejemplares adultos, reduciendo considerablemente el espacio interpterigoides, mientras que los procesos posteriores divergen posteriormente. El pterigoides articula con el palatino, ectopterigoides, epipterigoides y con el proceso basipterigoideo del basiesfenoides. Posterolateralmente contacta con el cuadrado (Figura 1). El proceso anteromedial experimenta cambios en la ontogenia postnatal; es recto en ejemplares juveniles y subadultos y escalonado en adultos. *G. galloti*, *G. caesaris*, *G. stehlini* y *G. simonyi* presentan el margen anteromedial recto durante toda la ontogenia. Todas las especies presentan dientes pterigoideos (ARNOLD, 1989) pero el número y la disposición de los mismos varía durante la ontogenia, siendo *G. stehlini* la especie que llega a alcanzar un mayor número. *G. galloti*, *G. caesaris* y *G. atlantica* mantienen la disposición en línea durante toda la ontogenia y en *G. simonyi* empieza a aparecer una segunda hilera, generalmente con menor número de dientes en posición lateral (observación personal y LÓPEZ-JURADO & MATEO, 1995). En *G. stehlini* los dientes pterigoideos se disponen irregularmente sobre un montículo en la superficie ventral (Figura 9).

1.2. Huesos derivados del cartílago pterigocuadrado (Figura 2). La osificación del cartílago pterigocuadrado origina dos huesos de la región temporal del cráneo: el epipterigoides y el cuadrado.

El epipterigoides es un hueso par dispuesto verticalmente en la fenestra infratemporal y une el parietal con el pterigoides. La extremidad ventral es redondeada y se ajusta a la fosa columelar del pterigoides. Su extremidad dorsal se dirige posteriormente hasta alcanzar el margen anterior del proceso alar del proótico. La zona dorsal contacta a través de ligamentos con la cresta ventrolateral del parietal (Figura 1).

El cuadrado es un hueso par localizado en el ángulo posterolateral del cráneo y dispuesto oblicuamente respecto al plano sagital del mismo. El cuadrado articula por su región dorsal con la caja craneal y por la ventral con la mandíbula. La articulación con la caja craneal

no es rígida, ya que entre la superficie dorsal del cóndilo cefálico y los huesos de la caja craneal se dispone el cartílago intercalar (VERSLUYS, 1912). El cóndilo cefálico articula con el escamoso, el proceso paraoccipital del otooccipital y el supratemporal. En la zona anterior de la cresta posterior del cuadrado se produce el contacto con el proceso posterior del pterigoides. El cóndilo mandibular del cuadrado articula con el correspondiente cóndilo de la mandíbula (Figura 1). El cuadrado sufre importantes cambios durante la ontogenia postnatal. Estos cambios están relacionados con el desarrollo del área medial, de la plataforma lateral y de la expansión alar, así como con la osificación de los cóndilos cefálico y mandibular. El cóndilo cefálico incrementa su osificación con la talla del ejemplar; sin embargo, un elevado número de ejemplares adultos de este género se caracteriza por presentar el margen lateral del mismo sin osificar y por un escaso desarrollo de la expansión alar.

1.3. Neurocráneo (Figura 3). El neurocráneo se localiza en la región ótico-occipital del cráneo y se desarrolla a partir de tres componentes cartilaginosos embrionarios: las trabéculas craneales, el cartílago acrocordal y la lámina paracordal (GOODRICH, 1930; RIEPPEL, 1976; 1977). El neurocráneo se puede dividir en dos partes: región orbitotemporal, que es mayoritariamente cartilaginosa y membranosa y región óticooccipital que está formada fundamentalmente por hueso (SÄVE-SÖDERBERGH, 1947). La región ótico-occipital está formada por la coosificación de las cápsulas óticas, la lámina basal y los arcos occipitales y preoccipitales. La región ótico-occipital encierra la parte posterior del cerebro y, dentro de las cápsulas óticas, las estructuras del oído interno. Entre las cápsulas óticas, la lámina basal y los arcos occipitales salen del neurocráneo cuatro nervios: el facial (VII), glossofaríngeo (IX), el vago (X) y el accesorio (XI). Los huesos que comprenden esta región son: proótico, otooccipital (opistoótico y exoccipital fusionados), esfenoides (basiesfenoides y parasfenoides fusionados), basioccipital y supraoccipital. En individuos recién nacidos y juveniles estos huesos están separados. En adultos se fusionan lo que hace que en algunos casos sea muy difícil visualizar la sutura entre los distintos elementos. El neurocráneo se articula con el resto del cráneo a través de cinco puntos móviles: 1) proótico-parietal; 2) esfe-

noides-pterigoides; 3) supraoccipital-parietal; 4) parietal, supratemporal, cuadrado-proceso paroccipital del otooccipital. Posteriormente, presenta un cóndilo a través del cual el neurocráneo se articula con la columna vertebral 5) (Figura 1).

El proótico es un hueso par que forma la cobertura lateral del neurocráneo y posterolateral del cráneo. Este hueso, junto con el otooccipital y el supraoccipital, forma la estructura que alberga el oído interno; en concreto el proótico encierra la ampolla y la mayoría de los canales semicirculares anterior y posterior y las partes anteriores del utrículo, sáculo y lagena (ROMER, 1956). En los juveniles de todas las especies, el proceso supra-trigémico no está desarrollado y esta condición es mantenida también por una gran mayoría de los adultos de *G. atlantica* y *G. caesaris*. Sin embargo en subadultos y adultos de *G. galloti*, *G. stehlini* y *G. simonyi* este proceso es muy conspicuo (Figura 9).

El otooccipital es un hueso par formado por la unión del opistoótico y del exoccipital (GAUPP, 1900). Ambos huesos son básicamente cartilaginosos, si bien se añaden algunas estructuras óseas de origen membranoso. El otooccipital forma la parte posterior del neurocráneo y el margen lateral del *foramen magnum*. Además participa en la articulación del cráneo y la columna y, a través del proceso paraoccipital, se articula el segmento occipital con el resto del cráneo. En su región posterior se aloja las partes posteroventrales del utrículo, sáculo y lagena, el canal semicircular posterior y exterior y el conducto endolinfático (ROMER, 1956; JOLLIE, 1960).

El orbitoesfenoides es un hueso par, localizado en la región orbitotemporal, cuya función es la de soportar la parte anterior del neurocráneo membranoso.

El esfenoides está constituido por la unión de un hueso cartilaginoso, el basiesfenoides y un hueso dermal, el paraesfenoides. Es un hueso impar y simétrico bilateralmente que contribuye, junto con el basioccipital, a la formación del suelo del neurocráneo, protegiendo ventralmente al cerebro. En la zona anterior de este hueso se aloja la glándula pituitaria.

El paraesfenoides se dispone anteriormente al basiesfenoides, en el septo interorbital. La unión del parasfenoides con el basiesfenoides se establece en estados muy tempranos del desarrollo (LAKJER, 1927) e incluye las arterias carótidas internas y las ramas palatinas del nervio facial dentro del canal vidiano. Este ca-

nal demarca la superficie de unión entre los dos huesos. El basiesfenoides articula anteriormente con ambos pterigoides a través de los procesos basipterigoideos; posteriormente articula con el basioccipital y lateralmente sutura con el proótico.

El basioccipital es un hueso impar que contribuye a formar la región medial del cóndilo occipital y, junto con el esfenoides, el suelo del neurocráneo. Sobre su superficie dorsal se dispone la médula oblonga.

El supraoccipital es un hueso impar localizado dorsalmente en relación a los demás componentes de la región occipital. Delimita el margen dorsal del *foramen magnum*. Este hueso va a participar, junto con el proótico y el otooccipital, en la formación de la cavidad capsular. El margen anteromedial del supraoccipital es algo quebrado y se sutura con el proótico. El margen posterolateral es más irregular y se sutura con el otooccipital.

1.4. Estructuras asociadas con las cápsulas Sensoriales (Figura 3). Las estructuras óseas asociadas a las cápsulas sensoriales son el aparato columelar y los osículos escleróticos.

El aparato columelar se configura como una varilla ósea asociada a una serie de estructuras cartilaginosas situada en la cavidad timpánica y que se dirige desde la membrana timpánica hasta el foramen oval de la cápsula ótica.

Los osículos escleróticos son estructuras óseas incrustadas entre el hemisferio orbital y la córnea. *G. atlantica* presenta 14 osículos escleróticos completos y superpuestos formando un círculo y dejando un espacio central libre, de sección aproximadamente circular.

1.5. El aparato hioideo (Figura 3). El aparato hioideo está localizado en el suelo de la boca y de la garganta, soportando la lengua y uniendo a ésta con sus músculos. Sus elementos más caudales forman la laringe.

1.6. Osificaciones intradermales. Se consideran osificaciones intradermales a aquellas osificaciones de origen dermal, desarrolladas en estados postnatales que, en el caso de los osteodermos craneales, tienden a fusionarse con los huesos del cráneo (De BEER, 1930). Se incluyen dentro de estas osificaciones los osteodermos craneales, los osteodermos infratemporales, los supraoculares y los palpebrales.

Los supraoculares (Figura 3) son 3 y están dispuestos dorsalmente en la órbita ocular. El

hueso palpebral es de pequeño tamaño, presenta el extremo anterior acuminado y superpuesto al prefrontal.

Los osteodermos infratemporales son osificaciones dermales localizadas en la ventana infratemporal. Estas osificaciones no se han observado en *G. galloti* y *G. caesaris* y sí en *G. stehlini*, *G. atlantica* y *G. simonyi* (BOULENGER, 1891; SIEBENROCK, 1894).

Los osteodermos craneales están adosados a la superficie externa de algunos huesos, siendo los más importantes los frontales y el parietal. Estos osteodermos no siguen ningún patrón morfológico específico, únicamente presentan las impresiones de las zonas de imbricación de dos escamas adyacentes.

1.7. Mandíbula inferior (Figura 4). Todos los huesos de la mandíbula (a excepción del articular que es de origen endocondral) son huesos derivados del dermatocráneo. En las especies aquí estudiadas, cada rama mandibular consta de dentario, esplenial, coronoides, angular, suprangular y articular. El esplenial cierra parte del canal meckeliano; la zona que permanece abierta, y a través de la cual puede ser observado el cartílago de Meckel, se encuentra dispuesta en la superficie anteromedial del dentario. Los huesos articular y suprangular están fusionados en los individuos adultos de todas las especies, y la fosa aductora es grande. En cada rama mandibular discurre el nervio alveolar inferior (división de la rama mandibular del trigémino, nervio V) y la arteria mandibular interna. Ambas ramas mandibulares se unen anteriormente a través de una sínfisis y se articulan posteriormente al cráneo a través del hueso cuadrado.

El dentario es un hueso par que forma la parte principal de la porción anterior de la mandíbula y porta los dientes mandibulares. El dentario presenta entre cinco y siete forámenes dentarios dispuestos en una hilera longitudinal. Estos forámenes están atravesados por las terminaciones del nervio alveolar inferior correspondiente a la rama cutánea del nervio mandibular. El dentario se encuentra en contacto con las superficies anteriores de los restantes huesos mandibulares con excepción del articular. El proceso posterior experimenta cambios durante la ontogenia postnatal. Los individuos juveniles de todas las especies presentan la proyección ventral mayor que la dorsal. El incremento de tamaño conlleva a un mayor desarrollo de la proyección dorsal y en las especies que alcanzan mayor tamaño (*G.*

galloti, *G. stehlini* y *G. simonyi*) la proyección dorsal llega a ser mayor que la ventral (Figura 9).

El esplenial es un hueso par. Se encuentra localizado en la cara interna del dentario formando la pared medial del canal meckeliano (Figura 1). En su superficie se localizan dos forámenes ambos atravesados por el nervio alveolar inferior (OELRICH, 1956).

El coronoides es un hueso par localizado en la región dorsal de la mandíbula. Este hueso presenta una zona apical triangular y tres procesos basales que unen este hueso con el resto de los elementos de la mandíbula a excepción del angular (Figura 1).

El angular es un hueso par de forma alargada situado en la zona posteroventral de la mandíbula. Este hueso es el responsable de la formación de la mayor parte del suelo de la fosa aductora (Figura 1).

El suprangular es un hueso par, alargado y localizado en la región dorsal de la mandíbula. Este hueso forma junto con el articular y el angular la superficie lateral de la mitad posterior de la mandíbula, así como las superficies lateral y dorsal de la fosa aductora. Presenta dos forámenes relacionados con la transmisión de las ramas cutáneas del nervio alveolar inferior (Figura 1).

El articular es un hueso par que ocupa la parte posterior de la mandíbula y que articula con el cráneo a través del cuadrado. La zona anterior del articular se sutura ventralmente con el angular y anteriormente con el esplenial (Figura 1). El margen ventral del articular es recto durante toda la ontogenia postnatal en *G. atlantica*, *G. galloti* y *G. caesaris* y dilatado ventralmente en adultos de *G. stehlini* y *G. simonyi* (Figura 9).

1.8. Dentición (Figura 9). En Lacertidae, existen tres piezas óseas portadoras de dientes: el premaxilar, el maxilar y el dentario. Los dientes presentan implantación pleurodonta, caracterizada porque la superficie ventral se une al hueso a través de un tejido poroso llamado hueso de unión. Tanto el número de dientes como la morfología dental cambian durante la ontogenia postnatal.

En ejemplares adultos, la morfología de la corona de los dientes experimenta un cambio gradual desde la zona anterior de cada hueso a la posterior, de tal manera que en el dentario y el maxilar, las primeras posiciones dentarias son ocupadas por dientes monocúspidos de menor tamaño y, asimétricos en vista lingual

y con la cúspide orientada distalmente. Conforme se avanza posteriormente, los dientes presentan en la superficie lingual anterior un surco o una pequeña cúspide, a veces casi imperceptible, que se va haciendo más conspicua según se avanza en sentido posterior. Las posiciones intermedias están ocupadas por piezas de mayor tamaño, bicúspides, con una cúspide principal distal y otra mesial mucho menor. La morfología de las últimas posiciones dentarias está sometida a grandes variaciones intraespecíficas, pudiendo aparecer entre uno o dos dientes que pueden ser bicúspides, en cuyo caso la cúspide central es simétrica y/o tricúspides, con una tercera cúspide distal más pequeña que la mesial. En el maxilar la morfología dental es similar a la descrita en el dentario no obstante, en posición anterior, aparecen entre dos o tres dientes de mayor tamaño que los que les rodean. En el premaxilar, todos los dientes tienen aproximadamente el mismo tamaño y las coronas son monocúspidas, con la cúspide centrada y la superficie externa convexa dirigida posteriormente. Los ejemplares recién nacidos y los juveniles, además de tener un menor número de dientes, se caracterizan por presentar una dentición formada mayoritariamente por dientes monocúspides y por no existir hipertrofia dental en el maxilar.

El resto de las especies presentan una dentición diferente. Los juveniles de *G. galloti*, *G. caesaris*, *G. stehlini* y *G. simonyi*, sólo los 2 ó 3 dientes anteriores son monocúspides o bicúspides dependiendo del individuo; el resto de los dientes son tricúspides (Figura 9). En estados intermedios y adultos, la morfología de los juveniles se mantiene en *G. galloti* y *G. simonyi*; sin embargo mientras que en *G. galloti* los márgenes de los dientes en la región oclusal son aproximadamente paralelos, en *G. simonyi* y *G. stehlini* son divergentes. En subadultos y adultos de *G. caesaris*, los dientes tricúspides son reemplazados por dientes tricúspides menos conspicuos, con la cúspide distal poco evidente. En *G. stehlini*, los dientes tricúspides son reemplazados por dientes multicúspidos, formados por la subdivisión de las cúspides mesial y distal. La primera subdivisión ocurre en la mesial, la cual puede subdividirse en 2 ó 3 (diente completo tiene 4 ó 5 cúspides). División de la cúspide distal generalmente sigue subdivisiones de la mesial en tres (Figura 9). Al igual que en *G. atlantica*, el resto de las especies presentan dientes hipertrofiados en el maxilar en el estado

adulto. El premaxilar de juveniles solo presenta dientes monocúspides pero en adultos de *G. stehlini* y *G. simonyi* aparecen algunas posiciones ocupadas por dientes bi o tricúspides.

2. El esqueleto postcraneal

2.1. Cintura Escapular (Figura 6). Se pueden diferenciar dos complejos óseo-cartilaginosa: complejo óseo-cartilaginosa lateroventral y complejo óseo-cartilaginosa medial.

Complejo óseo-cartilaginosa lateroventral. Está integrado por la supraescápula, escápula, coracoides y epicoracoides. La primera y la última de estas piezas presentan osificaciones parciales en los ejemplares adultos. Las dos restantes están completamente osificadas y fusionadas en adultos formando el escapulo-coracoides. El coracoides en ejemplares juveniles presenta la fenestra coracoidea posterior abierta.

Complejo óseo-cartilaginosa medial. Se distinguen tres elementos esqueléticos: clavículas, interclavícula y esternón. 1) Las clavículas de los lacértidos son dos elementos óseos situados simétricamente a ambos lados del plano axial y en las que se puede distinguir una porción ventral expandida, a modo de lazo, que contacta con la rama anterior de la interclavícula y una porción más lateral cuyo extremo se inserta en el proceso acromial de la supraescápula. En ejemplares juveniles el lazo de la clavícula es abierto y en subadultos y adultos esta completamente cerrado en todas las especies de *Gallotia*. 2) Interclavícula. Responde a un modelo cruciforme compuesto de dos ramas axiales (anterior/posterior) situadas en la línea medioventral, y dos transversales dirigidas laterodorsalmente. En los espacios delimitados por las ramas anterior y laterales se sitúan las porciones ventrales de las correspondientes clavículas, mientras que el extremo de la rama inferior se inserta ventralmente en la porción anterior del esternón. 3) Esternón. Constituido por tres piezas óseo cartilaginosa; una placa esquelética pre-esternal a la que se une las costillas preesternales, varillas mesosternales unidas a la región posterior del esternón y que portarían las costillas mesosternales y una región posterior o xifisternón libre. La fórmula esternal es de 3 + 2 (3 costillas preesternales y 2 costillas mesosternales). El esternón presenta una ventana elíptica y los cartílagos xifisternales están dispuestos bastante juntos y en paralelo.

El proceso anteromedial de la clavícula es

más dilatado en *G. galloti* y *G. caesaris* que en *G. simonyi* y *G. stehlini*. *G. atlantica*. Muestra variación individual para este carácter (Figura 9).

2.2. Cintura Pelviana (Figura 6). La cintura pelviana consta de tres elementos óseos, íleon, pubis e isquion y dos elementos cartilaginosa, epipubis, dispuesto entre ambos pubis e hipoisquion bifurcado dispuesto entre ambos isquion.

2.3. Columna Vertebral (Figura 7). Se distinguen tres regiones: región presacra, región sacra y región caudal.

Región presacral. Esta región ha sido subdividida tradicionalmente en tres subregiones dependiendo del tipo de costillas a ellas asociadas. 1) Subregión cervical, que comprendería todas las vértebras anteriores a la primera portadora de una costilla unida al esternón y está formada por ocho vértebras. Las dos primeras forman el complejo atlantoaxial, que articula con la región cefálica. El atlas consta de dos arcos neurales y un hipocentro ventral. El axis consta de un intercentro suturado al centrum, al cuerpo vertebral se fusiona anteriormente otro elemento (pleurocentro atlantal) formandose de esta forma el proceso odontoide que articula con el atlas y el arco neural. El resto de las vértebras cervicales se caracterizan en su conjunto por su elevada espina neural, reducida longitud general y sinapófisis muy desarrolladas (BARBADILLO, 1989). Los intercentros presentes en la subregión cervical disminuyen en tamaño a medida que nos alejamos del complejo atlantoaxial. El primero forma el hipocentro atlantal, el segundo está fusionado al centrum del axis y los siguientes presentan posición intervertebral ventral, es decir, el tercero entre la V-2 y V-3, el cuarto entre la V-3 y V-4, etc. El último intercentro se sitúa generalmente entre las vértebras 5 y 6, si bien este carácter presenta variación individual en todas las especies, pudiendo aparecer el último intercentro cervical entre las V-6 y V-7. La fórmula costal cervical más extendida es del tipo 3+3+2 (tres primeras vértebras sin costillas, tres vértebras con costillas cortas, anchas y dilatadas en su extremo, con cartílagos distales bifurcados y dos vértebras con costillas largas y estrechas con cartílago distal unirrámeo). 2) Subregión esternal, constituida por aquellas vértebras que poseen costillas unidas al esternón. El número de vértebras es de 5 ó 4 (*G. atlantica* mitad de

la muestra analizada presenta 4, BARBADILLO, 1986). La fórmula costal esternal es 3+2 (3 unidas al esternón y 2 al mesoesternón). 3) Subregión paraesternal, incluye las restantes vértebras de la región presacral. Se pueden diferenciar dos zonas: paraesternal anterior con costillas largas, generalmente entre 6 y 7, y paraesternal posterior con costillas cortas (entre 6 y 7). El número de vértebras presacrales es generalmente de 26 tanto en machos como en hembras, si bien se han observado ciertas variaciones individuales. La espina neural del axis presenta la zona anterior y posterior aproximadamente a la misma altura en *G. atlantica* mientras que en el resto de las especies la zona posterior es más alta que la anterior (Figura 9).

Región sacra. Formada por dos vértebras con pleuroapófisis a través de las que se produce el anclaje de la columna vertebral a la cintura pelviana. En *Gallotia* spp las vértebras sacrales permanecen separadas durante la ontogenia postnatal excepto en los ejemplares de gran tamaño que se fusionan.

Región caudal. Se pueden diferenciar dos tramos: 1) subregión anterior constituida por un reducido número de vértebras (4-5) no autotómicas caracterizadas por la presencia de pleuroapófisis caudales y por la ausencia de septo vertebral (HOFFSTETTER & GASC, 1969). 2) subregión posterior constituida por un elevado número de vértebras con un septo autotómico intravertebral y con un primer tramo de vértebras con los procesos transversos posteriores más largos que los anteriores. En la región caudal, los intercentros ocupan siempre posiciones intervertebrales, situándose el primer intercentro entre las vértebra 3 y 4.

2.4 Esqueleto Apendicular (Figura 8). Forman el esqueleto apendicular los miembros anteriores y posteriores.

Miembros anteriores. Consta de un hueso proximal (húmero), una porción medial formada por el radio y la ulna y una porción distal o mano. 1) El húmero presenta dos superficies articulares, una para el radio y la otra para la ulna. 2) El radio presenta una superficie articular cóncava para el carpo, proyectándose preaxialmente en forma de estiloides radial. 3) La ulna, con extremo distal convexo que articula con el carpo. 3) La mano consta de 10 huesos carpianos, y los dedos. Cada dedo consta de un metacarpiano y las falanges, cuya fórmula es 2. 3. 4. 5. 3.

Miembros posteriores. Consta de un hueso

proximal, fémur, una porción medial formada por la tibia y la fibula y una porción distal o pies. 1) El fémur. La epífisis proximal desarrolla una cabeza redondeada que se une al acetábulo y consta de trocánter menor y trocánter mayor. La extremidad distal presenta cóndilos para su articulación con la tibia. Inmediatamente por encima del cóndilo externo, hay una prominencia o tubérculo para la articulación con la fibula. 2) La fibula, cuya extremidad proximal presenta dos superficies articulares para los cóndilos del fémur. 3) La fibula su extremo proximal se articula con el tubérculo externo del fémur mientras que el distal lo hace con el tarso. 4) Porción distal consta del tarso, que comprende tres huesos y los dedos que cada uno consta de un metatarsal y falanges, cuya fórmula es 2.3.4.5.3.

CONCLUSIONES

Se han identificado un total de 19 caracteres variables entre las especies de *Gallotia*, de los cuales 15 experimentan también cambios durante la ontogenia postnatal. De estos caracteres, 11 presentan estados de carácter limitados (*) a una de las cinco especies: *G. atlantica* (4), *G. caesaris* (1), *G. stehlini* (3) and *G. simonyi* (3).

1) Disposición de las proyecciones posteriores del dentario. Todos los juveniles con el proceso ventral más largo que el dorsal. Adultos de *G. caesaris* y *G. atlantica* con ambas proyecciones aproximadamente del mismo tamaño, pero *G. galloti*, *G. simonyi* y *G. stehlini* con el proceso dorsal más largo que el ventral.

2) Morfología de la corona dental en los dientes premaxilares. Dientes monocúspides en adultos y a través de la ontogenia postnatal en *G. atlantica*, *G. galloti* y *G. caesaris*, pero con algunos dientes bicúspides/tricúspides en adultos de *G. stehlini* y *G. simonyi*.

3) Siete dientes premaxilares en los adultos de *G. caesaris* y *G. atlantica*, hasta 8 en *G. galloti* y más de 8 en *G. simonyi* y *G. stehlini*.

4) Morfología de la corona en el dentario y el maxilar. En los juveniles de *G. atlantica* los dientes son monocúspides (aunque pueden aparecer en posiciones posteriores unos pocos con una cúspide incipiente anterior), mientras que, en los juveniles de *G. galloti*, *G. caesaris* y *G. stehlini*, sólo 2 ó 3 dientes anteriores son monocúspides y/o bicúspides y el resto de los dientes son tricúspides. Adultos de *G. atlantica* (*) tienen más dientes bicúspides que monocúspides, ocasionalmente con algunos

dientes tricúspides en la región posterior. *G. galloti* y *G. simonyi* presentan una mayoría de dientes tricúspides mientras que *G. caesaris* (*) presenta dientes bi- o tricúspides en casi la misma proporción. *G. stehlini* (*) tiene una mayoría de dientes multicúspides (4, 5 y 6 cúspides) más que dientes mono-, bi- o tricúspides.

5) Corona dental con márgenes divergentes en *G. stehlini* y *G. simonyi* y en paralelo en el resto de las especies.

6) Los márgenes del proceso posterolateral del premaxilar son en paralelo excepto en los adultos de *G. atlantica* (*) donde este proceso tiene forma de punta de flecha.

7) Los frontales son generalmente pares en *Gallotia* spp., pero hay una tendencia a fusionarse en adultos de *G. galloti*, *G. caesaris*, *G. atlantica laurae* y *G. stehlini*. *G. simonyi* (*) presenta los frontales separados durante toda la ontogenia.

8) El proceso anteromedial del pterigoideo es recto en todas las especies excepto en adultos de *G. atlantica* (*) donde es escalonado.

9) Numero de dientes pterigoideos. Dientes pterigoideos están ausentes en recién nacidos pero aparecen pronto en la ontogenia postnatal. El numero de dientes pterigoideos varia de la siguiente forma: *G. atlantica* (0-4), *G. stehlini* (0-25), *G. galloti* (0-8), *G. caesaris* (0-9) y *G. simonyi* (?-27).

10) Disposición de los dientes pterigoideos. En los juveniles de todas las especies los dientes empiezan en una hilera, condición que es retenida por los adultos de *G. galloti*, *G. atlantica* y *G. caesaris*. En adultos de *G. stehlini* (*), más dientes aparecen lateralmente, produciendo un patrón irregular. En *G. simonyi* (*), una segunda hilera aparece en una posición lateral, dando lugar a una forma de V con la hilera medial más larga que la lateral.

11) Plataforma del yugal con un proceso medial en *G. galloti*, *G. caesaris* y *G. atlantica*. Variable en *G. stehlini* y ausente en *G. simonyi* (*).

12) Proceso cuadradoyugal ausente en *G. atlantica* (*) y presente en el resto de las especies, sin embargo en adultos de *G. caesaris* y *G. galloti* este proceso pierde la escotadura posterior.

13) Los márgenes del proceso posterior del palatino son convergentes excepto en *G. stehlini* (*) donde son paralelos.

14) Proceso supratrigémino ausente en juveniles y presente en adultos de todas las especies excepto en *G. atlantica* y *G. caesaris*

donde este proceso es variable.

15) Proceso retroarticular del articular es recto en los adultos de *G. galloti*, *G. caesaris* y *G. atlantica* pero expandido ventralmente en adultos de *G. simonyi* y *G. stehlini*.

16) Osteodermos infratemporales presentes en subadultos y adultos de todas las especies excepto en *G. galloti* y *G. caesaris*.

17) Proceso posterolateral de la clavícula expandido anteriormente en *G. galloti* y *G. caesaris*, ausente en *G. stehlini* y variable en *G. atlantica* y *G. simonyi*.

18) Axis con un arco neural recto en *G. atlantica* (*) y más alto el extremo posterior en los adultos del resto de las especies.

19) Cráneo deprimido en individuos grandes de *G. stehlini* y *G. simonyi*, pero plano en el resto de las especies.

SUMMARY

We carried out a morphological study of the skeleton throughout the postnatal ontogeny in *Gallotia* spp. with the aim of defining characteristics that could be used in the diagnosis and identification of the 5 species that make up this genus. A total of 19 osteological characters showing interspecific variation are identified, some of them have not been previously described, and fifteen of them also vary during the ontogeny:

1) Arrangement of the posterior projections of the dentary. All juveniles with ventral process longer than dorsal one. Adults of *G. caesaris* and *G. atlantica* with projections almost the same size, but *G. galloti*, *G. simonyi* and *G. stehlini* with dorsal process longer than ventral.

2) Crown morphology in the premaxilla. Monocuspoid teeth in adult and throughout ontogeny in *G. atlantica*, *G. galloti* and *G. caesaris*, but with some bicuspoid/tricuspid teeth in adults of *G. stehlini* and *G. simonyi*.

3) Adult tooth number in the premaxilla. 7 in *G. caesaris* and *G. atlantica*, up to 8 in *G. galloti* and more than 8 in *G. simonyi* and *G. stehlini*.

4) Crown morphology in the dentary and maxilla. Teeth in juveniles of *G. atlantica* are monocuspoid (a few teeth with an incipient anterior cuspule can appear in posterior positions), while in juveniles of *G. galloti*, *G. caesaris* and *G. stehlini*, only 2 or 3 anterior teeth are monocuspoid and/or bicuspoid and the remaining teeth are tricuspoid. Adults of *G. atlantica* have more bicuspoid teeth than

monocuspid teeth, with some tricuspid teeth occasionally posteriorly. *G. galloti* and *G. simonyi* have a majority of tricuspid teeth, while *G. caesaris* has bi- or tricuspid teeth in almost the same proportions. *G. stehlini* has a majority of multicuspid teeth (4, 5 and 6 cusps) rather than mono-, bi- or tricuspid teeth.

5) Tooth crown with margins divergent in *G. stehlini* and *G. simonyi* and in parallel in the remaining species.

6) Margins of the posterodorsal process of the premaxilla parallel except in adult of *G. atlantica* where the process is in arrow shaped.

7) Frontals are usually paired in *Gallotia* spp., but there is a tendency towards fusion in adults of *G. galloti*, *G. caesaris*, *G. atlantica laurae* and *G. stehlini*.

8) Anteromedial process of the pterygoid is straight in all species except in adults of *G. atlantica* where it is stepped.

9) Pterygoid tooth number. Pterygoid teeth are absent in hatchlings but appear early in postnatal ontogeny. Numbers of pterygoids teeth vary as follows: *G. atlantica* (0-4), *G. stehlini* (0-25), *G. galloti* (0-8), *G. caesaris* (0-9) and *G. simonyi* (?-27).

10) Arrangement of the pterygoid teeth. In juveniles of all species pterygoid teeth starts in a row, a condition retained by adults of *G. galloti*, *G. atlantica* and *G. caesaris*. In *G. stehlini*, further teeth erupt laterally, producing a patch pattern on a bony concretion in the adult. In *G. simonyi*, a second row erupts in a lateral position, giving a tick-shaped pattern with the medial row longer than the lateral one.

11) Jugal shelf with a medium process in *G. galloti*, *G. caesaris* and *G. atlantica*. Variable in *G. stehlini* and absent in *G. simonyi*.

12) Quadratojugal process of jugal absent in *G. atlantica* and present in the remaining species, although in adults of *G. caesaris* and *G. galloti* this process has lost its posterior embayment.

13) Margins of the posterior process of palatine convergent except in *G. stehlini* where are in parallel.

14) Supratrigeminal process absent in juveniles and present in adults of all species except in *G. atlantica* and *G. caesaris* where this character is variable.

15) Retroarticular process of the articular straight in adults of *G. galloti*, *G. caesaris* and *G. atlantica* but ventrally deflected in adults of

G. simonyi and *G. stehlini*.

16) Infratemporal osteoderms present in subadults and adults of all species except in *G. galloti* and *G. caesaris*.

17) Posterolateral process of the clavicle expanded anteriorly in *G. galloti* and *G. caesaris*, absent in *G. stehlini* and variable in *G. atlantica* and *G. simonyi*.

18) Axis with a straight neural arch in *G. atlantica* and higher at the posterior end in adults of remaining species.

19) Depressed skull in large individuals of *G. stehlini* and *G. simonyi*, but flat in remaining species.

Agradecimientos

Nuestros agradecimientos a todas las instituciones que aportaron material así como al Department of Anatomy and Developmental Biology (UCL) y en especial a la Dra Evans (UCL) por su apoyo y comentarios.

REFERENCIAS

- ARNOLD, E. N. (1989): Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old World family of lizards derived from morphology. *Bull. Brit. Mus. nat. Hist.*, 55: 209-257.
- BARAHONA, F. (1996): *Osteología craneal de lacértidos de la Península Ibérica e Islas Canarias: análisis sistemático filogenético*. Tesis Doctoral. Marzo 1996. Universidad Autónoma de Madrid. España. 514 pp.
- BARAHONA, F. & BARBADILLO, L. J. (1998): Inter- and intraspecific variation in the postnatal skull of some lacertid lizards. *J. Zool.*, 245: 393-405.
- BARBADILLO, L. J. (1989a): Los Reptilia (Sauria y Amphisbaenia) de los yacimientos Plio-Pleistocénicos de la cuenca Guadix-Baza (sudeste español), pp. 151-165. In: M. T. Alberdi y F. C. Bonadonna (eds.), *Geología y Paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza. Trabajos sobre el Neogeno-Cuaternario*. Museo Nacional de Ciencia Naturales, CSIC, Madrid, España.
- BARBADILLO, L. J. (1989b): *Análisis morfo-métrico de la columna vertebral y cintura escapular en los lacértidos ibéricos (Reptilia: Lacertidae)*. Tesis Doctoral. Junio 1989. Universidad Autónoma de Madrid. España. 355pp.
- DE BEER, G. R. (1930): The early development of the chondrocranium of the lizards. *Q. J. microsc. Sci.*, 73: 707-739.

- BOULENGER, A. G. (1891): On Simony's lizard, *Lacerta simonyi*. *Proc. Zoo. Soc. Lond.*, 1891: 201-203.
- CASTILLO, C., RANDO, J. C. & ZAMORA, J. F. (1994): Discovery of mummified extinct giant lizards (*Gallotia goliath*, Lacertidae) in Tenerife, Canary Islands. *Bonn. zool. Beitr.*, 45 (2): 129-136.
- EL-TOUBI, M. R. & SOLIMAN, M. A. (1967): Studies on the osteology of the family Lacertidae in Egypt. 1, The skull. *Proc. Zoo. Soc. United Arab. Rep.*, 2: 219-257.
- ESTES, R. (1983): *Handbuch der Paleoherpetologie (Encyclopedia of Paleoherpetology)*. Part. 10A. *Sauria Terrestria, Amphisbaenia*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart and New York. 245pp.
- GAUPP, E. (1900): Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschadels. *Anat. Hefte.*, 15: 433-595.
- GOODRICH, E. S. (1930): *Studies on the Structure and Development of Vertebrates*. Macmillan, London. 837 pp.
- HOFFSTETTER, R. & GASC, J. P. (1969): Vertebrae and ribs of modern Reptiles. - pp. 201-310 in: C. Gans (Eds). *Biology of Reptilia*. vol. 1: *Morphology*. Academic Press London & New York.
- JOLLIE, M. T. (1960): The head skeleton of lizards. *Acta Zool.*, 41:1-64.
- LAKJER, T. (1927): Studien über die Gaumenregion bei Saurien im Vergleich mit Anamnioten und primitiven Sauropsiden. *Zool. Jb. Anat.*, 49: 57-356.
- LÓPEZ-JURADO, L. F. & MATEO, J. A. (1995): Origin, colonization, adaptive radiation, intransular evolution and species substitution in the fossil and living lizards of the Canary Islands. - pp. 81-91 in: Llorente *et al.* (Eds.). *Scientia Herpetologica*, 1995.
- OELDRICH, T. M. (1956): The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae). *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 94: 1-122.
- PREGIL, G. (1986): Body size of insular lizards: a pattern of Holocene dwarfism. *Evolution*, 40: 997-1008.
- RIEPPPEL, O. (1976): Die orbitotemporale Region in Schadel von *Chelydra serpentina* Linnaeus (Chelonia) und *Lacerta sicula* Rafinesque (Lacertilia). *Acta anat.*, 96: 309-320.
- RIEPPPEL, O. (1977): Über die Entwicklung des Basicranium bei *Chelydra serpentina* Linnaeus (Chelonia) und *Lacerta sicula* Rafinesque (Lacertilia). *Verh. naturf. Ges. Basel.*, 86: 153-170.
- ROMER, A. S. (1956): *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago. 772 pp.
- SANCHIZ, F. B. (1987): Nota preliminar sobre Ictiofauna y Herpetofauna del Pleistoceno de Atapuerca (Burgos). En: Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Bienestar Social, I (Eds). *El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca*. I.
- SANCHIZ, F. B. (1991): Algunas herpetofaunas de yacimientos del pleistoceno medio ibérico. *Rev. Esp. Herp.*, 5: 9-13.
- SANZ, J. L. & SANCHIZ, F. B. (1980): Nota preliminar sobre los Squamata (Reptilia) del Pleistoceno medio de Aridos-1 (Arganda, Madrid). in: Publ. Excm. Diputación Madrid (eds), pp. 127-138, *Ocupaciones Achelenses en el Valle del Jarama*.
- SÄVÉ-SÖDÉRBERGH, G. (1946): On the fossa hypophyseos and the attachment of the retractor bulbi group in *Sphenodon*, *Varanus* and *Lacerta*. *Archiv. f. Zool. Stockholm*, 38 (11): 1-24.
- SIEBENROCK, F. (1894): Das Skelett der *Lacerta simonyi* Steind. und der Lacertidenfamilie überhaupt. *Sitzungsber. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Wien.*, 103: 205-292.
- VERLUYS, J. (1912): Das Streptostylie Problem und die Bewegungen im Schadel bei Sauropsiden. *Zool. Jb. Suppl.*, 15 (2): 545-714.

Recibido: 21/01/98

Aceptado: 19/10/98

Abreviaturas utilizadas en las figuras:

Abbreviations used in the figures:

Figura 1.- an: angular, ar: articular, c: coronoides, cm: canal meckeliano, cu: cuadrado, d: dentario, e: esplenial, ec: ectopterigoides, ei: espacio interpterigoideo, ep: epipterigoides, es: escamoso, f: frontal, fb: fenestra subtemporal, fex: fenestra exonarina, fi: fenestra infratemporal, fm: foramen magnun, fs: fenestra suborbital, fsu: fenestra supratemporal, j: yugal, l: lacrimal, m: maxilar, n: nasal, ne: neurocráneo, or: órbita, p: parietal, pl: palatino, pm: premaxilar, po: postorbitofrontal, pr: prefrontal, pt: pterigoides, san: suprangular, sp: septomaxilar, st: supratemporal, v: vómer.

Figura 2.- A: nasal, pa: proceso anteromedial, B1 y B2: frontal, cc: cresta craneal, co: conducto olfatorio, pa: proceso anterolateral, pl: procesos posterolateral, pm: proceso anteromedial, pv: proceso ventral, C1 y C2: parietal, cv: cresta ventral, fo: fosa del parietal, fp: foramen pineal, l: lengüetas del parietal, pl: procesos posterolaterales, D1 y D2:

premaxilar, cm: cresta medial, fl: forámenes nasales, la: lámina alveolar, pd: proceso posterodorsal, pi: proceso incisivo, pv: proceso posteroventral, E1 y E2: maxilar, fi: foramen infraorbital, fl: forámenes labiales, fv: foramen vomeronasal, l: lengüeta del maxilar, pa: proceso anterior, pd: proceso dorsal, pp: plataforma palatal, pt: proceso posterior, F: prefrontal, c: cresta palpebral, fl: foramen lacrimal, pa: proceso anterodorsal, pd: proceso posterodorsal, pv: proceso posteroventral, G: lacrimal, fl: foramen lacrimal, H1 y H2: yugal, pa: proceso anterior, pc: proceso cuadradoyugal, pd: proceso posterodorsal, pm: proceso medial, pp: proceso palatal, l: postorbitofrontal, pl: proceso anterolateral, pm: proceso anteromedial, J: escamoso, K1 y K2: supratemporal, f: facies parietal, fe: facies escamoso, fp: facies parótica, L1 y L2: vómer, cl: conducto lacrimal, clo: cresta longitudinal, fv: forámenes del vómer, sl: surco lacrimal, M1 y M2: septomaxilar, pa: proceso anterolateral, pl: proceso posterolateral, pm: proceso posteromedial, N1 y N2: palatino, c: cresta palatina, f: foramen infraorbital, pa: proceso anterolateral, pm: proceso anteromedial, pp: proceso posterior, O1 y O2: ectopterigoides, pa: proceso anterolateral, pl: proceso posterolateral, pm: proceso posteromedial, P1 y P2: pterigoides, c: cresta pterigoidea, f: fosa columelar, pa: proceso anteromedial, pl: proceso anterolateral, pt: proceso posterior, r: ranura pterigoidea, Q: epipterigoides, c: cóndilo pterigoideo, R1, R2 y R3: cuadrado, c: cresta posterior, ce: cóndilo cefálico, cm: cóndilo mandibular, e: expansión alar, f: foramen del cuadrado, p: plataforma anterodorsal.

Figura 3.- A, B y C: neurocráneo, b: basioccipital, co: cóndilo occipital, e: esfenoides, fo: foramen oval, fe: fosa occipital, o: otooccipital, pf: parasfenoides, p: proótico, s: supraoccipital, fv: foramen del canal vidiano, D1 y D2: proótico, c: cavidad coclear, ca: foramen canal semicircular anterior, ce: foramen canal semicircular exterior, cs: cresta supratrigémica, cv: cavidad vestibular, fo: foramen oval, i: incisura proótica, pa: proceso anteroinferior, pp: proceso posterior, VII: foramen nervio facial interno, VIII: foramen nervio auditivo anterior, VIII': foramen nervio auditivo posterior, VII': foramen nervio facial externo, E1 y E2: otooccipital, c: cavidad coclear, cv: cavidad vestibular, f: fosa occipital, fc: foramen coclear, fe: foramen del canal semicircular exterior, fo: foramen oval, fp: foramen del canal semicircular posterior, iv: incisura vestibular, p: proceso paraoccipital, t: cresta tubelar, F: orbitosfenoides, G1, G2 y G3: esfenoides, b: procesos basipterigoides, c: crestas ventrolaterales, cp: cresta proótica, cs: cresta sillar, fi: foramen de la arteria carótida interna, fos.hipo: fosa

hipofisiaria, p: procesos alares, s: silla turca, t: trabéculas craneales, v: foramen anterior del canal vidiano, VI: foramen anterior del canal *abducens*, VII: rama palatina del nervio facial, H: basioccipital, b: fenestra basicraneal, e: tubérculos esfenoccipitales, t: cresta tubelar, l: supraoccipital, a: proceso ascendente, c: cruz común, cv: cavidad vestibular, e: foramen del conducto endolinfático, fa: foramen del canal semicircular anterior, fp: foramen del canal semicircular posterior, m: proceso marginal.

Figura 4.- A: aparato columelar, a: proceso accesorio anterior, c: columela, e: extracolumela, i: proceso inferior, in: proceso interno, p: proceso accesorio posterior, pi: pie, s: proceso superior, B: aparato hioideo, c1: primer ceratobranquial, c2: segundo ceratobranquial, ch: cuerpo del hioideo, e1: primer epibranchial, e2: segundo epibranchial, et: proceso entoglosal, h1: primer hipobranquial, s1: segmento proximal, s2: segmento distal, C: osículos escleróticos, D1: supraoculares, D2: palpebral.

Figura 5.- A: dentario, c: cresta dentaria, d: proyección posterodorsal, m: canal meckeliano, p: plataforma alveolar, v: proyección posteroventral, B: esplénico, a: foramen alveolar, d: cresta dorsal, me: cresta medial, C: coronoides, d: proceso dorsal, l: proceso anterolateral, m: proceso anteromedial, D: angular, a: foramen alveolar posterior, c: cresta angular, E: suprangular, s: foramen suprangular posterior, F: articular, a: proceso anterior, d: proceso dorsal, f: foramen de la cuerda timpánica, re: proceso retroarticular, t: cresta timpánica.

Figura 6.- A: interclavícula, B: escápulo-coracoides, c: cavidad glenoidea, e: escápula, f: foramen coracoideo, m: mesocoracoides, mt: metacoracoides, p: procoracoides, C: Cintura pelviana, a: acetábulo, f: foramen para el nervio obturador, i: ileon, is: isquion, p: pubis, D: clavícula.

Figura 7.- c: cóndilo, cr: cresta neural, cv: cuerpo vertebral, e: espina neural, i: intercentro, o: proceso odontoide, p: pleuroapófisis, po: postzigapófisis, pr: prezigapófisis, s: sinapófisis.

Figura 8.- G: mano, i: intermedio, m1: metacarpal 1, m5: metacarpal 5, p: pisiforme, r: radio, ra: radial, u: ulna, ul: ulnar, I-V: dígitos del I al V, H: Pie, f: fibula, I-V: dígitos del I al V, m1: metatarsal 1, m5: metatarsal 5, p: cartilago tarsal proximal, t: tibia, t4: tarso distal

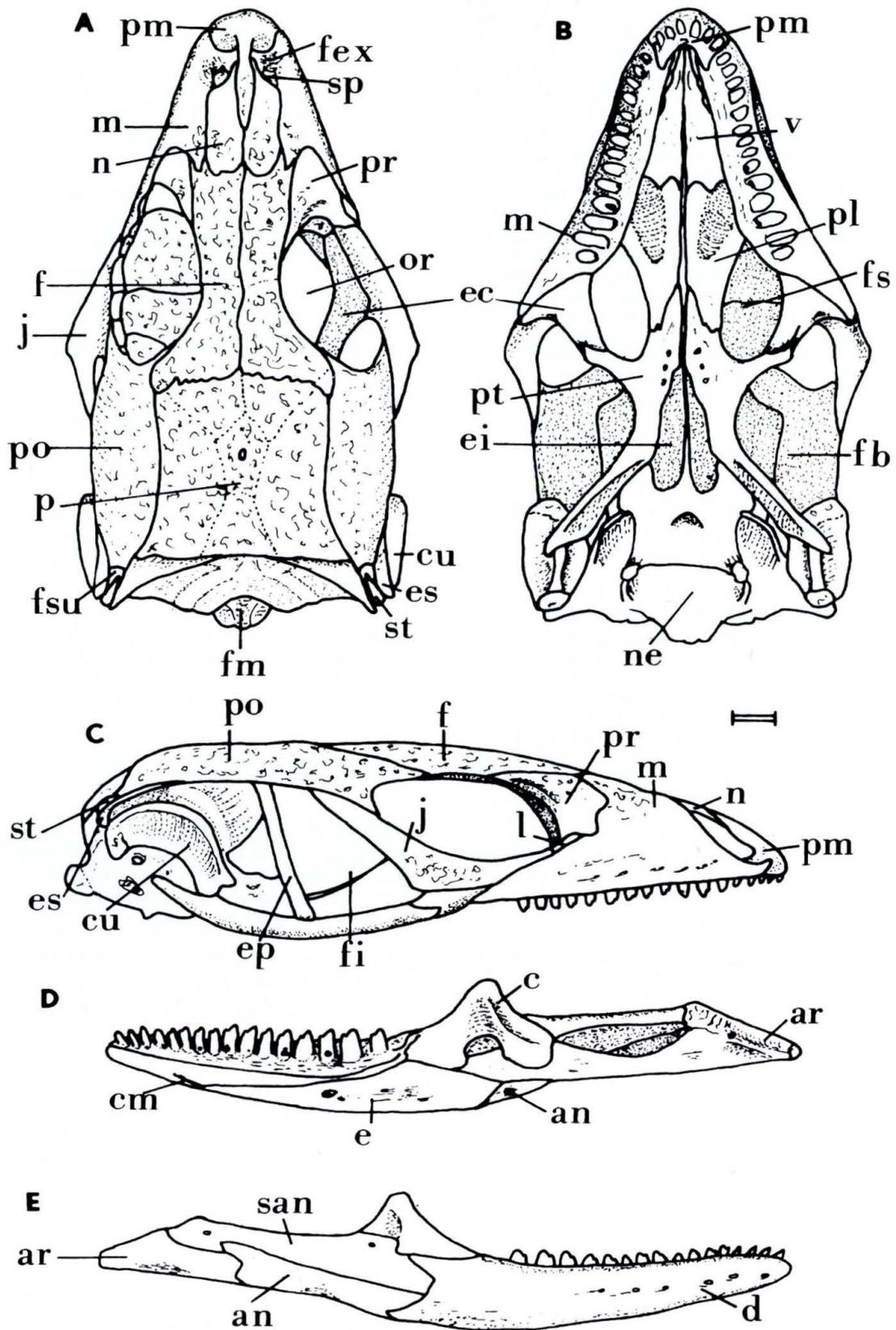


Figura 1.- Vistas A, dorsal; B, ventral y C, lateral del cráneo. Vistas D, medial y E, lateral de la mandíbula derecha de *Gallotia atlantica* (BMNH 1967/1496).
Figure 1.- A, dorsal; B, ventral and C, lateral views of the skull and, D, medial and E, lateral views of right mandible of *Gallotia atlantica* (BMNH 1967/1496).

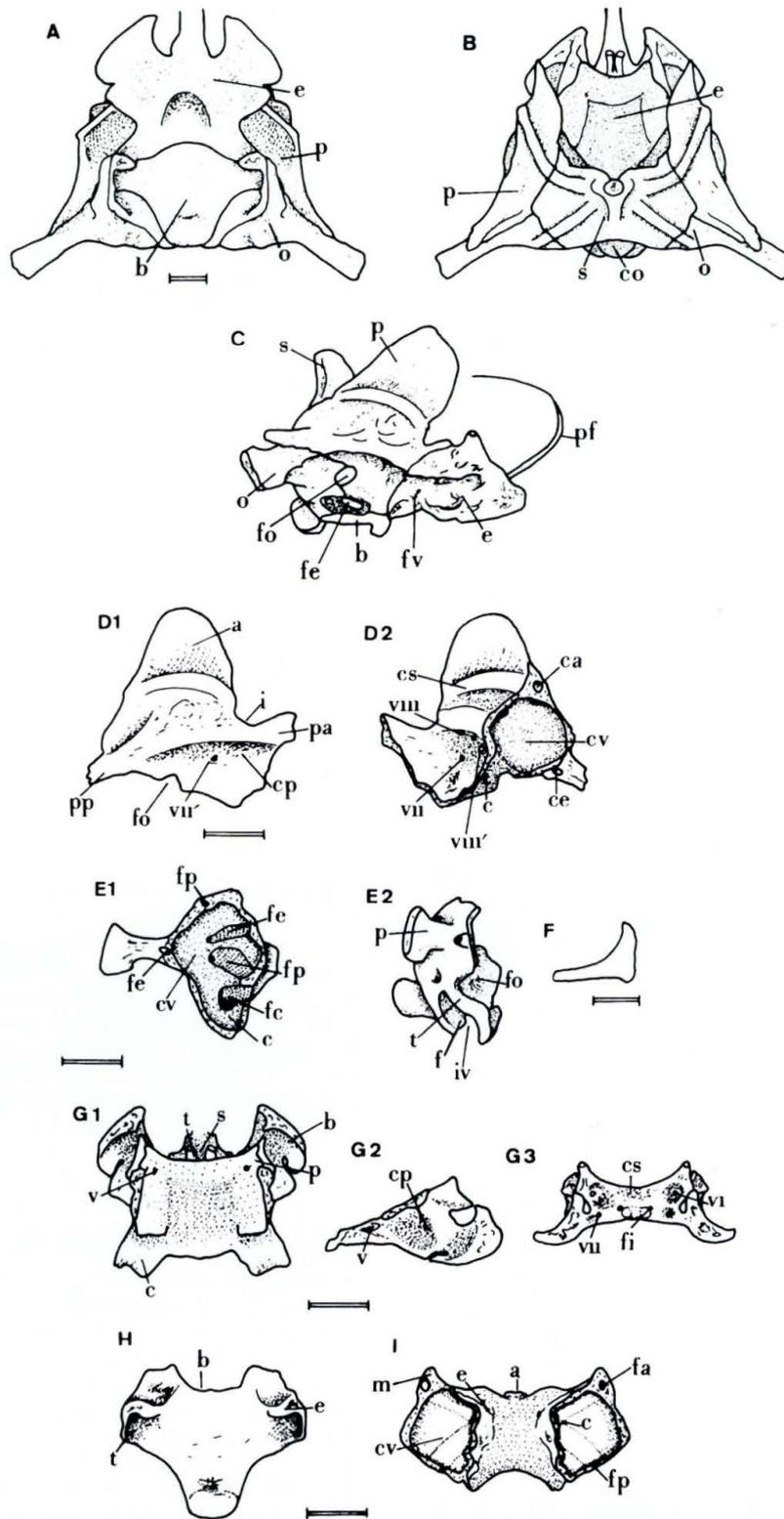


Figura 3.- Vistas A, ventral; B, dorsal y C, lateral del neurocráneo de *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20). Vistas D1, lateral y D2, medial del proótico; vistas E1, anterior y E2, lateral del opistoótico; F, vista dorsal del orbitosfenoides; vistas G1, dorsal; G2, lateral y G3, anterior del esfenoides; H, vista ventral del basioccipital y I, vista ventral del supraoccipital de *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.25).

Figure 3.- A, ventral; B, dorsal and C, lateral views of the neurocranium of *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20). D1, lateral and D2, medial views of the prootic; E1, anterior and E2, lateral views of the opistootic; F, dorsal view of the orbitosphenoid; G1, dorsal; G2, lateral and G3, anterior views of the sphenoid; H, ventral view of the basioccipital and I, ventral view of the supraoccipital of *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.25).

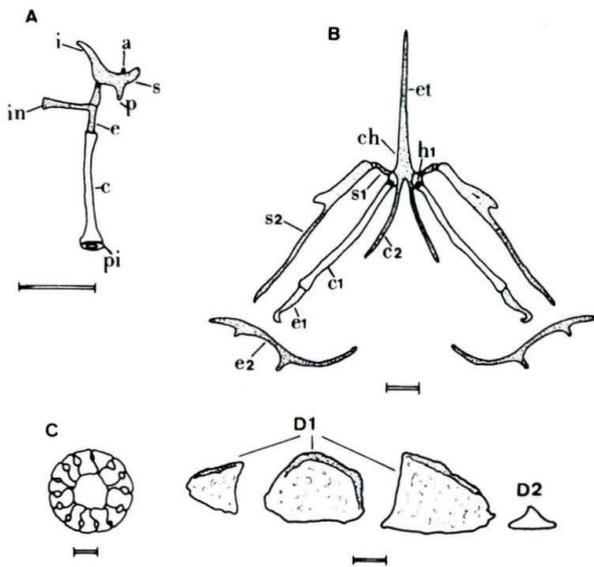


Figura 4.- A, vista lateral del aparato columelar; B, vista dorsal del aparato hioideo; C, vista lateral de los osículos escleróticos y vista lateral de, D1, supraoculares y D2, palpebral de *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20).

Figure 4.- A, lateral view of the columellar apparatus; B, dorsal view of the hyoid apparatus; C, lateral view of scleral ossicles and lateral view of, D1, supraoculars and D2, palpebral of *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20).

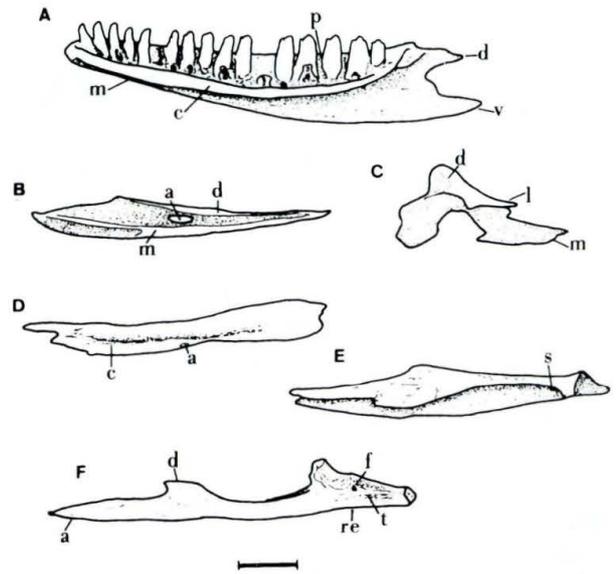


Figura 5.- Mandíbula derecha de *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.25). A, vista medial del dentario; B, vista medial del esplenial; C, vista lateral del coronoides; D, vista medial del angular; E, vista medial del suprangular y F, vista medial del articular.

Figure 5.- Right mandible of *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.25). A, medial view of the dentary; B, medial view of the splenial; C, lateral view of the coronoid; D, medial view of the angular; E, medial view of the surangular and F, medial view of the articular.

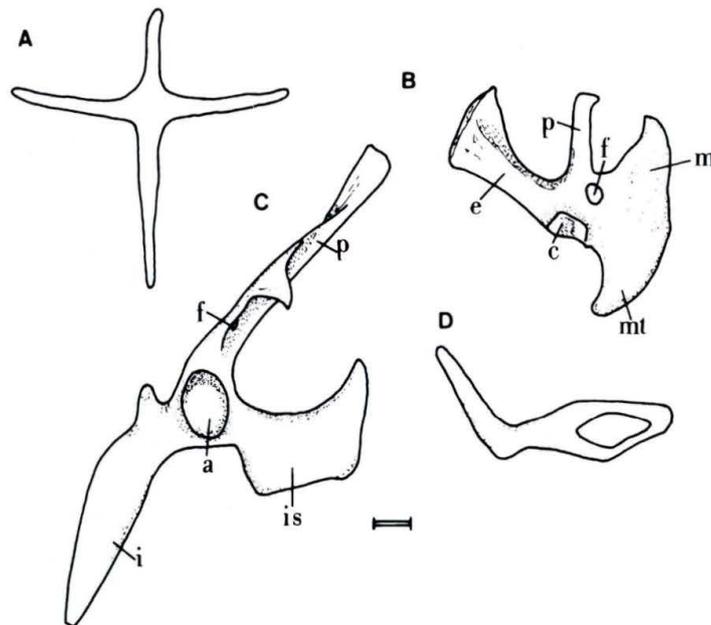


Figura 6.- A, interclavícula; B, escápulo-coracoides; C, cintura pelviana y D, clavícula de *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20).

Figure 6.- A, interclavicle; B, scapula-coracoid; C, pelvic girdle and D, clavicle of *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20).

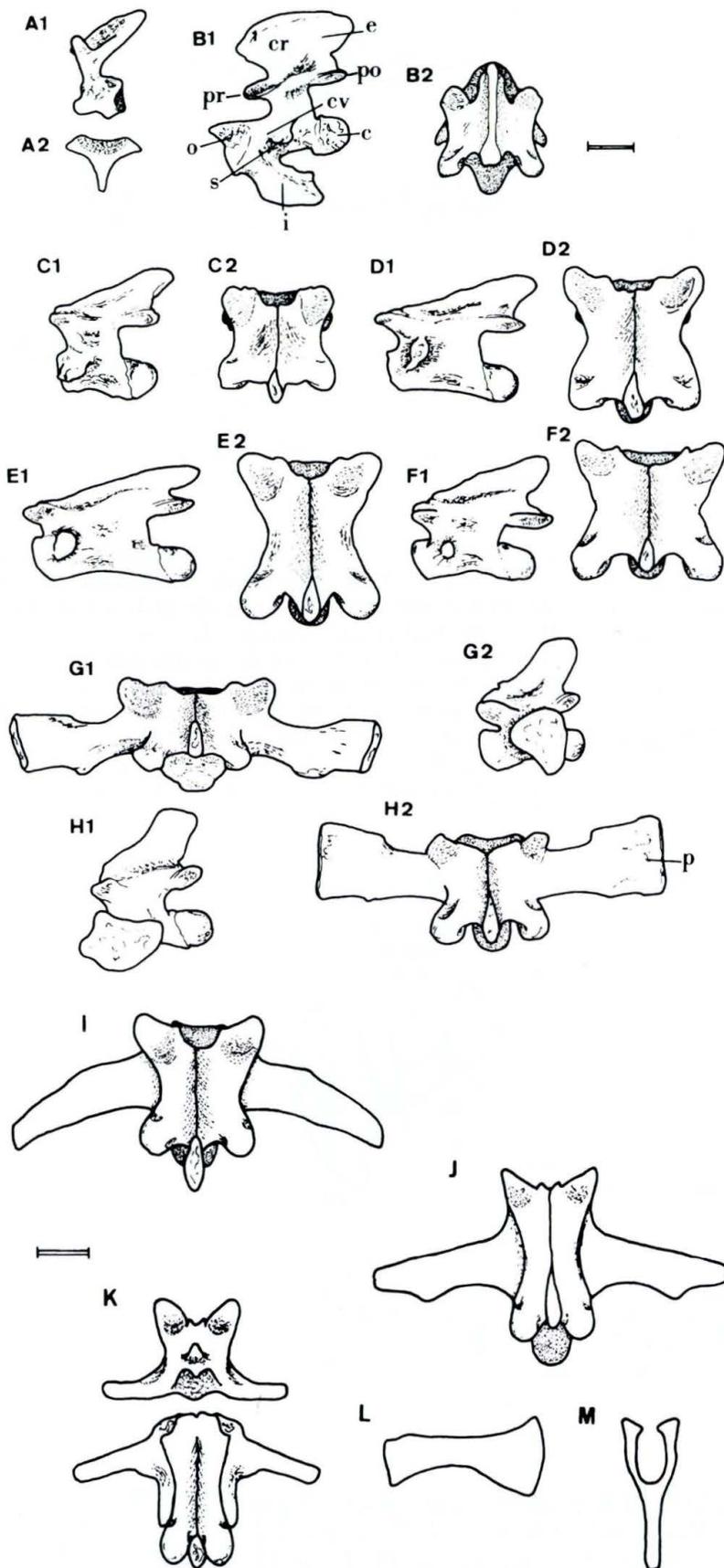


Figura 7.- Vista anterior del atlas, **A1**, arco neural y **A2**, hipocentro; vistas **B1**, lateral y **B2**, dorsal del axis; vistas **C1**, lateral y **C2**, dorsal de la vértebra 3; vistas **D1**, lateral y **D2**, dorsal de la vértebra 11; vistas **E1**, lateral y **E2**, dorsal de la vértebra 22; vistas **F1**, lateral y **F2**, dorsal de la vértebra 26; vistas **G1**, lateral y **G2**, dorsal de la primera vértebra sacra; vistas **H1**, lateral y **H2**, dorsal de la segunda vértebra sacral; vistas dorsales de la **I**, primera y **J**, segunda vértebra post-sacra; **K**, vista dorsal de la primera vertebra autotómica; **L**, costilla cervical y **M**, intercentro caudal de *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20).

Figure 7.- anterior view of the atlas, **A1**, neural arch and **A2**, hypocentrum; **B1**, lateral and **B2**, dorsal view of the axis; **C1**, lateral and **C2**, dorsal views of the vertebra 3; **D1**, lateral and **D2**, dorsal views of the vertebra 11; **E1**, lateral and **E2**, dorsal views of vertebra 22; **F1**, lateral and **F2**, dorsal views of the vertebra 26; **G1**, lateral and **G2**, dorsal views of the 1st sacral vertebra; **H1**, lateral and **H2**, dorsal views of the second sacral vertebra sacral; dorsal views of the **I**, first and **J**, second postsacral vertebra; **K**, dorsal view of the first autotomic vertebra; **L**, cervical rib and **M**, caudal intercentrum of *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20).

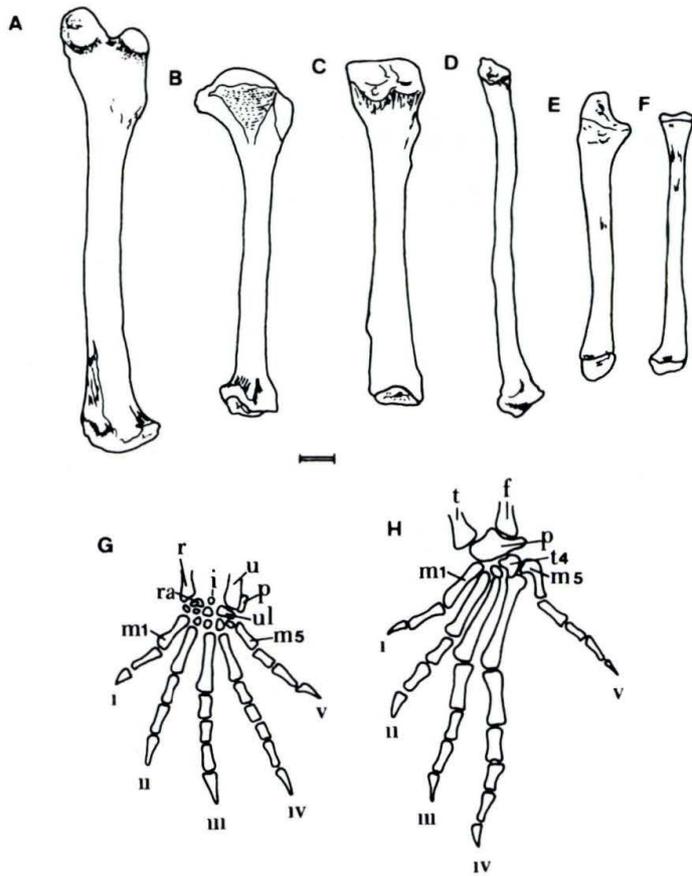


Figura 8.- A, fémur; B, húmero; C, tibia; D, fíbula; E, radio; F, ulna. Dibujo esquemático de G, la mano y H, el pie de *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20).
Figure 8.- A, femur; B, humerus; C, tibia; D, fibula; E, radio; F, ulna. Schematic drawing of G, manus and H, foot of *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20).

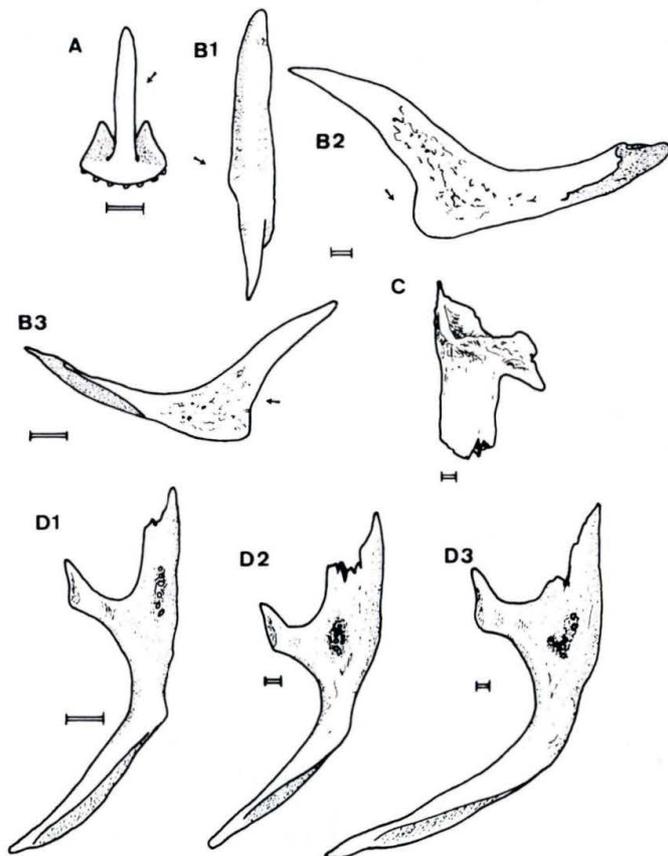


Figura 9.- Ver leyenda en página 89.
Figure 9.- See legend in page 89.

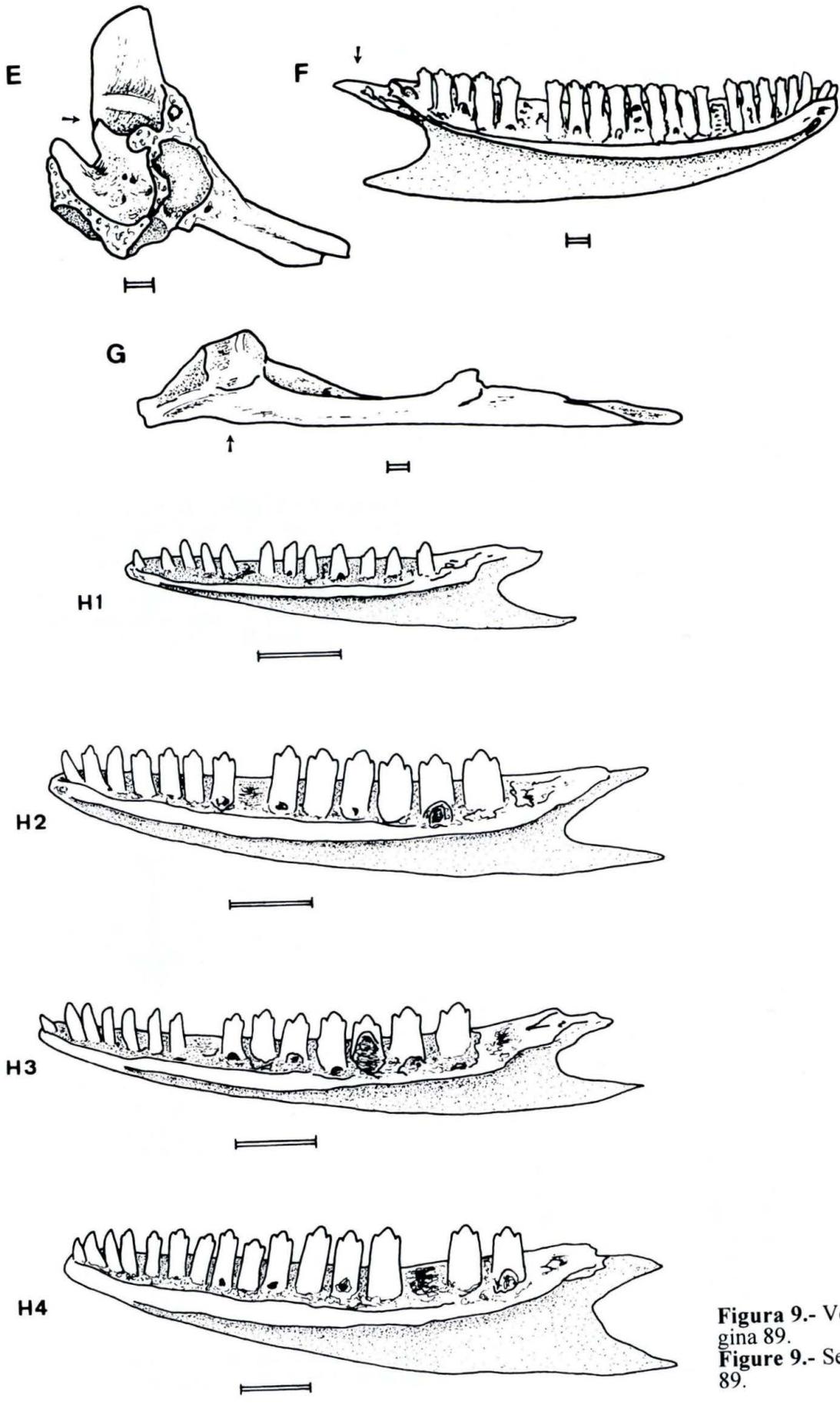


Figura 9.- Ver leyenda en página 89.
Figure 9.- See legend in page 89.

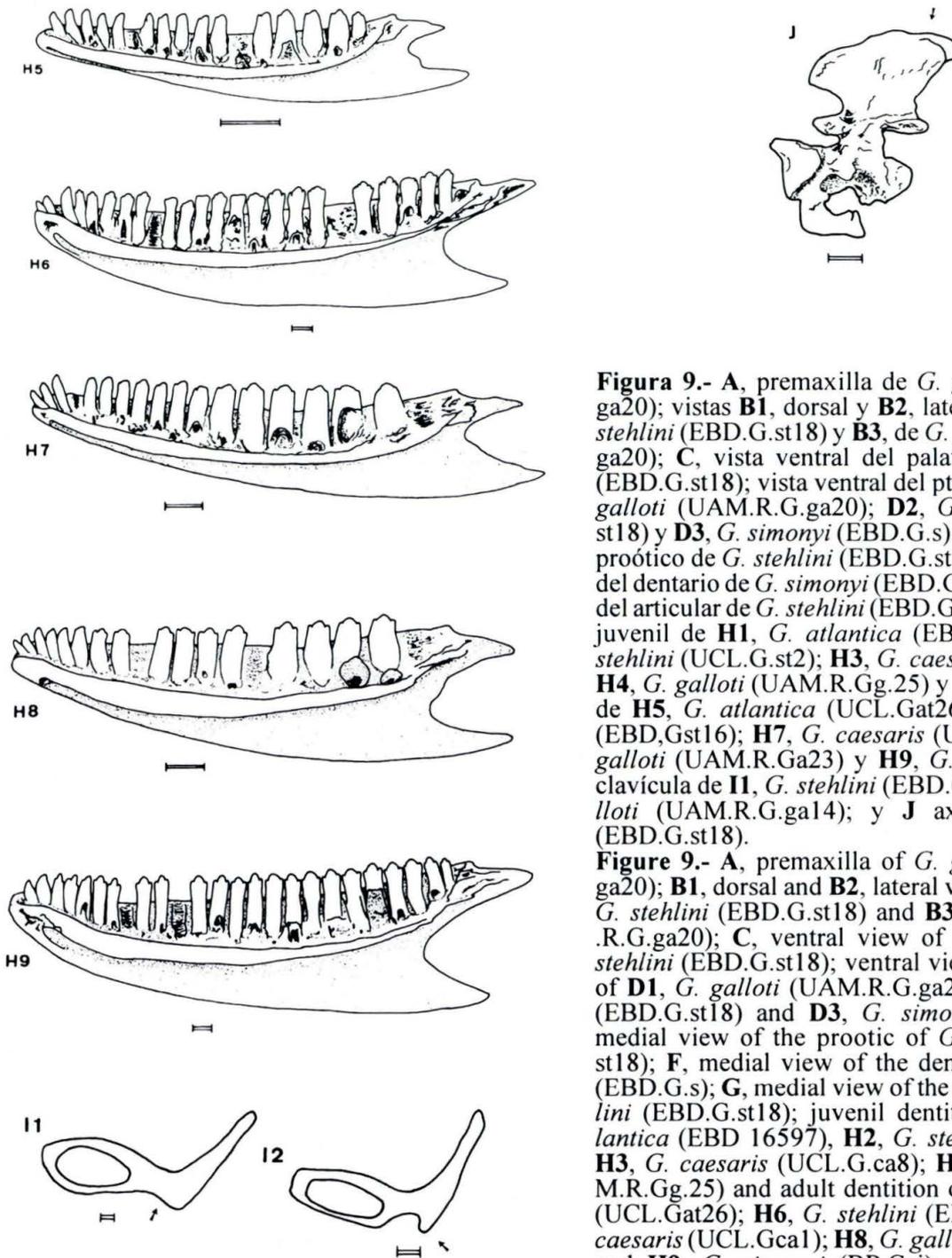


Figura 9.- A, premaxilla de *G. galloti* (UAM.R.G. ga20); vistas B1, dorsal y B2, lateral del yugal de *G. stehlini* (EBD.G.st18) y B3, de *G. galloti* (UAM.R.G. ga20); C, vista ventral del palatino de *G. stehlini* (EBD.G.st18); vista ventral del pterigoides de D1, *G. galloti* (UAM.R.G.ga20); D2, *G. stehlini* (EBD.G.st18) y D3, *G. simonyi* (EBD.G.s); E, vista medial del proótico de *G. stehlini* (EBD.G.st18); F, vista medial del dentario de *G. simonyi* (EBD.G.s); G, vista medial del articular de *G. stehlini* (EBD.G.st18); dentición de juvenil de H1, *G. atlantica* (EBD 16597), H2, *G. stehlini* (UCL.G.st2); H3, *G. caesaris* (UCL. G.ca8); H4, *G. galloti* (UAM.R.Gg.25) y dentición de adulto de H5, *G. atlantica* (UCL.Gat26); H6, *G. stehlini* (EBD,Gst16); H7, *G. caesaris* (UCL.Gca1); H8, *G. galloti* (UAM.R.Ga23) y H9, *G. simonyi* (BP.Gsi); clavícula de I1, *G. stehlini* (EBD.G.st16) y I2, *G. galloti* (UAM.R.G.ga14); y J axis de *G. stehlini* (EBD.G.st18).

Figure 9.- A, premaxilla of *G. galloti* (UAM.R.G. ga20); B1, dorsal and B2, lateral views of the jugal of *G. stehlini* (EBD.G.st18) and B3, *G. galloti* (UAM.R.G.ga20); C, ventral view of the palatine of *G. stehlini* (EBD.G.st18); ventral view of the pterygoid of D1, *G. galloti* (UAM.R.G.ga20); D2, *G. stehlini* (EBD.G.st18) and D3, *G. simonyi* (EBD.G.s); E, medial view of the prootic of *G. stehlini* (EBD.G.st18); F, medial view of the dentary of *G. simonyi* (EBD.G.s); G, medial view of the articular of *G. stehlini* (EBD.G.st18); juvenil dentition of H1, *G. atlantica* (EBD 16597), H2, *G. stehlini* (UCL.G.st2); H3, *G. caesaris* (UCL.G.ca8); H4, *G. galloti* (UAM.R.Gg.25) and adult dentition of H5, *G. atlantica* (UCL.Gat26); H6, *G. stehlini* (EBD,Gst16); H7, *G. caesaris* (UCL.Gca1); H8, *G. galloti* (UAM.R. Ga23) and H9, *G. simonyi* (BP.Gsi); clavicle of I1, *G. stehlini* (EBD.G.st16) and I2, *G. galloti* (UAM.R.G. ga14); and J axis of *G. stehlini* (EBD.G.st18).