

Univerzita Karlova
Prírodovedecká fakulta

Študijný program: Biológia

Študijný odbor: Ekologická a evolučná biológia



Denis Hlaváč

Diverzita a fylogénéza čeľade jaštericovitých (Lacertidae) so zameraním na tribus Ereimiadini
Diversity and phylogeny of the lacertid lizards (Lacertidae) with emphasis on the tribe Ereimiadini

Bakalárska práca

Školiteľ: Mgr. Jiří Šmíd, Ph.D.

Praha, 2023

Pod'akovanie

Týmto spôsobom by som chcel pod'akovať hlavne svojmu školiteľovi Mgr. Jiřímu Šmídovi, Ph.D. a členom našej výskumnej skupiny, ktorí svojimi radami a ochotou mi pomôcť vo mne vzbudili ešte väčší záujem o prírodu, a hlavne o plazy ako také. Taktiež by som sa chcel pod'akovať svojim rodičom za podporu všetkého čomu sa venujem a tiež faktu, že to boli práve oni, kto vo mne vyvolal záujem o faunu okolo nás už od detstva. Ďalej by som sa chcel pod'akovať svojej priateľke za motiváciu a ústretovosť pri písaní tejto práce, ktorá ma doviedla až k jej dokončeniu. A v neposlednom rade by som sa chcel pod'akovať svojim kamarátom z výskumného tímu.

Prehlásenie

Prehlasujem, že som záverečnú prácu spracoval samostatne, a že som uviedol všetky použité informačné zdroje a literatúru. Táto práca, ani jej podstatná časť, nebola predložená k získaniu iného alebo rovnakého akademického titulu.

V Prahe, 04.05.2023

Podpis

Abstrakt

Čeľaď Lacertidae (jaštericovit ) patr  do triedy Reptilia (plazy) a r du Squamata ( upinat  plazy). T to  eľaď je tvoren  dvomi pod eľaďami, Lacertinae a Gallotinae, ktor  s  diverzifikovan  do 45 rodov a pribli ne 368 druhov. Pod eľaď Lacertinae sa del  na dva triby, a to tribus Eremiadini a Lacertini. Tribus Lacertini m žeme d alej rozdeliť na dva klady: Eti psky a Saharsko-eur zijsk  klad. Pod eľaď Lacertinae s pribli ne 354 druhmi je o mnoho v čšia ako pod eľaď Gallotinae, ktor  je tvoren  len 14 druhmi. Z pod eľaďe Lacertinae je v č i tribus Eremiadini tvoren  215 druhmi zaraden mi v 22 rodoch. Z stupcov tejto  eľaďe n jdeme v Eur pe, Afrike a  zii , ale centrum p vodu tvor  Eur pa. Patria k dominantn m druhom herpetofauny v Eur pe. Tribus Eremiadini sa v minulosti oddelil od zvyšku  eľaďe Lacertidae a migroval do Afriky, kde do lo k jeho diverzifik ci  v dne n  podobu. Moment lne je diverzita tribu Eremiadini s streden  v Afrike, ale veľk  množstvo druhov sa vyskytuje aj v  zii. Telo je malej a  strednej veľkosti, ktor  z v č a nepresahuje 90 mm bez chvosta. Tvar tela je  t hly a chvost je relat vne dlh  v porovnan  s d lkou tela. Farebne s  veľmi variabiln  a z morfoloick ho hľadiska s  si druhy v  eľaďi veľmi podobn  a je ťa k  n jsť striktn  odli n  znaky medzi niektor mi druhmi, ba dokonca rodmi.

Kľ čov  slov : Lacertidae, Eremiadini, Afrika, Reptilia, fylogen za, biogeografia, fos lny z znam

Abstract

The family Lacertidae (lizards) belongs to the class Reptilia (reptiles) and the order Squamata (scaly reptiles). This family consists of two subfamilies, Lacertinae and Gallotinae, which are diversified into 45 genera and approximately 368 species. The subfamily Lacertinae is divided into two tribes, namely the tribus Eremiadini and Lacertini. The tribe Lacertini can be further divided into two clades: the Ethiopian and the Saharan-Eurasian clade. The subfamily Lacertinae, with approximately 354 species, is much larger than the subfamily Gallotinae, which consists of only 14 species. From the subfamily Lacertinae, the larger tribus Eremiadini is formed by 215 species classified in 22 genera. Representatives of this family can be found in Europe, Africa and Asia, but the center of origin is Europe. They belong to the dominant species of herpetofauna in Europe. The Eremiadini tribe separated from the rest of the Lacertidae family in the past and migrated to Africa, where it diversified into its present form. Currently, the diversity of the Eremiadini tribe is concentrated in Africa, but a large number of species also occur in Asia. The body is small to medium in size, which usually does not exceed 90 mm without the tail. The body shape is slender and the tail is relatively long compared to the body length. They are very variable in color and morphologically the species in the family are very similar and it is difficult to find strictly different characters between some species and even genera.

Key words: Lacertidae, Eremiadini, Africa, Reptilia, phylogeny, biogeography, fossil record

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Fylogenéza čeľade Lacertidae.....	1
2.1. Fosílny záznam a pôvod čeľade Lacertidae	1
2.2. Fylogenetické zaradenie čeľade Lacertidae	2
2.3. Fylogenetické členenie čeľade Lacertidae na podčeľade.....	4
2.3.1. Tribus Eremiadini	4
2.3.1.1. Rod <i>Atlantolacerta</i>	7
2.3.1.2. Etiópsky klad.....	8
2.3.1.2.1. Rod <i>Latastia</i>	9
2.3.1.2.2. Rod <i>Philochortus</i>	9
2.3.1.2.3. Rod <i>Pseuderemias</i>	9
2.3.1.2.4. Rod <i>Heliobolus</i>	9
2.3.1.2.5. Rod <i>Nucras</i>	10
2.3.1.2.6. Rod <i>Australolacerta</i> + <i>Vhembelacerta</i>	10
2.3.1.2.7. Rod <i>Ichnotropis</i>	10
2.3.1.2.8. Rod <i>Meroles</i>	11
2.3.1.2.9. Rod <i>Poromera</i>	12
2.3.1.2.10. Rod <i>Pedioplanis</i>	12
2.3.1.2.11. Rod <i>Tropidosaura</i>	14
2.3.2. Saharsko-eurázijský klad	15
2.3.2.1.1. Rod <i>Eremias</i>	15
2.3.2.1.2. Rod <i>Mesalina</i>	16
2.3.2.1.3. Rod <i>Acanthodactylus</i>	18
2.3.2.1.4. Rod <i>Ophisops</i>	20
2.3.2.1.5. Rod <i>Omanosaura</i>	22
2.3.2.1.6. Rod <i>Holaspis</i>	23
2.3.2.1.7. Rod <i>Gastropholis</i>	23
2.3.2.1.8. Rod <i>Congolacerta</i>	24
2.3.2.1.9. Rod <i>Adolfus</i>	24
2.3.3. Tribus Lacertini.....	25
3. Historická biogeografia.....	25
3.1. Historická biogeografia čeľade Lacertidae	25
3.1.1. Historická biogeografia tribu Eremiadini.....	26
3.1.2. Historická biogeografia tribu Lacertini	28
3.2. Historická biogeografia podčeľade Gallotinae.....	29
4. Záver	29
5. Zoznam bibliografických odkazov.....	30

1. Úvod

Čeľaď Lacertidae fylogeneticky zaraďujeme do triedy Reptilia alebo Lepidosauria a rádu Squamata. Rád Squamata môžeme hlbšie fylogeneticky zaradiť do kladu Bifurcata, kladu Unidentata, kladu Episquamata, kladu Laterata, kladu Lacertibaenia a kladu Lacertiformata, kde sa konečne nachádza čeľaď Lacertidae (Vidal & Hedges, 2005). Jej vnútorné členenie je na dve monofyletické podčeľade, a to Lacertinae a Gallotinae, kde podčeľaď Lacertinae tvorí 96,2 % diverzity celej čeľade. Podčeľaď Lacertinae ešte môžeme rozdeliť na dva monofyletické triby (Garcia-Porta et al., 2019). V tejto bakalárskej práci sa budem sústreďovať práve na jeden z nich, a to na tribus Eremiadini.

Diverzita v rámci tejto čeľade je ohromná. V tribe Lacertini nájdeme 19 rodov a približne 139 druhov. Tribus Eremiadini je na tom ešte lepšie, zahŕňajúc 22 rodov diverzifikovaných do 215 druhov. Počty druhov sa každoročne menia a stále dochádza k popisu nových druhov, preto udávam len orientačné čísla (Uetz, 2023). K diverzifikácií týchto tribov došlo v širokom rozmedzí pred 66 až 16 miliónmi rokov pre tribus Eremiadini a pre tribus Lacertini v rozmedzí pred 37,55 až 12 miliónmi rokov. Je tomu tak kvôli nezhodám medzi vedeckými štúdiami (Arnold et al., 2007; Garcia-Porta et al., 2019; Hipsley et al., 2009; Vidal & Hedges, 2005; Wiens et al., 2006). Následne vzniklo mnoho druhov v krátkom časovom úseku, čo sa odzrkadľuje na ich fylogenetickom strome, kde môžeme vidieť relatívne krátke vetvenie (Pavlicev & Mayer, 2009).

Recentný výskyt čeľade Lacertidae je sústredený hlavne v európskom území (Arnold et al., 2007). Avšak jedincov čeľade nájdeme aj smerom na východ, a to až v Japonsku, kde je diverzita tvorená hlavne rodom *Takydromus* (Ota et al., 2002). Taktiež neopomenuteľné druhové bohatstvo čeľade Lacertidae, konkrétne tribu Eremiadini, predstavuje Afrika. Tam na základe fylogenetických a geografických znalostí môžeme tento tribus rozdeliť na dva sesterské klady (Etiópsky a Saharsko-eurázijský klad). Ich rozšírenie ako už aj názvy napovedajú, je predelené Saharskou púšťou, ktorá tvorí jednak geografickú a jednak ekologickú bariéru (Mayer & Pavlicev, 2007).

Cieľom mojej práce je získanie väčších poznatkov vo fylogénéze a diverzite čeľade Lacertidae so zameraním na tribus Eremiadini. Taktiež sa budem venovať fosílnemu záznamu, histórii a biogeografii tejto čeľade a hlavne tribu Eremiadini. Ako prvým sa budem zaoberať, kedy táto čeľaď vznikla a aké za sebou zanechala stopy v podobe fosílií. Neskôr fylogeneticky analyzujem čeľaď Lacertidae a podrobnejšie potom tribus Eremiadini. Na záver sa budem venovať historickej biogeografii tejto skupiny a aktuálnemu výskytu.

2. Fylogénéza čeľade Lacertidae

2.1. Fosílny záznam a pôvod čeľade Lacertidae

Lacertidae, čeľaď Starého sveta, je vo fosílnom zázname nájdená len v malom počte (Hipsley et al., 2009). Podľa FosFARbase databázy (Böhme M. & Ilg A., 2023) bolo nájdených 1159 fosílií z čeľade Lacertidae. Väčšina fosílného záznamu čeľade Lacertidae pozostáva z fragmentovaných lebečných kostí a izolovaných postkranialných častí lebky, čo má často za následok nižšiu spoľahlivosť v taxonomickom a systematickom určení (Garcia-Porta et al., 2019).

Názory na vyčlenenie *Amphisbaenia* a *Lacertiformata* z kladu *Lacertibaenia* (Vidal & Hedges, 2005) sa medzi autormi Hipsley et al. (2009) a Vidal & Hedges (2005) líšia. Pôvod moderných Lacertidae je datovaný na neskorý Paleocén

z obdobia pred 56-58 miliónov rokov (Hipsley et al., 2009). Vek bodov na fylogenetickom strome Hipsley et al. (2009) a Vidal & Hedges (2005) sa od seba líši viac ako o 10-30 miliónov rokov v závislosti na parametrickom nastavení analýzy, čo je skôr ako najstarší známy rhineurid (*Rhineura floridana* (Baird, 1858)) (Hipsley et al., 2009). V predchádzajúcich štúdiách je pôvod *Amphisbaenia* posunutý do neskorej jury až začiatku kriedy. V týchto štúdiách je použitá staršia fosília slúžiaca na kalibráciu delenia Lacertidae od *Amphisbaenia*. Táto fosília je druhu *Hodzhakulia magna* Nessov LA, 1985 a pochádza zo začiatku kriedy (96 miliónov rokov) (Vidal & Hedges, 2005; Wiens et al., 2006), avšak v štúdií Hipsley et al. (2009) je použitá fosília druhu *Plesiorhineura tsentasi* Sullivan, 1985 zo základne San Juan v Novom Mexiku z obdobia stredného Paleocénu (Sullivan, 1985). V novšej štúdií (Garcia-Porta et al., 2019) je pôvod datovaný na 86,6 miliónov rokov. Na kalibráciu sa v tejto štúdií použila *Plesiolacerta lydekkeri* (Hoffstetter, 1942) z Lissieu vo Francúzsku z obdobia stredného Eocénu (40,4 miliónov rokov) (Čerňanský & Augé, 2013).

Za najstarších fosílnych zástupcov z čeľade Lacertidae môžeme považovať “*cf. Plesiolacerta sp.*” a “*Lacertidae gen. indet.*” z Hainin, Mons Basin, Provincia Hainaut, Belgicko. Pôvod týchto fosílií je z obdobia pred 61,6 miliónmi rokov a pochádzajú z Daniánu, najstaršieho obdobia Paleocénu (Augé, 2005). Keďže tento fosílny záznam je slabo zachovaný (Garcia-Porta et al., 2019), za najstaršieho zástupcu čeľade Lacertidae považujem exemplár z obdobia skorého Eocénu (47,8–56,0 miliónov rokov) z lokality Mutigny, Francúzsko. Vo fosílnom zázname sú ale obsiahnuté 2 kosti, a to ľavá frontálna kosť prislúchajúca k zástupcovi čeľade Lacertidae a pravá frontálna kosť. Morfológia pravej frontálnej kosti indikuje lacertidný pôvod, avšak nie je dobre zachovaná, a preto je len podmiennečne zaradená do čeľade Lacertidae. Pravá frontálna kosť je z oblasti Cernay, Parížska základňa, Francúzsko z neskorého Paleocénu, čo naznačuje, že by sa mohlo jednať o najstaršieho známeho zástupcu čeľade Lacertidae (Čerňanský et al., 2020).

Zaujímavou fosíliou je aj nález druhu *Plesiolacerta lydekkeri* z oblasti Herrlingen 8, Nemecko z obdobia vrchného Oligocénu (28,1–23,03 miliónov rokov). Jedná sa o prvý fosílny nález tohto druhu z vrchného Oligocénu. Z hľadiska fylogeniezy *Plesiolacerta* predstavuje taxón veľmi blízky alebo nachádzajúci sa v korunných Lacertidae. Druh *Plesiolacerta lydekkeri* na základe fosílného záznamu zdieľa veľa synapomorfíí Lacertidae. Táto fosília je zaujímavá aj z hľadiska anatómie a morfológie, keďže autor štúdie popisuje po prvýkrát postorbitofrontálnu a frontálnu kosť u rodu *Plesiolacerta*. Zdá sa, že prítomnosť dlhšej anteriórnej oblasti frontálnej kosti naznačuje, aj na základe primitívnej morfológie a skorého výskytu *Plesiolacerta* vo fosílnom zázname, že sa jedná o pleziomorfný znak u lacertoidných plazov s výnimkou rodu *Timon*, kedy je táto kosť približne rovnakej dĺžky a jedná sa o odvodený znak (Čerňanský & Augé, 2013).

Z obdobia spodného Miocénu (23,03-15,97 miliónov rokov) strednej Európy pravdepodobne pochádza najstarší nález skupiny *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768). Fosília je popísaná z oblasti Dolnice, blízko mesta Cheb, Česká republika. Fosílny nález obsahuje frontálne kosti dvoch ontogeneticky rozličných jedincov a fragment jednej parietálnej kosti (Čerňanský, 2010).

2.2. Fylogenetické zaradenie čeľade Lacertidae

Čeľaď Lacertidae je monofyletickou líniou. Počet druhov, ktoré zahŕňa sa neustále mení z dôvodu nevyjasnených fylogenetických vzťahov naprieč niektorými rodmi, kedy niektoré z nich dokonca nie sú monofyletické, ale

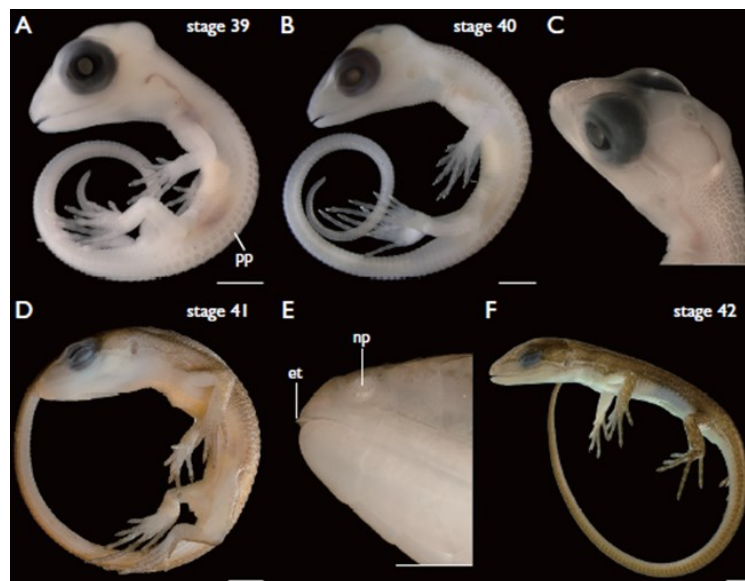
parafyletické (Pyron et al., 2013), preto hovoríme o približnom čísle okolo 368 druhov v približne 45 rodoch (Uetz, 2023). Pyron et al. (2013) vo svojej štúdií uvádza číslo 340 a Arnold et al. (2007) uvádza vo svojej štúdií číslo okolo 280 druhov.

Čeľaď Lacertidae zaraďujeme do triedy Lepidosauria alebo Reptilia, rádu Squamata, kladu Bifurcata, Unidentata, Episquamata, Laterata, Lacertibaenia a Lacertiformata (Vidal & Hedges, 2005).

V staršej literatúre sa stretáme s bazálnym rozdelením rádu Squamata na skupiny: Iguania a Scleroglossa (Vidal & Hedges, 2005). Toto rozdelenie je už zastaralé a v modernej literatúre sa už nepoužíva z dôvodu, že bolo skonštruované hlavne na základe morfológických znakov, čo je jedna z taxonomických metód, ktorá sa však momentálne používa len okrajovo.

Klad Bifurcata je tvorený kladom Unidentata a infrarádcom Gekkota. Javí sa, že tento klad by mohol byť monofyletický. Spoločnou vlastnosťou týchto 2 taxonomických línií je rozdvojený alebo rozoklaný jazyk. (Vidal & Hedges, 2005; Pyron et al., 2013). Na základe tejto morfológickej vlastnosti vznikol názov Bifurcata (Estes et al., 1988).

Zlúčením kladu Episquamata a infrarádu Scinciformata vznikol klad Unidentata. Unidentata je monofyletický klad (Pyron et al., 2013). Charakteristickým znakom tejto taxonomickej skupiny je jeden vaječný zub (Vidal & Hedges, 2005), viz. obr. č. 1 (Okuyama et al., 2021).



Obr. č. 1: Postvipozičný vývoj *Takydromus tachydromoides* (Schlegel, 1838), v štádiách 39–42. Mierka = 2,0 mm. Bočný pohľad na celé embryo v štádiu 39 (A). Bočný pohľad na celé embryo (B) a bližší pohľad na dorzálny povrch oblasti hlavy a krku (C) v štádiu 40. Bočný pohľad na celé embryo (D) a bližší pohľad na oblasť ňufáka (E) v štádiu 41. Bočný pohľad na celé embryo v štádiu 42 (F). Skratky: et: vaječný zub; np: nosová jamka; pp: pigmentačný vzor.

Prevzaté z Okuyama et al. (2021).

Klad Episquamata je monofyletický taxón a jeho názov je odvodený od vrchnej polohy vo fylogenetickom strome života. Sesterským kladom Episquamata je klad Toxicofera. Do tohto kladu patria infrarád Serpentes (hady), podrád

Anguimorpha (varany, slepúchy a kômatce) a podrád Iguania (leguány, chameleóny a agamy). Klad Toxicofera je charakteristický prítomnosťou jedu. (Vidal & Hedges, 2005).

Klad Lacertibaenia a sesterská superčel'ad' Teiformata spolu tvoria klad Laterata. Klad Laterata je monofyletický. (Vidal & Hedges, 2005). V minulosti Townsend et al. (2004) pomenoval podobný klad Lacertiformes. Išlo o parafyletický klad z dôvodu, že nezahŕňal Amphisbaenia. Keďže moderný klad Laterata zahŕňa Amphisbaenia, dochádza ku rozporu s významom mena „jaštericotvaré“ (Lacertiformes) a tento názov je nahradený novým názvom Laterata. V niektorých článkoch sa stretneme aj s názvom Lacertoidea (Camp, 1923; Pyron et al., 2013). Názov Laterata je zavedený na základe morfológických a molekulárnych analýz skupiny. Spoločnými morfológickými znakmi Laterata sú dlaždiciam podobné šupiny štvorcového alebo štvoruholníkovitého tvaru, ktoré sú v niektorých prípadoch vyvýšené. V klade Amphisbaenia tvoria prstence. V kladoch Lacertiformata a Teiformata sa nachádzajú na ventrálnej časti tela. Prítomnosť štvorcových šupín je aj v taxónoch Xantusiida a Anguimorpha (Vidal & Hedges, 2005).

Lacertiformata je monofyletický klad a spolu so sesterským kladom Amphisbaenia patria do kladu Lacertibaenia. Názov Lacertibaenia je zložený kombináciou prvkov 2 názvov, a to Lacertiformata a Amphisbaenia. Lacertibaenia je taktiež monofyletický klad. (Vidal & Hedges, 2005).

2.3. Fylogenetické členenie čel'ade Lacertidae na podčel'ade

Čel'ad' Lacertidae sa člení na dve podčel'ade: Lacertinae a Gallotiinae. Podčel'ad' Lacertinae aj Gallotiinae sú monofyletické taxóny (Garcia-Porta et al., 2019; Pyron et al., 2013).

V minulosti sa čel'ad' Lacertidae rozdeľovala na tri podčel'ade: Gallotiinae, Eremiadae a Lacertinae, kde Lacertinae pojímali primitívne palearktické formy lacertíd bez zástupcov Gallotiinae (Harris et al., 1998b). Toto členenie bolo upravené, keďže podčel'ad' Gallotiinae je sesterská ku skupine, ktorá obsahuje Eremiadae a Lacertinae. Skupiny Eremiadae a Lacertinae boli ponížené na úroveň tribu, ako Eremiadini a Lacertini. Taxonomická skupina sesterská ku Gallotiinae zjednocujúca tieto klady získala hierarchickú úroveň podčel'ade a bola pomenovaná Lacertinae (Arnold et al., 2007).

Pôvodne podčel'ad' Gallotiinae nebola podčel'ad'ou, ale čel'ad'ou s názvom Gallotidae a obsahovala len rod *Gallotia*. Dnes, je hierarchicky určená ako podčel'ad' Gallotiinae a obsahuje zástupcov dvoch rodov, *Gallotia* a *Psammodromus* (Arnold et al., 2007).

Podčel'ad' Lacertinae zahŕňa približne 354 druhov v 43 rodoch (Uetz, 2023) a je rozdelená do dvoch monofyletických tribov, Eremiadini a Lacertini. Tribus Eremiadini je typicky rozšírený v Afrike a teplej a suchej časti juhozápadnej Ázie. Tribus Lacertini tvorí väčšinu herpetofauny Európy a siaha od juhozápadnej do východnej Ázie, pričom zasahuje aj do severozápadnej Afriky (Arnold et al., 2007).

2.3.1. Tribus Eremiadini

Tribus Eremiadini je monofyletický taxón zahŕňajúci okolo 215 druhov zaradených do 22 rodov: *Atlantolacerta*, *Latastia*, *Philochortus*, *Pseuderemias*, *Heliobolus*, *Nucras*, *Australolacerta*, *Vhembelacerta*, *Ichnotropis*, *Meroles*,

Poromera, *Pedioplanis*, *Tropidosaura*, *Eremias*, *Mesalina*, *Acanthodactylus*, *Ophisops*, *Omanosaura*, *Holaspis*, *Gastropholis*, *Congolacerta* a *Adolfus* (Arnold, 1989; Garcia-Porta et al., 2019; Uetz, 2023; Wagner et al., 2014).

V minulosti bol tento tribus prvýkrát popísaný ako „Pokročilý saharsko-euroázijsky a etiópsky klad“ (Arnold, 1989). Neskôr vo svojej štúdií Mayer et al. (1994) zistili, že *Gallotia* a *Psammmodromus* majú vo fylogenetickom strome polohu situovanú mimo Lacertinae a založili podčeľaď Gallotiinae. Tým uviedli Arnoldov (Arnold, 1989) „Pokročilý saharsko-euroázijsky a etiópsky klad“ do parafyletického statusu, pretože časť rodov z „Pokročilého saharsko-euroázijského a etiópskeho kladu“ bola blízko príbuzná k európskym druhom. Nakoniec Fu (2000) a Harris et al. (1998a) doložením fylogenetických dát z rôznych taxónov Lacertidae potvrdili Arnoldove (Arnold, 1989) morfológické dáta a bola zavedená podčeľaď Eremiainae (Mayer & Pavlicev, 2007), ktorá bola neskôr hierarchicky ponížená na tribus Eremiadini (Arnold et al., 2007).

Tribus Eremiadini sa skladá z dvoch podriadených kladov: Etiópsky klad (na juh od Saharskej púšte) a Saharsko-euroázijsky klad (severná Afrika spolu so Saharskou púšťou) (Mayer & Pavlicev, 2007).

Bazálne postavenie v tribe Eremiadini zaujíma rod *Atlantolacerta*, ktorý je sesterský ku všetkým ostatným zástupcom tribu Eremiadini (Garcia-Porta et al., 2019), čo naznačil už Arnold et al. (2007), keď pomenoval druh *Lacerta andreanskyi* Werner, 1929 ako nový rod *Atlantolacerta andreanskyi* (Werner, 1929) (Arnold et al., 2007).



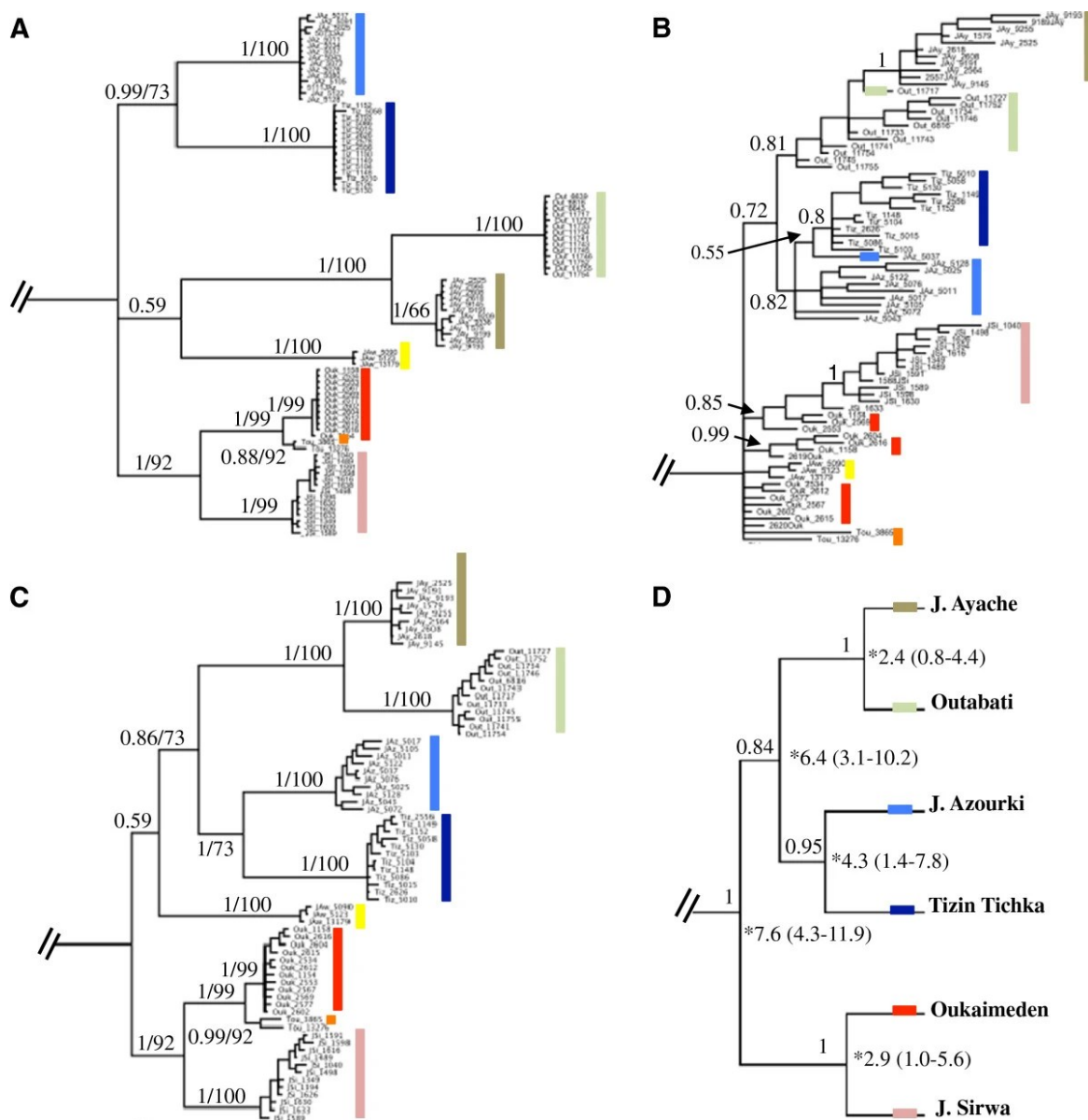
Obr. č. 2: Zástupcovia tribu Eremiadini: (A) *Meroles knoxii* (Milne-Edwards, 1829); (B) *Eremias fasciata* Blanford, 1874; (C) *Mesalina saudiarabica* Moravec, Smid, Schmitz, Shobrak, Wilms, 2017; (D) *Acanthodactylus opheodurus* Arnold, 1980; (E) *Ophisops elegans* Ménétries, 1832; (F) *Omanosaura jayakari* (Boulenger, 1887). Všetky obrázky sú originálne.

2.3.1.1. Rod *Atlantolacerta*

Rod *Atlantolacerta* je monofyletický a monotypický rod zastúpený druhom *Atlantolacerta andreanskyi*. Jedná sa o endemický druh obmedzený na oblasť Vysokého Atlasu v Maroku s výskytom v nadmorskej výške okolo 2400 metrov nad morom (Barata et al., 2012; Giovannotti et al., 2020; Uetz, 2023).

Podľa Barata et al. (2012) je *A. andreanskyi* druhový komplex, v ktorom je otázkou nie či, ale koľko bude v budúcnosti popísaných nových druhov. Z ôsmich študovaných populácií pomocou molekulárnej analýzy mtDNA a nucDNA je šesť populácií vysoko rozdielných na základe oboch analýz. To dáva do budúcnosti otvorené dvere pre minimálne šesť novo popísaných druhov, pričom mnoho populácií *A. andreanskyi* nebolo do štúdie zahrnutých (Barata et al., 2012).

Výsledky štúdie fenotypickej variability robenej v rámci šiestich vyššie spomenutých línii odhalili, že tieto línie majú medzi sebou nízku morfológickú variabilitu, čo vedie k presvedčeniu, že *A. andreanskyi* je kryptický druh s doposiaľ nepopísanou druhovou diverzitou (Barata et al., 2015).



Obr. č. 3: Fylogenetický strom *Atlantolacerta andreanskyi*. (A): fylogenetický strom skonštruovaný na základe mtDNA; (B): fylogenetický strom skonštruovaný na základe prepojenia piatich typov nucDNA; (C) fylogenetický strom skonštruovaný na základe kombinácie mtDNA a nucDNA; (D) fylogenetický strom skonštruovaný na základe kombinácie mtDNA a nucDNA pomocou Bayesovskej metódy. Prevzaté z Barata et al. (2012).

Atlantolacerta andreanskyi, podľa najnovších dát získaných z dvoch typov satelitnej DNA (časť DNA tvorená veľkým množstvom tandemicky sa opakujúcich nekódujúcich úsekov DNA (Beridze & Beridze, 1986)), tvorí druhový komplex zložený zo štyroch klastrov (Bouguemez; Jbel Aoulime 1; Jbel Aoulime 2; Oukaimeden) korešpondujúcich s geografickým pôvodom jedincov s výnimkou populácie z Jbel Aoulime, ktorá je zastúpená dvomi klastrami Jbel Aoulime 1 a Jbel Aoulime 2. Klastre Oukaimeden a Jbel Aoulime je možné synonymizovať s tými, ktoré pomenováva Barata et al. (2012) vo svojom diele ako Ouk (Oukaimeden) a JA (Jbel Aoulime). Navyše, klaster Jbel Aoulime 2 je natoľko odlišný od ostatných troch klastrov, že sa javí ako rozdielna skupina satelitnej DNA (Giovannotti et al., 2020).

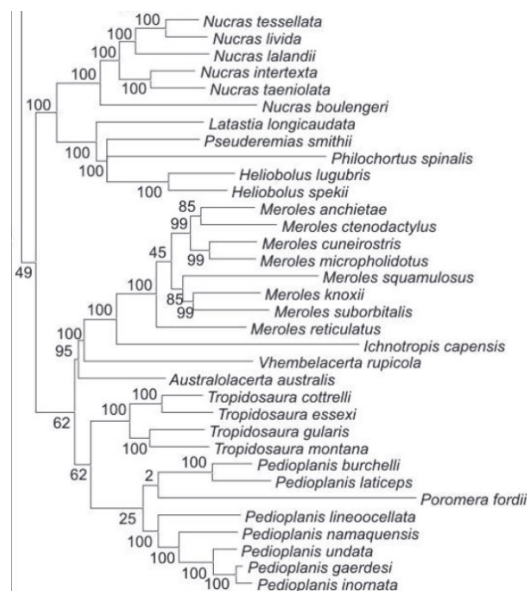
2.3.1.2. Etiópsky klad

Etiópsky klad je tvorený 12 rodmi: *Latastia*, *Philochortus*, *Pseuderemias*, *Heliobolus*, *Nucras*, *Australolacerta*, *Vhembelacerta*, *Ichnotropis*, *Meroles*, *Poromera*, *Pedioplanis* a *Tropidosaura* (Garcia-Porta et al., 2019; Mayer & Pavlicev, 2007; Pyron et al., 2013).

Tento klad sa delí na menšie skupiny, ktorých zloženie a počet sa líši medzi rôznymi štúdiami. Mayer & Pavlicev (2007) rozdeľujú Etiópsky klad na tri skupiny podľa geografického rozšírenia: skupinu južnej Afriky (*Ichnotropis*, *Meroles*, *Pedioplanis* a *Tropidosaura*), skupinu situovanú viac na východ Afriky (*Latastia*, *Philochortus*, *Pseuderemias*, *Heliobolus* a *Nucras*) a skupinu západnej Afriky s jedným lesným rodom, konkrétne rodom *Poromera*. Všetky tri skupiny sú dobre podporené molekulárnymi dátami (Mayer & Pavlicev, 2007). V tejto štúdií ale nie je zahrnutá *Australolacerta* a *Vhembelacerta*, čo mohlo ovplyvniť výsledky tejto štúdie.

V obrovskej štúdií Garcia-Porta et al. (2019), sa rozdeľuje Etiópsky klad na dve veľké skupiny, ktoré sa ďalej delia na dve podskupiny v oboch prípadoch. Prvá skupina tvorí klad a je totožná s východo-Africkou skupinou Mayer & Pavlicev (2007). Hlbšie sa tento klad delí na dva subklady, kde bazálnejšie postavenie zaujíma subklad tvorený rodmi *Latastia*, *Philochortus*, *Pseuderemias* a *Heliobolus* a ku tomuto subkladu je sesterský druhý subklad *Nucras*. Druhá skupina Etiópskeho kladu nie je dobre podporená molekulárnymi dátami. Bazálnejšia skupina tvorená rodmi *Australolacerta*, *Vhembelacerta*, *Ichnotropis* a *Meroles* je relatívne dobre podporená a je sesterská ku skupine tvorenej rodmi *Poromera*, *Pedioplanis* a *Tropidosaura* (Garcia-Porta et al., 2019).

Najspornejšie postavenie v rámci celého Etiópskeho kladu má rod *Poromera*, ktorý radí rod *Pedioplanis* do parafyletického postavenia, keďže sa umiestňuje vo vnútri tohto rodu (Garcia-Porta et al., 2019). Podľa Mayer & Pavlicev (2007) a Pyron et al. (2013) je rod *Poromera* sesterský ku všetkým ostatným rodom v Etiópskom klade a zaujíma v ňom bazálne postavenie a podľa Kapli et al. (2011) rod *Poromera* zaujíma sesterské postavenie k rodom *Latastia*, *Philochortus*, *Pseuderemias*, *Heliobolus* a *Nucras*.



Obr. č. 4: Fylogenetický strom Etiópskeho kladu. Prevzaté z Garcia-Porta et al. (2019).

2.3.1.2.1. Rod *Latastia*

Rod *Latastia* zahŕňa desať druhov (Uetz, 2023). Fylogenetické dáta týkajúce sa tohto rodu sa mi nepodarilo dohľadať, nakoľko je možné, že sa systematikou tohto rodu ešte nikto nezaoberal.

2.3.1.2.2. Rod *Philochortus*

Rod *Philochortus* je zložený zo siedmich druhov (Uetz, 2023). Podobne ako vo vyššie spomenutom rode *Latastia*, nie sú k dispozícii žiadne štúdie, ktoré by sa zaoberali systematikou tohto rodu.

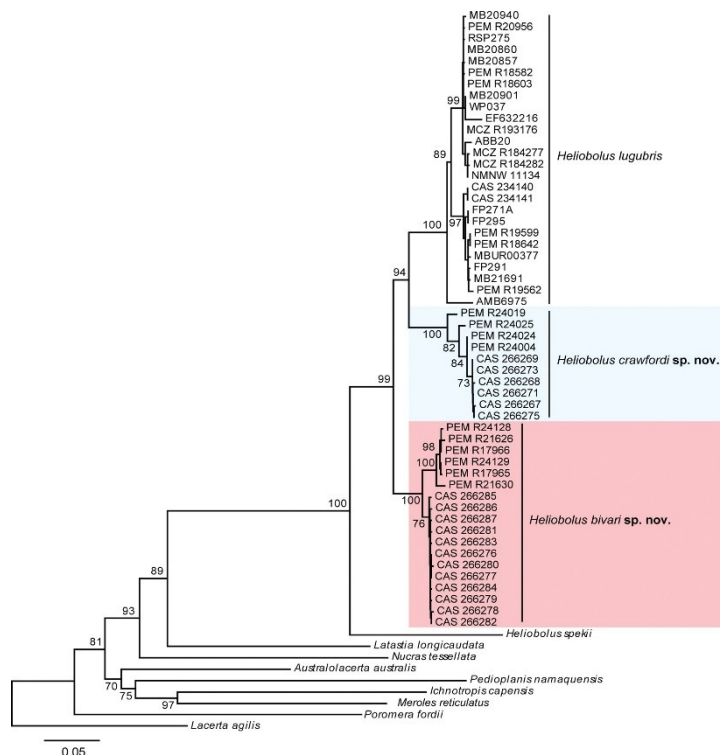
2.3.1.2.3. Rod *Pseuderemias*

Rod *Pseuderemias* je tvorený siedmimi druhmi (Uetz, 2023). Taktiež v tomto rode pretrváva trend chýbajúcich informácií týkajúcich sa vnútorodových vzťahov ako tomu je v rode *Latastia* a rode *Philochortus*.

2.3.1.2.4. Rod *Heliobolus*

Rod *Heliobolus* je monofyletický taxón, u ktorého do nedávna boli rozoznávané len štyri druhy (*Heliobolus lugubris* (Smith, 1838), *H. neumanni* (Tornier, 1905), *H. nitidus* (Günther, 1872) a *H. spekii* (Günther, 1872)). Momentálne ich rozlišujeme šesť, keďže na základe molekulárnych dát sa z *H. lugubris* vyčlenili dva ďalšie druhy, a to *H. bivari* Marques, Ceriaco, Heinicke, Chebouri, Conradie, Tolley & Bauer, 2022 a *H. crawfordi* Marques, Ceriaco, Heinicke, Chebouri, Conradie, Tolley & Bauer, 2022. Spolu s *H. lugubris* tvoria tieto novo popísané druhy druhový komplex *H. lugubris*. K prekryvu novo popísaných populácií nedochádza, keďže majú alopatrické rozšírenie, kde *H. bivari* obýva juhozápadnú Angolu a *H. crawfordi* je rozšírený viac na sever. *Heliobolus lugubris* sa vyskytuje v juhovýchodnej Angole, popísaný len z jedinej lokality Cuando Cubango, na východ od Mozambiku až do severnej časti Juhoafrickej republiky.

Bazálne postavenie v druhovom komplexe *H. lugubris* zaujíma *H. bivari*, ktorý je sesterský ku kladu tvorenému *H. crawfordi* a *H. lugubris* (Marques et al., 2022).



Obr. č. 5: Fylogenetický strom rodu *Heliobolus*. Prevzaté z Marques et al. (2022).

2.3.1.2.5. Rod *Nucras*

Rod *Nucras* je monofyletický taxón zastúpený 13 druhmi. Rod *Nucras*, ktorý sa vyskytuje v oblasti južnej a východnej Afriky (Bauer et al., 2019; Branch et al., 2019; Edwards et al., 2013), sa vetví na dva hlavné klady, ktoré sa rozlišujú podľa geografického rozšírenia na druhový komplex *Nucras tessellata* (Smith, 1838) + *N. lalandii* (Milne-Edwards, 1829) (juh Afriky – endemický suchým alebo polosuchým oblastiam Juhoafrickej republiky) a klad z vlhšej oblasti na východe (južná časť Zimbabwe a Mozambiku a severozápadná časť Juhoafrickej republiky). Okrem týchto dvoch kladov je rod *Nucras* tvorený aj separátnou líniou *N. boulengeri* Neumann, 1900, ktorá je sesterská ku všetkým ostatným zástupcom daného rodu s výskytom vo východnej Afrike (Branch et al., 2019).

2.3.1.2.6. Rod *Australolacerta* + *Vhembelacerta*

Rod *Australolacerta* je monofyletický a monotypický taxón, ktorý ale v minulosti zastrešoval dva druhy, konkrétne *Australolacerta australis* (Hewitt, 1926) a *A. rupicola*. Kvôli konvergencii v morfológii medzi týmito dvomi druhmi bol rod *Australolacerta* v parafyletickom stave. Štúdia Edwards et al. (2012) preukázala značnú genetickú divergenciu medzi *A. australis* a *A. rupicola*. Výsledkom bola myšlienka vyčlenenia spomenutých druhov do rozdielnych rodov, a preto Edwards et al. (2013) vytvoril nový rod *Vhembelacerta*, do ktorého bola klasifikovaná *A. rupicola* na základe genetických a už aj morfológických odlišností. Ako typový druh v rode *Australolacerta* je považovaná *A. australis*, a preto *A. rupicola* bola zvolená za člena rodu *Vhembelacerta* a pomenovaná ako *Vhembelacerta rupicola* (Fitzsimons, 1933) (Edwards et al., 2012, 2013; Uetz, 2023).

2.3.1.2.7. Rod *Ichnotropis*

Rod *Ichnotropis* je monofyletický taxón (Edwards et al., 2013). Počet druhov, ktoré tvoria tento rod sa líši medzi autormi. Edwards et al. (2013) udáva šesť druhov, naproti tomu (Mayer, 2013) udáva, že rod *Ichnotropis* pozostáva

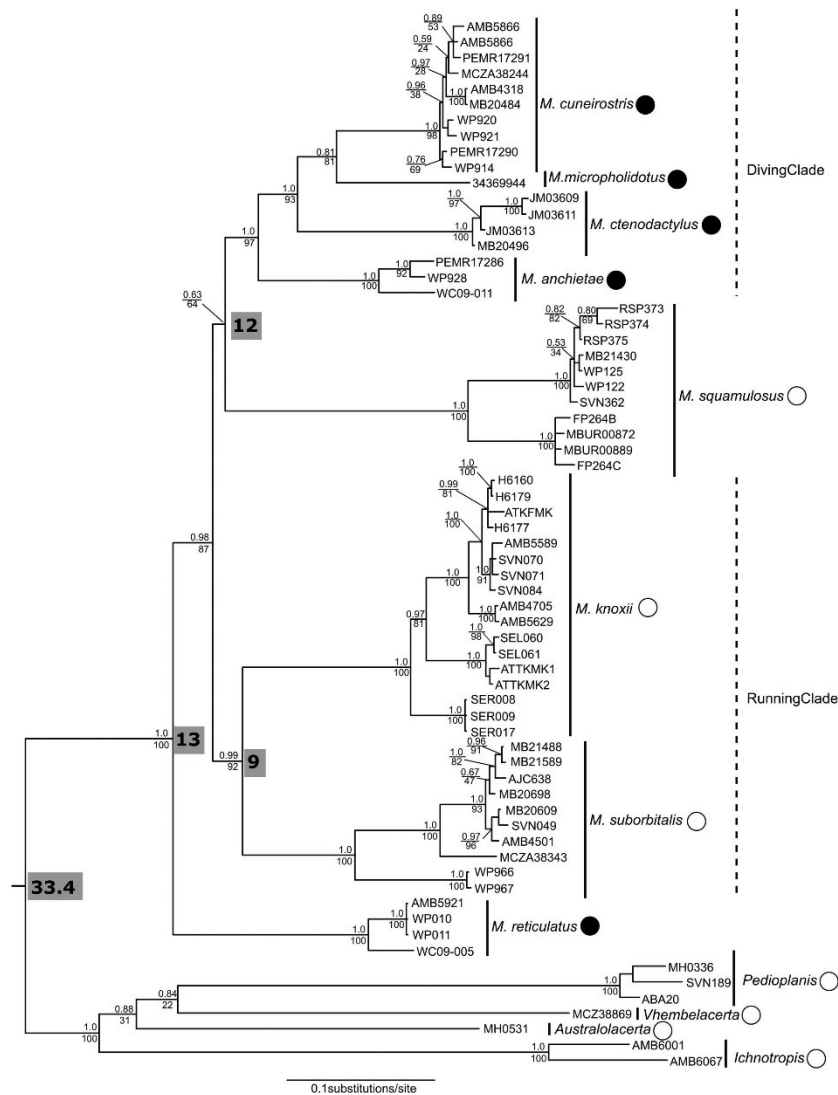
len z piatich druhov, pričom otázna je existencia druhu *Ichnotropis tanganicana* Boulenger, 1917 z dôvodu, že od jeho popisu jedným juvenilným jedincom (Boulenger, 1917), nebola jeho existencia doteraz znovu potvrdená. Taktiež Van Den Berg & Großhans (2017) zlúčili poddruh *I. capensis nigrescens* Laurent, 1952 a *I. bivittata pallida* Laurent, 1964 s druhom *I. bivittata* Bocage, 1866 na základe toho, že nenašli rozdiely v morfológii medzi týmito poddruhmi a *I. bivittata*. To podporujú aj poznámky Edwards et al. (2013) k rodu *Ichnotropis*, ktoré taktiež spochybňujú poddruhy *I. capensis nigrescens* a *I. bivittata pallida* a druh *I. microlepidota* Marx, 1956, kde autor vyžaduje molekulárnu revíziu celého rodu, s čím plne súhlasím.

2.3.1.2.8. Rod *Meroles*

Rod *Meroles* je monofyletický taxón skladajúci sa z ôsmich druhov (Edwards et al., 2016; Uetz, 2023). Týchto osem druhov sa člení na štyri klady, menovite (1.) klad tvorený jediným druhom *Meroles reticulatus* (Bocage, 1867), ktorý zaujíma bazálne postavenie v rode; (2.) ďalej klad zložený z druhov, ktoré sa na obranu pred predátorom zahrabávajú do piesku hlavou napred (*M. cuneirostris* (Strauch, 1867), *M. micropholidotus* Mertens, 1938, *M. ctenodactylus* (Smith, 1838) a *M. anchietae* (Bocage, 1867)); (3.) klad zložený z jedného druhu, ktorý používa ako obranu pred predátorom útek (*M. squamulosus* (Peters, 1854)) a (4.) klad zostavený z druhov, ktoré taktiež na obranu používajú útek (*M. suborbitalis* (Peters, 1869) a *M. knoxii*) (Edwards et al., 2016).

Postavenie *M. squamulosus* sa vo fylogenetickom strome Lacertidae menilo v čase. Kedysi bol *M. squamulosus* radený do rodu *Ichnotropis* ako *Ichnotropis squamulosus*. Postavenie v rode *Ichnotropis* získal v minulosti *M. squamulosus* vďaka morfologickej konvergencii znakov s rodom *Ichnotropis*, pretože na fylogenetickú analýzu boli použité morfologické znaky a nie molekulárna dáta, ako je tomu vo zvyku teraz (Edwards et al., 2016). Taktiež mätúci je aj areál výskytu tohto druhu, ktorý sa prekrýva so zástupcami rodu *Ichnotropis* a nie *Meroles* (B. Branch, 1998; Spawls et al., 2002).

Bazálne postavenie v rode *Meroles* (*M. reticulatus*) je rozdielne v štúdií Edwards et al. (2016) so štúdiami Harris et al. (1998a) a Lamb & Bauer (2003), kde je táto pozícia priradená druhu *M. knoxii*. Zmeny oproti súčasnosti môžeme pozorovať aj v štúdií Boulenger (1921) založenej na behaviorálnych a morfologických znakoch, kde autor rozoznáva podrod *Saurites*, do ktorého radí *M. ctenodactylus*, *M. cuneirostris* a *M. micropholidotus*, ktorý je sesterský k rodu *Aporosaura*, do ktorého radí druh *M. anchietae*.



Obr. č. 6: Fylogenetický strom rodu *Meroles*. Prevzaté z Edwards et al. (2016).

2.3.1.2.9. Rod *Poromera*

Rod *Poromera* je monofyletický a monotypický taxón. Holotyp tohto druhu bol pôvodne zaradený do rodu *Tachydromus* (dnešný *Takydromus*) ako *Tachydromus fordii* (Hallowell, 1857; Uetz, 2023). Následne Boulenger (1887) vytvoril nový rod *Poromera*, do ktorého zaradil *Tachydromus fordii* ako *Poromera fordii* (Hallowell, 1857) na základe morfológických odlišností.

2.3.1.2.10. Rod *Pedioiplanis*

Rod *Pedioiplanis* je monofyletický taxón skladajúci sa zo 16 druhov (Parrinha et al., 2021; Uetz, 2023). Bazálne postavenie v rode *Pedioiplanis* má skoro endemický klad Juhoafrickej republiky, tvorený dvomi druhmi; *Pedioiplanis burchelli* (Duméril & Bibron, 1839) a *P. laticeps* (Smith, 1845), ktorý je zároveň najviac geneticky divergentný v porovnaní s ostatnými druhmi rodu *Pedioiplanis*. Medzi druhy žijúce v Angole spadá jeden celý klad tvorený *P. haackei* Conradie, Measey, Branch & Tolley, 2012 + *P. huntleyi* Conradie, Measey, Branch & Tolley, 2012 + *P. benguelensis* (Bocage, 1867). Okrem týchto druhov herpetofaunu Angoly rozširuje aj novo popísaný druh *P. serodioi* Parrinha, Marques, Heinicke, Khalid, Parker, Tolley, Childers, Conradie, Bauer & Ceriaco, 2021, ktorý ale nespadá pod vyššie spomenutý klad. *Pedioiplanis serodioi* sa radí na sesterskú pozíciu ku kladu tvorenému *P. husabensis*

Berger-Dell'Mour & Mayer, 1989 z Namíbie a kladu tvorenému namíbijským druhovým komplexom *P. undata* (Smith, 1838) a všetkými vyššie spomenutými druhmi *Pedioplanis* z Angoly (Childers et al., 2021; Conradie et al., 2012; Makokha et al., 2007; Parrinha et al., 2021).

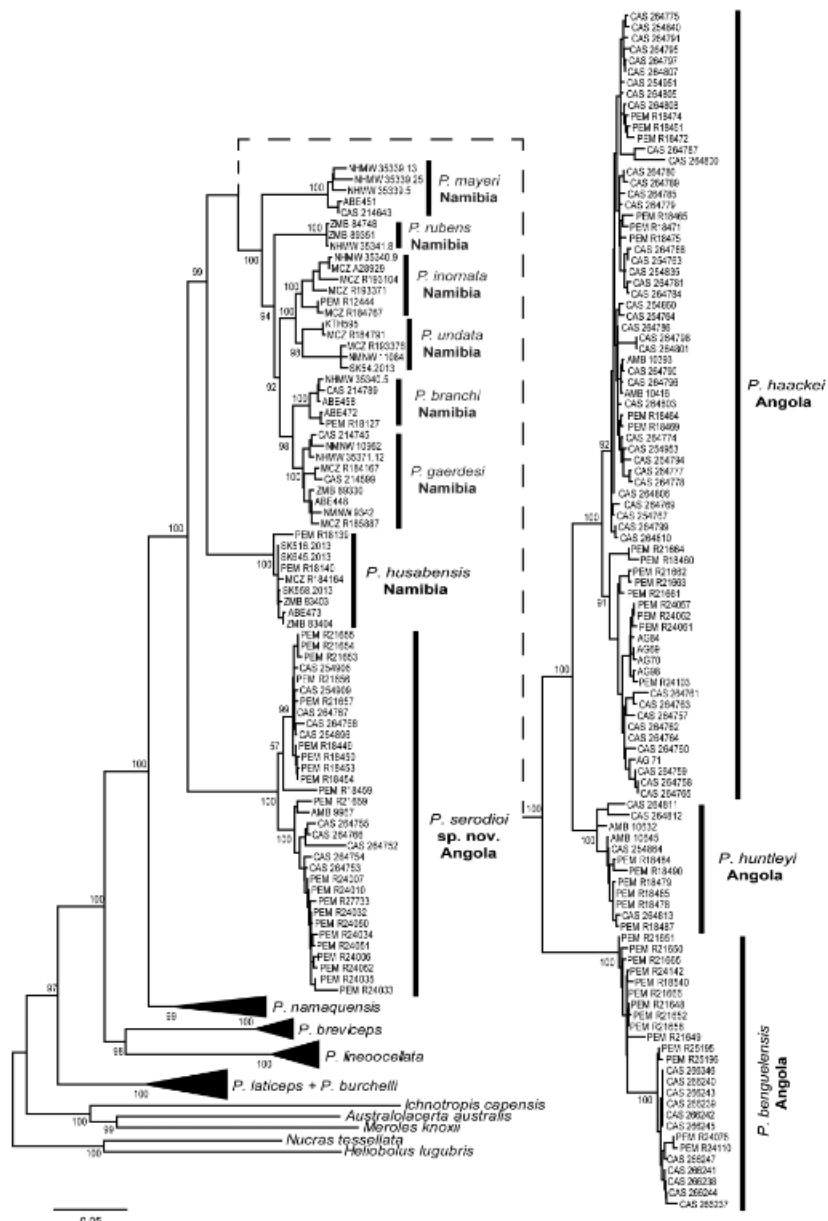
V článku Conradie et al. (2012) je do fylogenetického stromu zahrnutý *P. sp. 1*, ktorý je zaradený do druhu *P. benguelensis*. V rámci tohto druhu sa podarilo nájsť dve odlišné genetické línie, kde bola v línii distribuovanej južnejšie zistená prítomnosť parafyletického kladu, pričom severnejší klad je veľmi dobre podporený.

Taktiež, *P. haackei* sa delí na dva subklady, ktorých rozšírenie je geograficky rozlíšené na severnejší a južnejší subklad.

Najviac geneticky variabilný je druh *P. serodioi*, ktorého vnútrodruhová genetická variabilita je 6,5% v géne *ND2*, pričom táto línia je rozlíšená na tri subklady, ktoré sa široko geograficky prekrývajú, avšak morfológicky nie sú rozlíšiteľné (Parrinha et al., 2021).

Pedioplanis lineocellata (Duméril & Bibron, 1839) tvorí silne podporený klad, ktorý sa diverzifikuje na štyri poddruhy. *Pedioplanis lineocellata pulchella* (Gray 1845), z oblasti Kgama v okrese Waterberg a provincie Limpopo v Juhoafrickej republike, sa javí byť izolovanou populáciou *P. lineocellata* a zároveň sesterskou populáciou ku všetkým ostatným poddruhom *P. lineocellata*.

Dve geograficky rozdielne distribuované populácie nájdeme v druhu *P. namaquensis* (Duméril & Bibron, 1839). Severnejšia obýva oblasť Namíbie a južnejšia oblasť Juhoafrickej republiky a dokopy tvoria monofyletickú skupinu. Genetická divergencia medzi týmito dvomi populáciami je natoľko vysoká, že presahuje divergenciu medzi niektorými už popísanými druhmi v rode *Pedioplanis*, čo vyžaduje väčšiu pozornosť v budúcich štúdiách, keďže sa môže jednať o jav kryptickej diverzity (Makokha et al., 2007), čomu nasvedčuje v minulosti popísaný poddruh *P. n. quadrangularis* (Hewitt, 1926). Vyčlenenie tohto poddruhu zamietol FitzSimons (1943) z dôvodu, že na ňom nenašiel morfológické odlišnosti, ktoré by ho diferencovali od *P. namaquensis*.



Obr. č. 7: Fylogenetický strom rodu *Pedioplanis*. Prevzaté z Parrinha et al. (2021).

2.3.1.2.11. Rod *Tropidosaura*

Rod *Tropidosaura* je monofyletický taxón tvorený štyrmi druhmi, pričom *Tropidosaura montana* (Gray, 1831) tvorí tri geneticky divergentné línie tvoriace samostatné poddruhy (*T. m. montana* (Gray, 1831), *T. m. natalensis* Fitzsimons, 1947 a *T. m. rangeri* Hewitt, 1926). Najviac divergentný je jedinec ABY4, ktorý bol chytený v oblasti KwaZulu–Natal z Juhoafrickej republiky, ktorý patrí do poddruhu *T. m. natalensis* (Engleder et al., 2013; Garcia-Porta et al., 2019).



Obr. č. 8: Fylogenetický strom rodu *Tropidosaura*. Prevzaté z Garcia-Porta et al. (2019).

2.3.2. Saharsko-eurázijský klad

Saharsko-eurázijský klad je monofyletický taxón a je tvorený 9 rodmi: *Eremias*, *Mesalina*, *Acanthodactylus*, *Ophisops*, *Omanosaura*, *Holaspis*, *Gastropholis*, *Congolacerta* a *Adolfus* (Garcia-Porta et al., 2019; Mayer & Pavlicev, 2007; Wagner et al., 2014).

Rody *Holaspis* a *Adolfus* tvoria fylogenetickú skupinu a vyčleňujú sa zo Saharsko-eurázijského kladu, keď berieme v úvahu geografické rozšírenie, pretože sa vyskytujú v oblasti rovníka (Mayer & Pavlicev, 2007). Spolu s rodmi *Omanosaura*, *Congolacerta* a *Gastropholis* sa javia byť súčasťou Ekvatoriálneho africko-arabského subkladu, ale ich fylogenetická pozícia je len veľmi slabo podporená (Garcia-Porta et al., 2019; Kirchhof et al., 2021). Pozícia rodov sa líši naprieč rôznymi štúdiami. Ak berieme v úvahu štúdiu Wagner et al. (2014), tak sa do Ekvatoriálneho africko-arabského subkladu vmiešava *Acanthodactylus erythrurus* (Schinz, 1833), čím mu udáva len slabú monofyletickú podporu a pozíciu sesterskú k rodu *Congolacerta* (Wagner et al., 2014). Na základe Garcia-Porta et al. (2019) má rod *Omanosaura* bazálne postavenie v tomto subklade a sesterskosť rodov *Holaspis* a *Adolfus* nie je podporená, keďže *Adolfus* sa javí ako sesterský rod k rodu *Congolacerta*.

Sesterský vzťah k Ekvatoriálnemu africko-arabskému subkladu zaujíma Severný subklad suchej oblasti. Tento subklad je tvorený rodmi *Eremias*, *Mesalina*, *Acanthodactylus* a *Ophisops*, pričom vzťahy v rámci tohto subkladu nie sú ešte úplne vyriešené (Kirchhof et al., 2021).

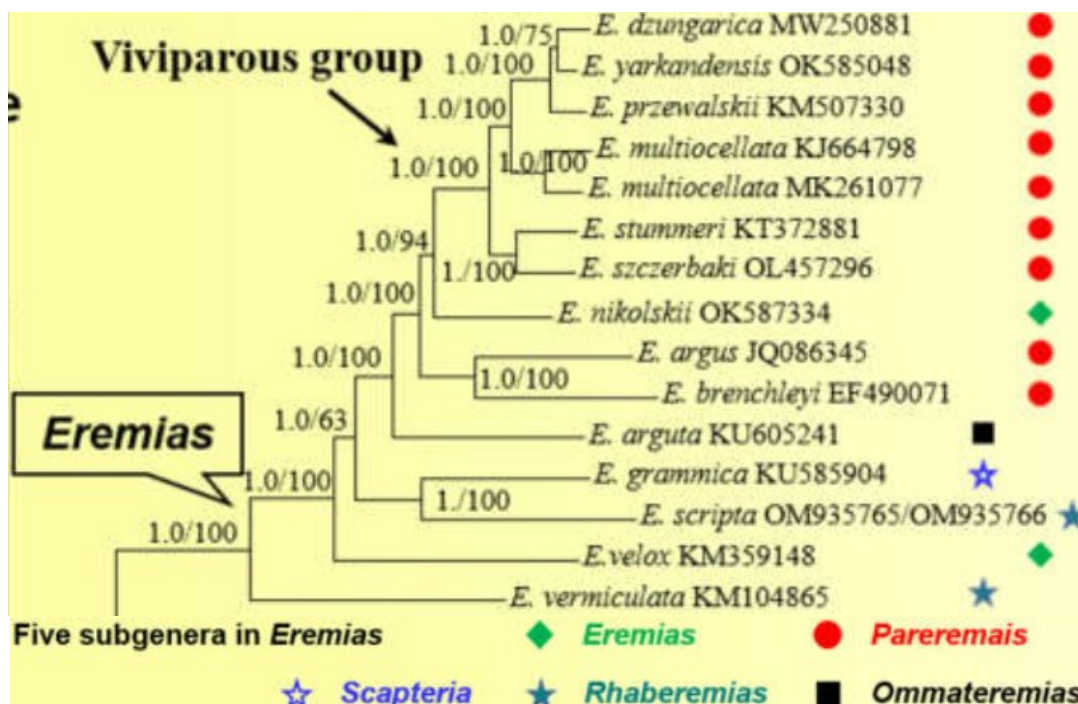
Fylogenetický strom (Kirchhof et al., 2021; Tian & Guo, 2022) ukladá rodu *Mesalina* sesterskú pozíciu voči rodu *Acanthodactylus* a rod *Eremias* sesterský voči tomuto kladu (*Mesalina* + *Acanthodactylus*) s vysokou podporou (Kirchhof et al., 2021; Tian & Guo, 2022).

2.3.2.1.1. Rod *Eremias*

Monofyletickosť rodu *Eremias* je potvrdená na základe štúdií (Greenbaum et al., 2011; Mayer & Pavlicev, 2007; Pyron et al., 2013). Rod *Eremias* zahŕňa 42 druhov (Uetz, 2023) a je rozdelený na päť subrodov (Orlovav et al., 2017): *Aspidorhinus*, *Eremias*, *Pareremias*, *Rhabderemias* a *Scapteira*. Subrod *Aspidorhinus* je v niektorých štúdiách nazývaný aj ako *Dimorphea* alebo aj ako *Eremias sensu stricto* (Khan et al., 2020). Občas sú ale zástupcovia tohto subrodu zaradení do subrodu s názvom *Ommateremias* (Orlovav et al., 2017; Tian & Guo, 2022).

Výsledky štúdie Pyron et al. (2013) uvádzajú ako bazálny druh tohto rodu *Eremias brenchleyi* Günther, 1872 a jeho sesterskosť k *E. argus* Peters, 1869. Skupina tvorená týmito dvomi druhmi sa javí byť sesterská ku všetkým ostatným druhom rodu *Eremias* (Pyron et al., 2013). Naproti tomu modernejšie dáta uvádzajú ako bazálny druh *E. vermiculata* Blanford, 1875 (Kirchhof et al., 2021; Tian & Guo, 2022). Ďalším objavom je potvrdenie monofyletickosti viviparnej skupiny v rámci rodu *Eremias*, ktorá zahŕňa druhy *E. dzungarica* Orlova, Poyarkov, Chirikova, Nazarov, Munkhbaatar, Munkhbayar & Terbish, 2017, *E. multiocellata* Günther, 1872, *E. przewalskii* (Strauch, 1876), *E. stummeri* Wettstein, 1940, *E. szczyrbaki* Eremchenko, Panfilov & Zarinenko, 1992 a *E. yarkandensis* Blanford, 1875. Všetky tieto druhy spoločne s *E. brenchleyi* a *E. argus* patria do subrodu *Pareremias*, ktorého monofyletickosť nebola preukázaná (Tian & Guo, 2022), ako to bolo v minulých štúdiách (Guo et al., 2011; Liu et al., 2021). Tiež nebola

preukázaná ani monofyletickosť subrodov *Eremias* a *Rhabderemias* (Guo et al., 2011; Khan et al., 2020; Tian & Guo, 2022).



Obr. č. 9: Fylogenetický strom rodu *Eremias*. Prevzaté z Tian & Guo (2022).

2.3.2.1.2. Rod *Mesalina*

Rod *Mesalina* je monofyletický rod, ktorý je zastúpený 20 druhmi. Fylogenetické vzťahy v tomto rode nie sú ešte úplne vyriešené, ale na základe recentných dát sa tento rod rozdeľuje na sedem skupín: (1.) skupina *Mesalina watsonana* (Stoliczka, 1872), (2.) skupina *M. martini* (Boulenger, 1897), (3.) druhový komplex *M. olivieri* (Audouin, 1829), (4.) skupina *M. rubropunctata* (Lichtenstein, 1823), (5.) skupina *M. adramitana* (Boulenger, 1917), (6.) skupina *M. brevirostris* Blanford, 1874 a (7.) skupina *M. guttulata* (Lichtenstein, 1823) (Simó-Riudalbas et al., 2019; Uetz, 2023). Areál tohto rodu sa rozprestiera v severnej Afrike a na Strednom Východe (Kapli et al., 2015).

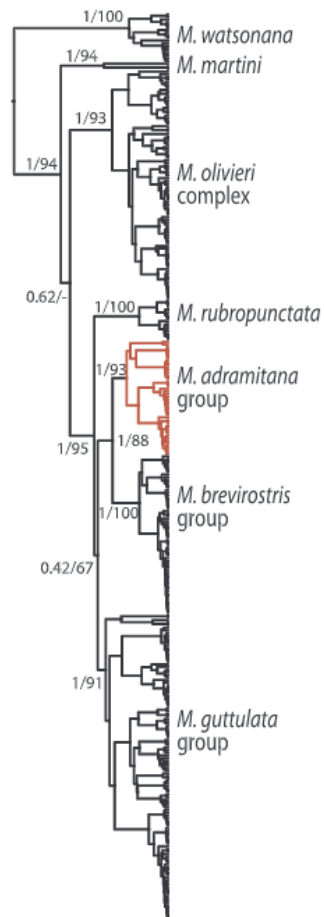
V minulosti sa rod *Mesalina* rozdeľoval na štyri skupiny na základe mitochondriálnych datasetov: skupina *M. watsonana*, skupina *M. martini*, druhový komplex *M. guttulata* (+ pridružené druhy *M. brevirostris*, *M. rubropunctata*, *M. adramitana*, *M. kuri* Joger & Mayer, 2002 a *M. balfouri* (Blanford, 1881)) a druhový komplex *M. olivieri* (Audouin, 1829). Na základe nukleárných datasetov bola situácia podobná, s tým rozdielom, že *M. martini* sa javila ako súčasť druhového komplexu *M. olivieri* (Kapli et al., 2015).

Skupina *M. watsonana*, ktorá je monotypická, zaujíma bazálne postavenie v rode *Mesalina*. Ostatné klady v rode *Mesalina*, nemajú plnú podporu vo fylogenetickom strome. Asi najväčším problémom pri určovaní vzťahov v rámci rodu *Mesalina* je prítomnosť javu, tzv. cytonukleárnej nezhody. Ide o nezhodu medzi fylogenetickým zaradením na základe mtDNA a nucDNA, ktorá zapríčiňuje rozdielne začlenenie daného jedinca do fylogenetického stromu (Kapli et al., 2015; Pizzigalli et al., 2021; Simó-Riudalbas et al., 2019; Šmíd & Frynta, 2012).

Mesalina martini sa vo fylogenetickom strome umiestňuje na pozíciu sesterskej skupiny ku všetkým ostatným zástupcom rodu s výnimkou *M. watsonana* alebo ako súčasť druhového komplexu *M. olivieri*, čo je zapríčinené cytonukleárnou nezhodou (Pizzigalli et al., 2021; Sindaco et al., 2018).

Druhový komplex *M. olivieri* je dobre podporený a zahŕňa štyri druhy, *M. olivieri*, *M. pasteuri* (Bons, 1960), *M. simoni* (Boettger, 1881) a *M. adrarensis* Pizzigalli, Crochet, Geniez, Martinez-Freiria, Velo-Anton & Brito, 2021, ktoré sa donedávna javili všetky ako parafyletické, ale *M. simoni* a novo popísaný druh *M. adrarensis*, získali v práci Pizzigalli et al. (2021) štatút monofyletických druhov. *Mesalina adrarensis* získala druhovú príslušnosť na základe vyčlenenia sa divergentnej populácie (*M. simoni*) z Mauritánie a *M. simoni* získala druhovú príslušnosť kvôli popisu nového poddruhu, *M. simoni saharae* Pizzigalli, Crochet, Geniez, Martínez-Freiria, Velo-Antón & Brito, 2021, ktorý sa vyskytuje v oblasti Atlantickej Sahary a južne od pohoria Vysoký Atlas po Saharský Atlas a východný Anti-Atlas v Maroku (Pizzigalli et al., 2021). Vzhľadom na parafýliu v tomto druhovom komplexe a prítomnosť rôznych morfológických variácií je možné, že druhový komplex *M. olivieri* ukrýva niekoľko, zatiaľ nepopísaných druhov (Arnold et al., 2007; Kapli et al., 2008, 2015; Simó-Riudalbas et al., 2019; Trape et al., 2012; Yousefkhani et al., 2015). Druhový komplex *M. olivieri* zaujíma podľa analýz sesterské postavenie ku kladu zoskupujúceho skupiny *M. adramitana*, *M. breviostris*, *M. guttulata* a líniu *M. rubropunctata*, ktorá je zároveň sesterská k ostatným trom skupinám. Tieto dáta sú ale nanešťastie slabo podporené. Taktiež bola zistená sesterská pozícia skupiny *M. guttulata* ku skupinám *M. adramitana* a *M. breviostris* (Simó-Riudalbas et al., 2019).

V skupine *M. breviostris* bola zistená bazálna pozícia rodu *M. bernoullii* (Schenkel, 1901) a s malou podporou fylogenetických dát bol rod *M. microlepis* Angel, 1936 dosadený ako sesterský ku kladu obsahujúcemu *M. saudiarabica* a *M. breviostris*. Vzťahy v skupine *M. guttulata* sú nasledovné: *M. arnoldi* Sindaco, Simó-Riudalbas, Sacchi & Carranza, 2018 je sesterská k štyrom rodom rozdelených do dvoch kladov, (1.) tvorený *M. bahaeldini* Segoli, Cohen & Werner, 2002 a *M. guttulata* a (2.) tvorený *M. austroarabica* Sindaco, Simó-Riudalbas, Sacchi & Carranza, 2018 a *Mesalina sp.* (nepomenované druhy zo štúdie (Sindaco et al., 2018)). Skupina *M. adramitana* zahŕňa päť fylogenetických línií. *Mesalina ayunensis* Arnold, 1980 je sesterská ku kladu formovaného *M. balfouri* a *M. kuri*, ale so slabou podporou molekulárnych dát. Tieto tri línie spolu tvoria klad sesterský ku kladu zastrešujúcemu dve línie *M. adramitana*, jednej zo severu a druhej z juhu (Simó-Riudalbas et al., 2019).



Obr. č. 10: Fylogenetický strom rodu *Mesalina* zostavený pomocou Bayesovskej metódy. Prevzaté z Simó-Riudalbas et al. (2019).

2.3.2.1.3. Rod *Acanthodactylus*

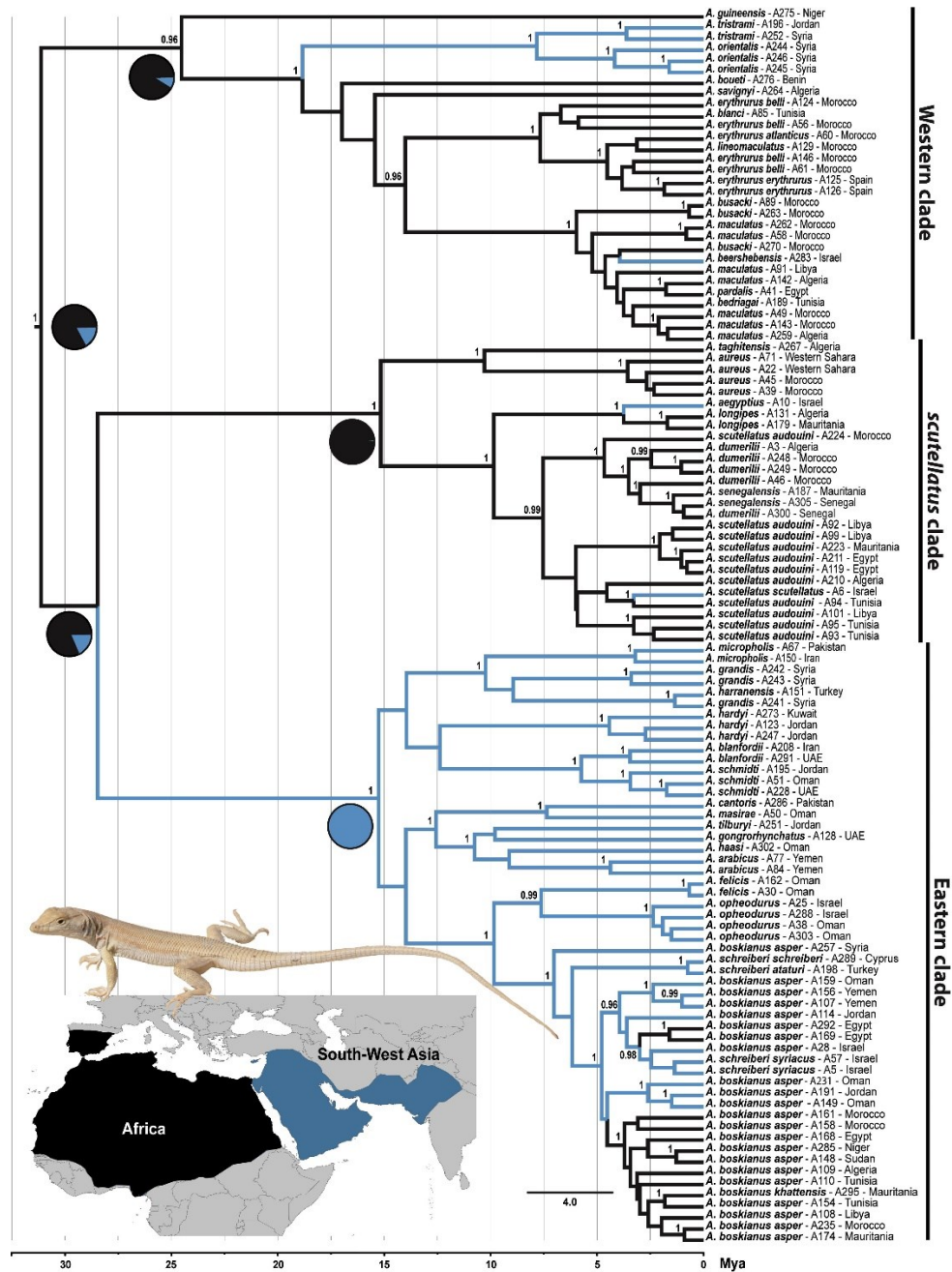
Rod *Acanthodactylus* je monofyletický taxón pozostávajúci zo 45 druhov, čím sa zaraďuje na prvé miesto v počte druhov v čeľadi Lacertidae (Garcia-Porta et al., 2019; Tamar et al., 2016; Tian & Guo, 2022; Uetz, 2023). Tento rod je jedným z najdiverzifikovanejších a najrozšírenejších rodov Lacertidae v palearktiskej oblasti a vzťahy medzi jednotlivými druhmi nie sú do značnej miery vyriešené (Kurnaz & Kürşat Şahin, 2021; Tamar et al., 2016). Rod *Acanthodactylus* sa člení na tri klad, ktoré sú rozdelené na základe hrubých morfológických črt (Arnold, 1983; Harris & Arnold, 2000; Salvador, 1982): Západný klad, Klad *scutellatus* a Východný klad (Harris & Arnold, 2000). Západný klad a Klad *scutellatus* majú areál rozšírenia v severnej Afrike a Východný klad v juho-západnej Ázii. Čo sa týka vzťahov medzi danými kladmi, Západný klad je sesterský ku klad obsahujúcemu Klad *scutellatus* a Východný klad (Tamar et al., 2016).

Západný klad sa skladá z troch skupín, a to zo skupiny *tristrami*, ktorej areál rozšírenia sa rozprestiera na Strednom východe a zo skupiny *erythrurus* a *pardalis*, ktoré sa vyskytujú v subsaharskej oblasti a pobrežných oblastiach severnej Afriky. Západný klad ešte obsahuje druh *Acanthodactylus guineensis* (Boulenger, 1887), ktorý sa nezaraďuje do žiadnej z 3 skupín (Tamar et al., 2016). V minulosti bol tento druh popísaný v rode *Eremias* (Boulenger, 1885) a až neskôr bol zahrnutý do rodu *Acanthodactylus* (Arnold, 1983; Salvador, 1982). Tieto dáta nie sú dobre podporené, takže o ich pravdivosti môžeme diskutovať. *Acanthodactylus guineensis* sa javí na základe fragmentov

mitochondriálnych génov sesterský ku všetkým ostatným zástupcom Západného kladu (Kirchhof et al., 2021; Tamar et al., 2016). To je v rozpore s výsledkami z fylogenetických analýz kompletných a mitochondriálnych datasetov, podľa ktorých je situovaných v Západnom klade a podľa Bayesovskej metódy je situovaný ako sesterský k celému rodu *Acanthodactylus*. Skupina *tristrami* je monofyletická. Skupina *erythrurus* je parafyletická, lebo pozícia *A. savignyi* (Audouin, 1827) a *A. boueti* Chabanaud, 1917, ktorý ju zahŕňajú, nie je dobre fylogeneticky podporená a tieto dva druhy sú geneticky veľmi rozdielne od zvyšku skupiny. Zvyšok skupiny tvorený *A. blanci* Doumergue, 1901, *A. lineomaculatus* (recentne *Acanthodactylus erythrurus lineomaculatus* (Schinz, 1833) a *A. erythrurus* tvoriaci klad, je dobre podporený. Metóda maximálnej pravdepodobnosti, podľa ktorej sa *A. blanci* nachádza mimo túto skupinu, spochybňuje tieto dáta. Zo skupiny *pardalis* sú dva druhy monofyletické: *A. beershebensis* Moravec, El Din, Seligmann, Sivan & Werner, 1999 a *A. pardalis* (Lichtenstein, 1823). *Acanthodactylus bedriagai* Lataste, 1881 a *A. maculatus* (Gray, 1838), taktiež z tejto skupiny, sú parafyletické a odhaľujú veľkú genetickú diverzitu v rámci druhu. Metóda maximálnej pravdepodobnosti kompletných a mitochondriálnych datasetov označila *A. busacki* Salvador, 1982 ako parafyletický taxón a nie monofyletický na základe Bayesovskej metódy (Tamar et al., 2016).

Klad *scutellatus* je tvorený len skupinou *scutellatus* z piesočných oblastí severnej Afriky. Skladá sa zo siedmich druhov, pričom štyri druhy, *A. taghitensis* Geniez & Foucart, 1995, *A. aureus* Günther, 1903, *A. longipes* Boulenger, 1918 a *A. aegyptius* Baha El Din, 2007, sú monofyletické. Problémové druhy sú *A. dumerilii* (Milne-Edwards, 1829) a *A. senegalensis* Chabanaud, 1918, ktoré sú parafyletické, ale zároveň tvoriace monofyletický taxón. V rámci tohto taxónu tvoria dve geograficky rozdielne populácie. Severná populácia sa vyskytuje v oblasti Alžírsko a Maroko a južná populácia v oblasti od Západnej Sahary smerom na juh. (Tamar et al., 2016).

Východný klad pozostáva zo 16 druhov a zo šiestich dobre podporených monofyletických skupín, menovite: *micropholis*, *grandis*, *blanfordii*, *cantoris*, *opheodurus* a *boskianus*. Areál výskytu sa nachádza v juho-západnej Ázii. Skupiny *micropholis* a *grandis* sú si sesterské, avšak *A. grandis* Boulenger, 1909 je parafyletický vzhľadom na *A. harranensis* Baran, Kumlutas, Lanza, Sindaco, Avcı & Crucitti, 2005, ktorý tvorí geneticky veľmi rozvetvenú skupinu. *Acanthodactylus hardyi* Haas, 1957 zastupuje monofyletickú líniu, ktorá ale nie je podporená na základe metódy maximálnej pravdepodobnosti ani Bayesovskej metódy. Ďalšia skupina *blanfordii* je tvorená dvoma druhmi, ktoré sú si sesterské, naopak skupina *cantoris* je tvorená šiestimi druhmi, medzi ktorými nie sú fylogenetické vzťahy dobre podporené. Sesterské vzťahy sú podporené aj medzi skupinami *opheodurus* a *boskianus*. V skupine *opheodurus* nájdeme dva druhy, *A. opheodurus* a *A. felicis* Arnold, 1980, ktoré sú si recipročne monofyletické. Parafýlia sa objavuje aj v skupine *boskianus*, pretože *A. schreiberi* Boulenger, 1878 leží vo fylogenetickom strome vo vnútri *A. boskianus* (Daudin, 1802) (Tamar et al., 2016).



Obr. č. 11: Fylogenetický strom rodu *Acanthodactylus*. Farby vetiev znázorňujú pôvod predkov a sú znázornené vľavo dole. Koláčové grafy znázorňujú pravdepodobnosť odvodenej oblasti. Prevzaté z Tamar et al. (2016).

Vyššie spomenuté členenie na skupiny je často používané, aj keď ich početnosť a zaradenie konkrétnych druhov sa naprieč rôznymi štúdiami mení (Arnold, 1983; Harris & Arnold, 2000; Salvador, 1982). Napríklad, *A. blanfordii* Boulenger, 1918 a *A. masirae* Arnold, 1980 sú zaraďované do skupiny *cantis* (Harris & Arnold, 2000), *A. schreiberi* a *A. boskianus* do skupiny *boskianus* (Tamar et al., 2014), *A. dumerilii* a *A. senegalensis* do skupiny *scutellatus* (Crochet et al., 2003; Trape et al., 2012).

2.3.2.1.4. Rod *Ophisops*

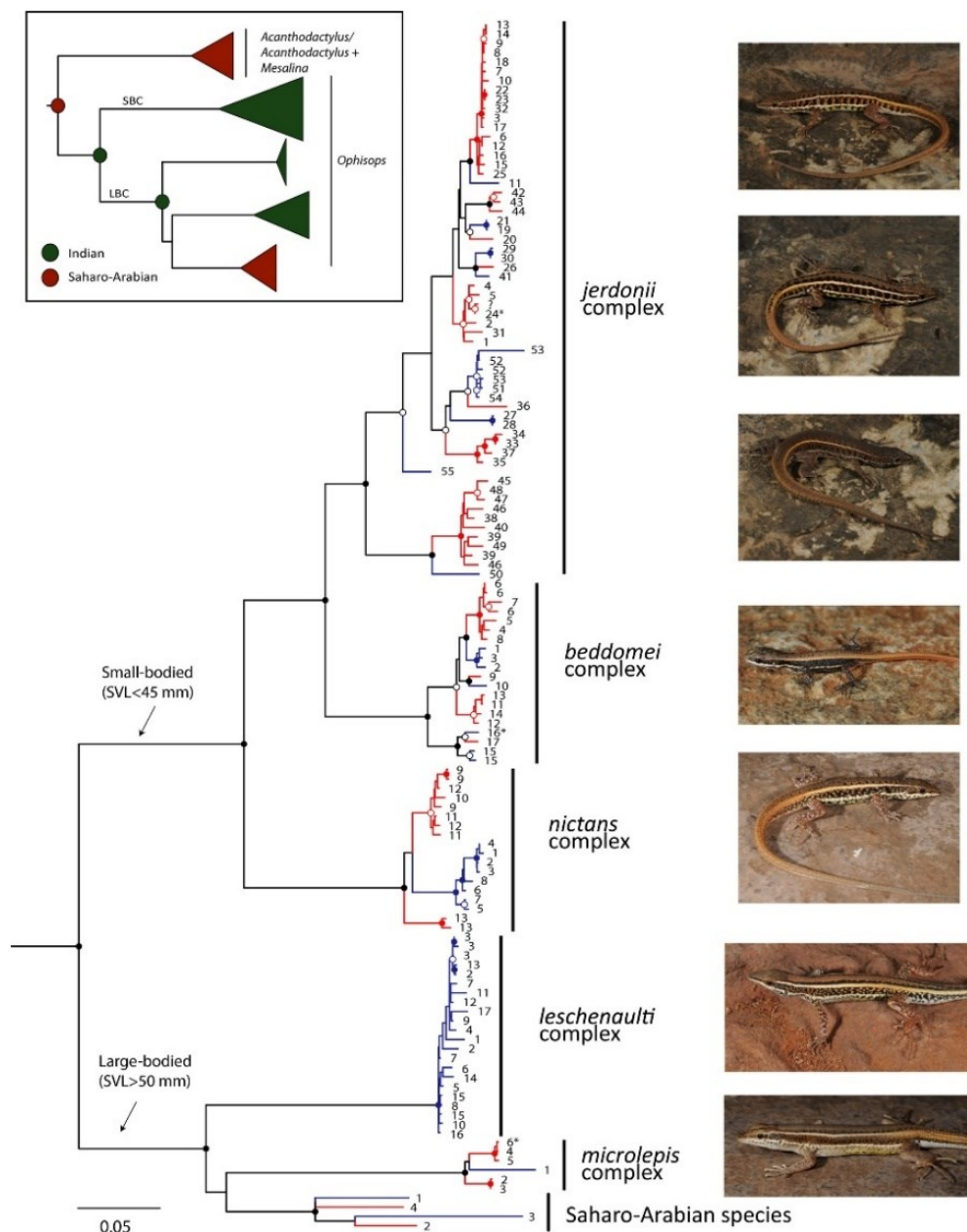
Rod *Ophisops* je monofyletickým rodom skladajúcim sa podľa recentných dát z 11 druhov (Agarwal & Ramakrishnan, 2017; Uetz, 2023). V tomto rode je vo vysokej miere podcenená druhová bohatosť, ktorá sa prejavuje

v kryptickej diverzite tohto rodu (Agarwal & Ramakrishnan, 2017). Kryptická diverzita je typ diverzity, ktorá je ťažko rozlíšiteľná na základe klasických morfológických znakov, preto je dôležité, aby taxón s pravdepodobnosťou výskytu kryptických druhov podliehal štúdiu molekulárnych analýz. V rode *Ophisops* bola zistená vysoká miera kryptickej diverzity, ktorá sa prejavuje v 26–47 možných nových nepopísaných druhoch. Rod je rozdelený na dva hlavné klady, a to podľa dĺžky tela od ňufáka po kloaku (SVL). Klad s SVL < 45 mm pomenovávame ako klad s malou dĺžkou tela (SBC = z anglického „small-bodied clade“) a klad s SVL > 50 mm pomenovávame ako klad s veľkou dĺžkou tela (LBC = z anglického „large-bodied clade“) (Agarwal & Ramakrishnan, 2017).

LBC zahŕňa druhové komplexy *Ophisops microlepis* Blanford, 1870, *O. leschenaultii* (Milne-Edwards, 1829), *O. elegans* a *O. occidentalis* Boulenger, 1887. (Agarwal & Ramakrishnan, 2017).

Druhý klad, SBC, je zložený z troch druhových komplexov; *O. beddomei* (Jerdon, 1870), *O. jerdonii* Blyth, 1853 a *O. nictans* (Arnold, 1989), pričom *O. beddomei* je sesterský k *O. jerdonii* a skupina tvorená týmito dvoma druhovými komplexami je sesterská k *O. nictans* (Agarwal & Ramakrishnan, 2017).

Veľkú diverzitu v sebe ukrýva druhový komplex *O. elegans* s ôsmimi známymi poddruhmi. V staršej štúdiu Kyriazi et al. (2008) sa rozdeľoval na tri klady: (1.) Klad A (od Grécka cez Libanon a Azerbajdžan po Irán); (2.) Klad B (od Tuniska cez Líbyu po Izrael); a (3.) Klad C (od severovýchodného Turecka cez Arménsko po severozápadný Irán) (Kyriazi et al., 2008). Novšie dáta zahŕňajú v štúdiu *O. elegans* z Anatólie a rozdeľujú tento druhový komplex na šesť kladov označených písmenami A-F. Najzaujímavejší z nich je Klad A, ktorý sa líši od všetkých ostatných v rozmedzí 12,7-18,4%. Taktiež vzťahy v rámci tohto kladu, ktorý sa delí na tri subklady, sú zaujímavé. Nachádza sa tu najväčšia diverzita nukleotidov spomedzi všetkých kladov rodu *Ophisops*. Klady D, E a F sú relatívne slabo fylogeneticky podporené, ale za to majú vysoké hodnoty genetickej diferenciácie. Prítomnosť nízkej vnútrokladovej sekvenčnej divergencie, vysokej frekvencie hviezdovitého vzoru haplotypov a strednej úrovne nukleotidovej diverzity môže naznačovať, v kladoch D a F, výskyt obmedzeného génového toku a diverzifikáciu v nedávnej minulosti s rýchlym rozšírením. Klad E potom predstavuje na základe relatívne vysokých vnútro- a medzikladových sekvenčných divergencií a vysokej nukleotidovej diverzity spolu s relatívne nízkou úrovňou haplotypovej diverzity malú a striktnu oddelenú populáciu, ktorá bola vystavená účinkom genetického driftu a efektu hrdla fľaše (bottleneck effect). Tieto zistenia by mali viesť k hlbšej štúdiu tohto druhového komplexu a poprípade aj povýšeniu niektorých, ak nie všetkých, kladov na druhovú úroveň (Bozkurt et al., 2022).



Obr. č. 12: Fylogenetický strom rodu *Ophisops* založený na metóde maximálnej pravdepodobnosti s fotografiami predstavujúcimi každý druhový komplex. Prevzaté z Agarwal & Ramakrishnan (2017).

2.3.2.1.5. Rod *Omanosaura*

Tento rod je z mnoho hľadísk výnimočný. Ide o monofyletický rod, ktorý zahŕňa len dva druhy, menovite: *Omanosaura jayakari* a *O. cyanura* (Arnold, 1972) a taktiež je to jediný endemický rod čeľade Lacertidae, ktorý sa nachádza na Arabskom polostrove a jediný endemický plazí rod v pohorí Hajar (Mendes et al., 2018). Prvýkrát boli zástupcovia tohto rodu popísaní ako *Lacerta jayakari* a *L. cyanura* a spolu zaradení do subrodu *Omanosaura*, vďaka odlišnostiam v molekulárnych analýzach medzi *O. jayakari* a zvyšku rodu *Lacerta* (Lutz et al., 1986). Až v roku 1996 bol rod *Omanosaura* uznaný ako samostatný rod (Mayer & Bischoff, 1996).

2.3.2.1.6. Rod *Holaspis*

Rod *Holaspis* je malý monofyletický rod tvorený dvomi druhmi: *Holaspis laevis* Werner, 1896 a *H. guentheri* Gray, 1863 (Garcia-Porta et al., 2019).

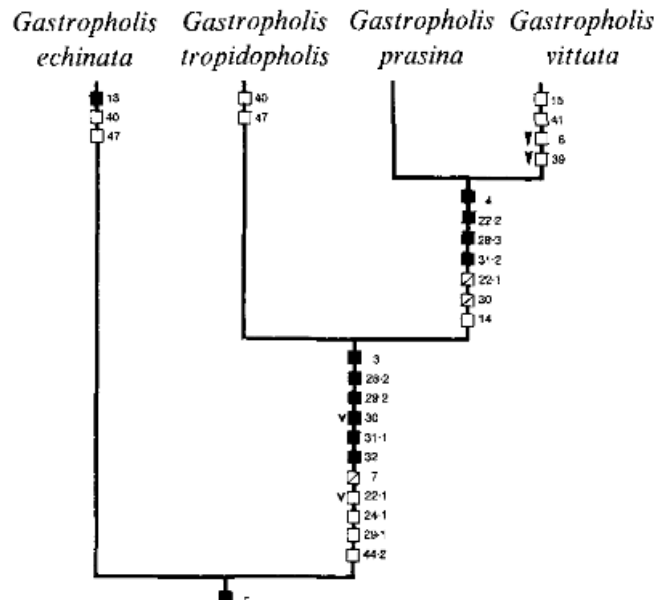


Obr. č. 13: *Holaspis guentheri*. Prevzaté z Rogério Ferreira, 2022, iNaturalist observation: <https://www.inaturalist.org/photos/184705116>, Accessed on Marec 2022.

2.3.2.1.7. Rod *Gastropholis*

Rod *Gastropholis* je monofyletický taxón zložený zo štyroch druhov, kde *Gastropholis echinata* (Cope, 1862) zaujíma bazálne postavenie (Arnold, 1989; Uetz, 2023).

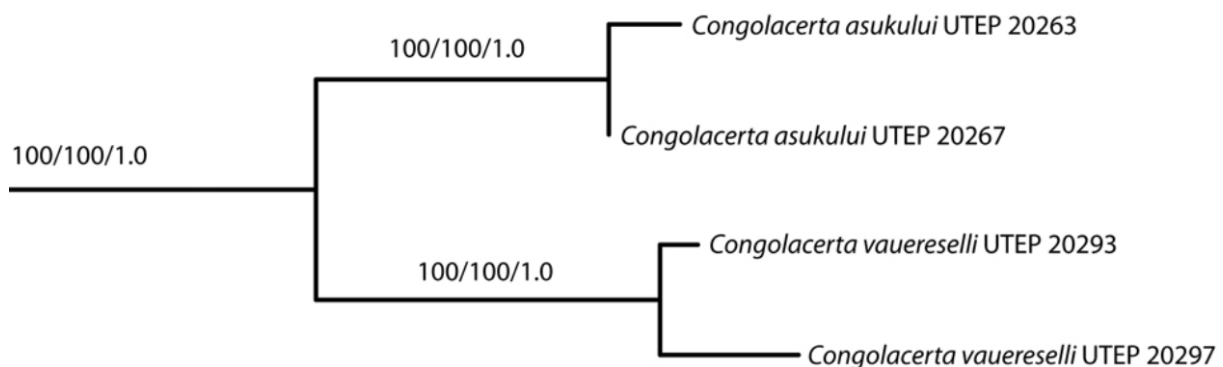
V minulosti bol *G. echinata* radený do rodu *Lacerta* pod druhovým názvom *Lacerta echinata* a *G. tropidopholis* (Boulenger, 1916) do rodu *Bedriagaia* pod druhovým názvom *Bedriagaia tropidopholis*. Toto systematické radenie sa zmenilo v roku 1989 v článku Arnold (1989), kedy boli tieto druhy roztriedené ako to je spomenuté vyššie (Arnold, 1989).



Obr. č. 14: Fylogenetický strom rodu *Gastropholis*. Prevzaté z Arnold (1989).

2.3.2.1.8. Rod *Congolacerta*

Rod *Congolacerta* je monofyletický taxón zložený z dvoch druhov: *Congolacerta vauereselli* (Tornier, 1902) a *C. asukului* Greenbaum, Villanueva, Kusamba, Aristote & Branch, 2011. *Congolacerta vauereselli* bola v minulosti zaradovaná do rodu *Adolfus*, až kým ju Greenbaum et al. (2011) nezaradil do novovytvoreného rodu *Congolacerta* a taktiež popísal nový druh *C. asukului* (Greenbaum et al., 2011; Uetz, 2023; Wagner et al., 2014).



Obr. č. 15: Fylogenetický strom rodu *Congolacerta*. Prevzaté z Wagner et al. (2014).

2.3.2.1.9. Rod *Adolfus*

Rod *Adolfus* je monofyletický taxón skladajúci sa zo šiestich druhov. Bazálne postavenie v tomto rode zaujíma *Adolfus africanus* (Boulenger, 1906). V roku 2014, kedy boli známe len štyri druhy, bola popísaná populácia *A. cf. alleni* z oblasti Mount Elgon a pohoria Aberdare ako nový druh *A. masavaensis* (Wagner et al., 2014). Neskôr, v roku 2018 sa počet druhov opäť rozrástol o jeden nový druh popisom populácie *A. cf. jacksoni* z oblasti pohoria Mathews v strednej Keni o nový druh *A. mathewsensis* Greenbaum, Dowell-Beer, Hughes, Wagner, Anderson, Villanueva, Malonza, Kusamba, Aristote & Branch, 2018. *Adolfus jacksoni* (Boulenger, 1899) má s veľkou pravdepodobnosťou vysokú mieru vnútrodruhovej diverzity založenú na základe geografie terénu, v ktorej sa tento druh vyskytuje (Greenbaum et al., 2018; Wagner et al., 2014). Na základe týchto zistení je asi potrebné ďalšie štúdium tohto druhu.

2.3.3. Tribus Lacertini

Tribus Lacertini je monofyletický taxón, ktorý zahŕňa okolo 139 druhov zaradených v 19 rodoch: *Algyroides*, *Anatololacerta*, *Apathya*, *Archaeolacerta*, *Dalmatolacerta*, *Darevskia*, *Dinarolacerta*, *Hellenolacerta*, *Iberolacerta*, *Iranolacerta*, *Lacerta*, *Parvilacerta*, *Phoenicolacerta*, *Podarcis*, *Scelarcis*, *Takydromus*, *Teira*, *Timon* a *Zootoca* (Arnold et al., 2007).

Problematickým je rod *Algyroides*, ktorý sa javil v minulosti podľa morfológických znakov ako monofyletický (Arnold et al., 2007; Arribas, 2012). Tieto tvrdenia boli vyvrátené na základe molekulárnej analýzy, kde bol rod *Algyroides* považovaný za parafyletický (Pavlicev & Mayer, 2009; Pyron et al., 2013). Najnovšie molekulárne štúdie ale potvrdili štúdiu Arnold et al. (2007) a Arribas (2012), že rod *Algyroides* je monofyletický taxón (Garcia-Porta et al., 2019; Mendes et al., 2016).

V tribe Lacertini nájdeme sedem kladov: klad *Podarcis*, klad *Archaeolacerta* + *Zootoca* + *Teira* + *Scelarcis*, klad *Dinarolacerta* + *Algyroides*, klad *Anatololacerta* + *Parvilacerta*, klad *Iberolacerta*, klad *Darevskia* + *Iranolacerta* a klad *Lacerta* + *Timon*. Okrem týchto siedmich kladov tam nájdeme ešte päť rodov, ktoré sa nezoskupujú do kladov, a to rod *Dalmatolacerta*, *Phoenicolacerta*, *Hellenolacerta*, *Takydromus* a *Apathya* (Garcia-Porta et al., 2019).

Najbazálnejšie postavenie vo fylogenetickom strome Lacertini zaujíma rod *Podarcis* (Garcia-Porta et al., 2019). V tejto bakalárskej práci sa ale tejto skupine nebudem bližšie venovať.

3. Historická biogeografia

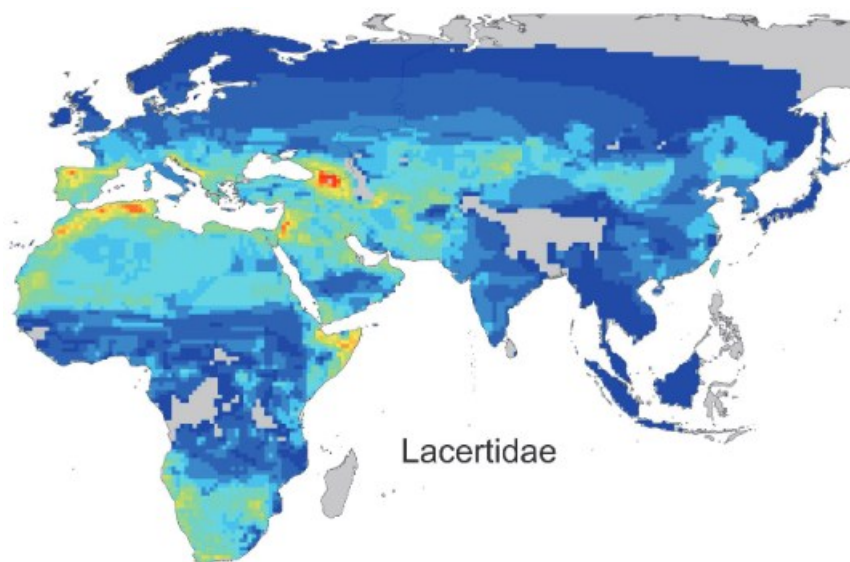
3.1. Historická biogeografia čeľade Lacertidae

Areál výskytu čeľade Lacertidae sa momentálne nachádza v Eurázii a Afrike s centrom diverzity v Európe, kde obýva táto čeľaď biómy od púští po dažďové pralesy a od nížin po pohoria (Arnold et al., 2007; Žagar et al., 2018). Niektoré druhy dokonca nájdeme aj v oblasti ako je Namíbijská púšť alebo kontrastne v subarktických oblastiach, ktoré obýva *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823), ktorá má najväčší a zároveň najsevernejší areál výskytu medzi terestrickými plazmi (Herczeg et al., 2003; Hipsley et al., 2014; Žagar et al., 2018).

Pôvod Lacertidae je z Európy a pravdepodobne priľahlých oblastí na juhozápade. Keďže vieme, že táto čeľaď zasahuje aj do Afriky (tribus Eremiadini) a do západnej Ázie, znamená to, že v minulosti muselo dôjsť k viacerým kolonizáciám okolitých území. Čo sa týka jednotlivých podčeľadi v rámci Lacertidae (Gallotinae a Lacertinae), tak obe tieto skupiny sú tiež pôvodom z Európy a až pri rozdelení podčeľade Lacertinae došlo k invázií tribu Eremiadini do Afriky a afrotropických oblastí (Arnold et al., 2007).

Na obdobie diverzifikácie čeľade Lacertidae na Lacertinae a Gallotinae majú autori rozdielne názory. Podľa Arnold et al., (2007) došlo k vyčleneniu čeľade pred asi 20 miliónmi rokov, podľa Mayer et al. (1994) pred asi 30 až 35 miliónmi rokov a podľa Garcia-Porta et al. (2019) k tomu došlo ešte skôr, a to pred 81,6 miliónmi rokov v skorej kriede.

Podľa Hipsley et al. (2009) došlo k diverzifikácii Lacertidae na podčel'ade Lacertinae a Gallotinae v období pred 55 až 65 miliónmi rokov. Následná radiácia tejto čel'ade mohla nastať v strednom Eocéne, pred 43 až 46 miliónmi rokov, kedy bola Európa súostrovím tvoreným väčšími a menšími ostrovmi oddelenými plytkými vodami (Franzen, 2003; Hipsley et al., 2009). V tom období došlo k prepojeniu Európy a Afriky pomocou pevninských mostov a k zvýšenej aridifikácii, čo viedlo k migrácii terestrických stavovcov pevninskými mostami alebo plavbou na "rafte" (kus dreva alebo podobného materiálu, ktorý sa vznáša na hladine vody a umožňuje transport nejakého živočícha). Okrem toho, došlo k nárastu diverzity vo fosílnom zázname rádu Squamata, ktorý pochádza z tohto obdobia (Augé, 2003; Rossmann et al., 2000).



Obr. č. 16: Druhovú bohatosť čel'ade Lacertidae. Diverzita stúpa od odtieňov tmavo-modrej po odtiene červenej.

Prevzaté z Garcia-Porta et al. (2019).

3.1.1. Historická biogeografia tribu Eremiadini

Vyčlenenie tribu Eremiadini sa pravdepodobne odohralo pred 16 miliónmi rokov v období stredného Miocénu (Arnold et al., 2007). Tribus Eremiadini migroval do Afriky v období, kedy sa vyčlenil z Lacertidae. V tom čase Africko-arabská litosferická doska narazila do Euroázijskej litosferickej dosky a vytvorila spojenie (Rögl, 1999). Ako prvý sa do Afriky s veľkou pravdepodobnosťou dostal rod *Atlantolacerta*, ktorý sa recentne vyskytuje v severozápadnej Afrike, čo naznačuje, že tribus Eremiadini osídlil Afriku priamym spojením cez Arabský polostrov. Druhá možnosť je, že to prebiehalo migráciou cez sieť Betických ostrovov, ktoré sa v tom čase nachádzali medzi Afrikou a juhozápadnou Európou a tým pádom bola Afrika kolonializovaná zo severozápadu. Tieto dáta ale nie sú fylogeneticko-topologicky podložené (Arnold et al., 2007).

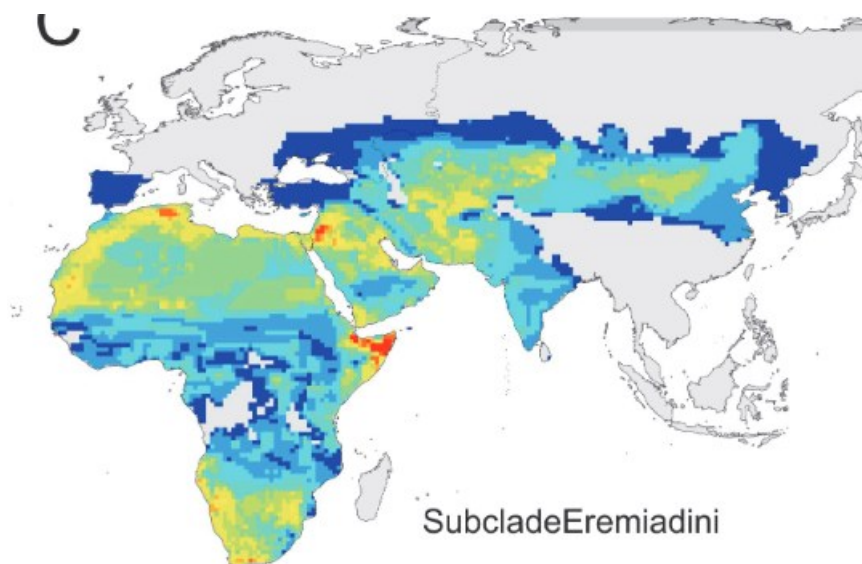
Atlantolacerta andreanskyi je z morfológického a anatomického hľadiska rozdielna od všetkých ostatných zástupcov tribu Eremiadini. Chýba jej lakt'ový nerv a nemá úplne vyvinutú armatúru v hemipenisoch, ktorá má pri stiahnutí hemipenisu zložené laloky. Tieto znaky naznačujú, že tribus Eremiadini si ich vytvoril až po príchode do Afriky a ich predok ich nemal (Arnold et al., 2007).

Aridifikácia a časté zmeny klimatických podmienok v období osídlenia Afriky mohli zapríčiniť vznik ekologických ník a to mohlo viesť k vytvoreniu púštnych foriem lacertíd (Arnold, 1981), s čím nesúhlasia štúdie (Garcia-Porta et al., 2019; Vidal & Hedges, 2005; Wiens et al., 2006), ktoré posúvajú hranicu pôvodu Eremiadini viac do minulosti, a to do obdobia Paleocénu, teda do obdobia pred 56 až 66 miliónov rokov a štúdia (Hipsley et al., 2009), ktorá udáva, že k diverzifikácii Eremiadini došlo v strednom až neskorom Eocéne, teda pred 33,9 až 41,2 miliónmi rokov.

Krátko po tom čo sa predok Eremiadini usadil v Afrike, došlo k diverzifikácii tribu na Etiópsky a Saharsko-eurázijský klad. Ako prvé radiovali formy adaptované na miernu vlhkosť vzduchu. Táto radiácia je približne pred 10 miliónov rokov (stredný Miocén) (Hipsley et al., 2009). Na východ Arabského polostrova sa rozšíril rod *Omanosaura*, do južnej Afriky rod *Australolacerta* a *Tropidosaura* a do oblasti rovníka rod *Poromera* a predok rodov *Adolfus*, *Holaspis* a *Gastropholis* (Arnold et al., 2007).

Nasledujúca bola radiácia púštnych foriem Lacertidae (Hipsley et al., 2009). Medzi ne patria: (1.) druhy z Etiópskeho kladu (*Meroles*, *Ichnotropis* a *Pedioplanis* z južnej Afriky a *Latastia*, *Philochortus* a *Heliobolus* zo severovýchodnej Afriky); (2.) druhy zo Saharsko-euroázijského kladu (*Acanthodactylus*, *Eremias*, *Mesalina* a *Ophisops*) (Arnold et al., 2007). Táto radiácia spôsobila vysoký nárast diverzity, čo je prekvapujúce vzhľadom na to, že púštne formy Lacertidae sú relatívne mladé. Jedným z možných príčin môže byť selekčný tlak pôsobiaci v extrémnych oblastiach, ako sú púšte. Selekčný tlak uprednostňoval r-stratégov, teda druhy, ktoré majú rýchly životný cyklus, to znamená, že sa rýchlo množia ale zároveň aj skoro umierajú. Toto v konečnom dôsledku ovplyvnilo aj diverzifikáciu, ktorá sa taktiež zrýchlila (Arnold et al., 2007; McKinney & McNamara, 1991; Smith & Donoghue, 2008).

Klimatické zmeny spôsobujúce narastajúcu aridifikáciu a striedanie glaciálov a interglaciálov v období skorého Kenozoika, negatívne ovplyvnili evolúciu jedného rodu Lacertidae z ekvatoriálnej oblasti, rodu *Poromera*, ktoré defragmentovali rozsiahle spoločenstvá dažďových lesov a zapríčinili jeho vymieranie až do recentne známeho jediného druhu (Hipsley et al., 2009; Wolfe, 1985).



Obr. č. 17: Druhovú bohatosť tribu Eremiadini. Diverzita stúpa od odtieňov tmavo-modrej po odtiene červenej. Prevzaté z Garcia-Porta et al. (2019).

3.1.2. Historická biogeografia tribu Lacertini

Tribus Lacertini sa vyčlenil z čeľade Lacertidae približne pred 12 až 16 miliónmi rokov a potom došlo k jeho relatívnej rýchlej diverzifikácii. Radiácia v tomto tribe bola obmedzená rôznymi geografickými bariérami, čomu nasvedčuje aj fakt, že mnoho z rodov v tribe Lacertini má alopatrický výskyt, teda sa ich rozšírenie neprekrýva. S týmto trendom nie sú späté rody *Lacerta*, *Timon*, *Algyroides* a *Podarcis*, ktorých areály výskytu sa prekrývajú s inými rodmi, ale v minulosti tomu tak nemuselo byť a mohlo ísť taktiež o alopatrické rody (Arnold et al., 2007).

Rody *Lacerta* a *Timon*, patriace do jedného kladu (Garcia-Porta et al., 2019), majú oveľa väčšie rozmery tela v porovnaní s ostatnými Lacertini, s čím súvisí aj ich potrava, ktorá má na základe toho tiež väčšie rozmery. Tento ekologický princíp má za následok, že si potravne nekonkurujú a môžu žiť sympatricky s inými rodmi Lacertini. Rod *Algyroides* má podobne ako rody *Lacerta* a *Timon* relatívne veľký areál rozšírenia s charakteristickým výskytom v chladných zalesnených plochách, ale jeho rozšírenie je nespojité a zaberá malú plochu (Arnold et al., 2007).



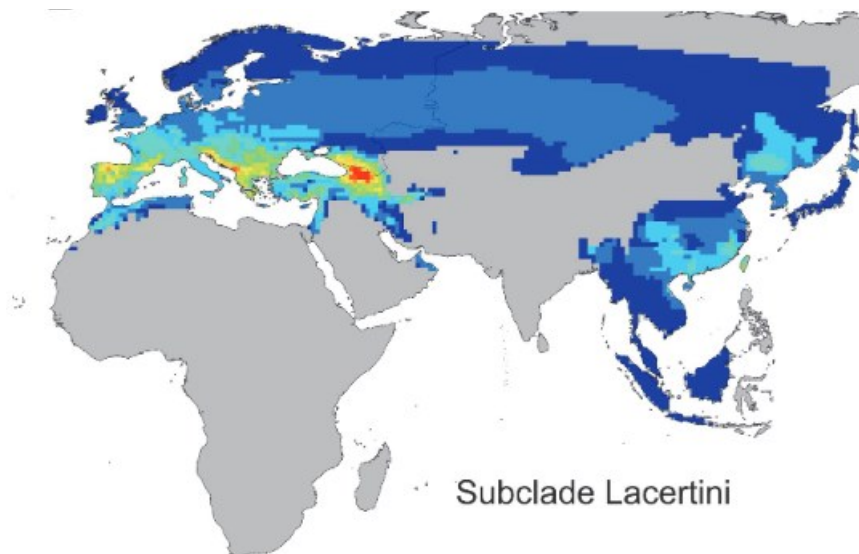
Obr. č. 18: Mapa rozšírenia: (a) rodu *Lacerta*; (d) rodu *Timon* (čierna), *Dinarolacerta* (červená), *Hellenolacerta* (modrá), *Phoenicolacerta* (zelená). Prevzaté z Arnold et al. (2007).

Rod *Podarcis* má podobne ako *Lacerta* a *Timon* veľký areál rozšírenia, avšak u neho už dochádza ku kompetícií a obmedzeniu iných rodov ako je *Algyroides*, *Iberolacerta*, *Archaeolacerta*, *Dinarolacerta*, *Dalmatolacerta* a *Hellenolacerta*, ktoré nedosahujú veľkosť takých rozmerov (Arnold, 1981, 2004; Carranza et al., 2004). Hoci sa *Podarcis* rozšíril ďaleko do Európy a na severozápad Afriky, nedosiahol ďaleko na východ. Avšak v jeho areáli dochádza k parapatrickému rozšíreniu s rodom *Anatololacerta* na ostrovoch v Egejskom mori. Keďže sa vyskytuje aj v západnom Mediteráne, taktiež potvrdzuje juhozápadnú migráciu cez sieť ostrovov, podobne ako rod *Atlantolacerta*.

Tribus Lacertini nenájdeme len v Európe, ale aj ďaleko na východe Ázie až na japonských ostrovoch. Takto ďaleko sa dostal predok rodu *Takydromus* v období pred 10 miliónmi rokov, ktorý sa tam ďalej diverzifikoval do dnešnej podoby tohto rodu (Arnold et al., 2007).

Do Afriky sa okrem tribu Eremiadini dostali aj zástupcovia tribu Lacertini. Jedným z nich je rod *Scelarcis*, ktorý sa dostal do severozápadnej Afriky krátko po tom, čo sa tribe Lacertini diverzifikoval. Rod *Teira* sa taktiež dostal do Afriky, a to konkrétne na súostrovie Madeira pred asi 12 miliónmi rokov. Najprv obsadil najstarší ostrov Porto Santo,

neskôr ostrov Madeira a nakoniec obsadil Púštne a Divoké ostrovy (Jesus et al., 2005). Do severozápadnej Afriky sa dostal rod *Timon*, a to pravdepodobne z juhozápadnej Európy, približne pred ôsmimi miliónmi rokov (Paulo, 2001).



Obr. č. 19: Druhovú bohatosť tribu Lacertini. Diverzita stúpa od odtieňov tmavo-modrej po odtiene červenej. Prevzaté z Garcia-Porta et al. (2019).

3.2. Historická biogeografia podčel'ade Gallotinae

Recetný výskyt rodu *Gallotia* je situovaný na Kanárskych ostrovoch, čo nasvedčuje, že tento rod sa musel od spoločného predka diverzifikovať pred asi viac ako 12 miliónmi rokov. Toto tvrdenie podporujú aj dáta Garcia-Porta et al. (2019), ktoré ale posúvajú vyčlenenie rodu *Gallotia* do obdobia spred 18,71 miliónov rokov. Panujú dve možné teórie, ako k tomu mohlo dôjsť: (1.) cez severozápadnú Afriku, k čomu ale nie sú priame dôkazy a (2.) priamo zo západnej Európy cez oceán pomocou oceánskych prúdov.

Zástupcom rodu *Psammodromus*, konkrétne *P. blanci* (Lataste, 1880) a *P. microdactylus* (Boettger, 1881), sa podarilo osídliť severozápadnú Afriku (Arnold et al., 2007). Javí sa, že tieto dva druhy na to, aby sa dostali do severozápadnej Afriky museli prekonať more, čo bolo ale vtedy ešte náročnejšie ako teraz, pretože k tomu došlo asi pred 5,6 miliónmi rokov v období Messinianú, kedy bola Afrika vzdialená od Európy a neexistoval ešte Gibraltársky prieliv. Okrem týchto dvoch druhov sa podarilo prekročiť oceán aj druhu *P. algirus* (Linnaeus, 1758), čo bolo ale o niečo neskôr, približne pre dvomi miliónmi rokov (Carranza et al., 2006).

4. Záver

Zo spracovania tejto bakalárskej práce vyplýva, že čel'ad' Lacertidae a predovšetkým tribus Eremiadini je veľmi silno diverzifikovaná skupina. Molekulárne štúdie, ktoré sa robili doteraz, odkryli existenciu mnohých nových druhov, keďže v minulosti sa na systematickú klasifikáciu plazov používali morfológické znaky. Klasifikácia druhov na základe morfológických znakov je na prvý pohľad veľmi dobrý spôsob popisovania druhov, pretože k nim má prístup aj bežná populácia. Nie je však dostačujúca v prípadoch, ako je táto čel'ad', ktorá prešla rapídnu diverzifikáciou, ktorá nemusela zanechať morfológické zmeny medzi jednotlivými druhmi, dokonca rodmi. Táto rýchla zmena sa prejavuje vo fenoméne kryptickej diverzity, ktorá ukrýva druhovú bohatosť pred našimi zrakmi. Taktiež, tomu napomáha fakt,

že u niektorých druhov sa môžeme stretnúť s javom cytonukleárnej nezhody, ktorá je modernejším problémom vo systematike organizmov a sťažuje prácu molekulárnych analýz. Výhodiskovou situáciou je väčší dôraz na tvorbu molekulárnych dát. Tie bývajú v niektorých prípadoch ťažko dostupné z dôvodu politickej situácie alebo nedostupného reliéfu krajiny, odkiaľ skúmaný exemplár pochádza. Mojm prínosom do budúcnosti tejto čelade by mohlo byť nadväzujúce štúdium niektorého zo spomínaných taxónov v diplomovej práci. Dvere sa mi otvárajú k štúdiu rodu *Latastia*, ktorý ako som už v práci spomínal, nebol doposiaľ molekulárne študovaný.

5. Zoznam bibliografických odkazov

- Agarwal, I., & Ramakrishnan, U. (2017). A phylogeny of open-habitat lizards (Squamata: Lacertidae: Ophisops) supports the antiquity of Indian grassy biomes. *Journal of Biogeography*, 44(9), 2021–2032.
<https://doi.org/10.1111/jbi.12999>
- Arnold, E. N. (1981). Competition, evolutionary change and montane distributions. In Forey PL (Ed.), *The Evolving Biosphere* (pp. 217–228). British Museum (Natural History).
- Arnold, E. N. (1983). Osteology, genitalia and the relationships of *Acanthodactylus* (Reptilia: Lacertidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, 44, 291–339.
- Arnold, E. N. (1989). Systematics and adaptive radiation of Equatorial African lizards assigned to the genera *Adolfus*, *Bedriagaia*, *Gastropholis*, *Holaspis* and *Lacerta* (Reptilia: Lacertidae). *Journal of Natural History*, 23(3), 525–555.
<https://doi.org/10.1080/00222938900770311>
- Arnold, E. N. (2004). Overview of morphological evolution and radiation in the Lacertidae. *The Biology of Lacertid Lizards. Evolutionary and Ecological Perspectives. Institut Menorquí d'Estudis, Recerca*, 8, 11–36.
- Arnold, E. N., Arribas, O., & Carranza, S. (2007). Systematics of the palaeartic and oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera. *Zootaxa*, 1430, 1–86.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.1430.1.1>
- Arribas, O. J. (2012). Hemipenial microornamentation in *Algyroides marchi* Valverde, 1958 (Squamata: Sauria: Lacertidae). *Herpetozoa*, 25, 21–24.
- Augé, M. (2003). Lacertilian faunal change across the Paleocene-Eocene boundary in Europe. In *Causes and consequences of globally warm climates in the early Paleogene* (pp. 441–454). Geological Society of America.
<https://doi.org/10.1130/0-8137-2369-8.441>
- Augé, M. L. (2005). *Évolution des lézards du Paléogène en Europe* (Vol. 192). Muséum national d'Histoire naturelle.
- Barata, M., Carranza, S., & Harris, D. J. (2012). Extreme genetic diversity in the lizard *Atlantolacerta andreanskyi* (Werner, 1929): A montane cryptic species complex. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1).
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-167>
- Barata, M., Perera, A., & Harris, D. J. (2015). Cryptic variation in the Moroccan high altitude lizard *Atlantolacerta andreanskyi* (Squamata: Lacertidae). *African Journal of Herpetology*, 64(1), 1–17.
<https://doi.org/10.1080/21564574.2014.967815>
- Bauer, A. M., Childers, J. L., Broeckhoven, C., Lefras, P., & Mouton, N. (2019). A new *nucras* Gray, 1838 (Squamata: Lacertidae) from the strandveld of the western cape, South Africa. *Zootaxa*, 4560(1), 149–163.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4560.1.8>

- Beridze, T., & Beridze, T. (1986). Evolution of the Term “Satellite DNA.” In *Satellite DNA* (pp. 6–15). Springer.
- Böhme M., & Ilg A. (2023, February 26). *fosFARbase*. <https://www.fosfarbase.org/>
- Boulenger, G. A. (1885). *Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History)* (Wheldon & Wesley, Eds.; Second).
- Boulenger, G. A. (1887). *Poromera fordii*. In *Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History)*. (Vol. 3, pp. 6–7).
- Boulenger, G. A. (1917). Descriptions of new lizards of the family Lacertidae [Lacerta viridis var. woosnami etc.]. *The Annals and Magazine of Natural History; Zoology, Botany, and Geology*, 19, 277--279.
- Boulenger, G. A. (1921). *Scaptira*. In *Monograph of the Lacertidae* (Vol. 2, pp. 347–376). British Museum (Natural History).
- Bozkurt, E., Korkmaz, E. M., Ilgaz, Ç., Yilmaz, C., Üzümlü, N., Avci, A., Doğan, Ö., Budak, M., Başıbüyük, H. H., & Olgun, K. (2022). Molecular and morphological assessment of the snake-eyed lizard, *Ophisops elegans* Menetries, 1832 (Sauria, Lacertidae) in Anatolia. *Biharean Biologist*, 16(2), 98–112.
- Branch, B. (1998). *Field guide to snakes and other reptiles of southern Africa*. Struik Publishers.
- Branch, W., Conradie, W., Vaz Pinto, P., & Tolley, K. A. (2019). Another Angolan Namib endemic species a new *Nucras* (Squamata: Lacertidae) from south-western Angola. *Amphibian & Reptile Conservation*, 13(2), 85–95.
- Camp, C. L. 1893. (1923). Classification of the lizards. Bulletin of the AMNH ; v. 48, article 11. *Bulletin American Musuem of Natural History*, 48, 290–422.
- Carranza, S., Arnold, E. N., & Amat, F. (2004). DNA phylogeny of lacerta (Iberolacerta) and other lacertine lizards (Reptilia: Lacertidae): Did competition cause long-term mountain restriction? *Systematics and Biodiversity*, 2(1), 57–77. <https://doi.org/10.1017/S1477200004001355>
- Carranza, S., Harris, D. J., Arnold, E. N., Batista, V., & Gonzalez De La Vega, J. P. (2006). Phylogeography of the lacertid lizard, *Psammmodromus algirus*, in Iberia and across the Strait of Gibraltar. *Journal of Biogeography*, 33(7), 1279–1288. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01491.x>
- Čerňanský, A. (2010). Earliest world record of green lizards (Lacertilia, Lacertidae) from the lower Miocene of Central Europe. *Biologia*, 65(4), 737–741. <https://doi.org/10.2478/s11756-010-0066-y>
- Čerňanský, A., & Augé, M. L. (2013). New species of the genus *Plesiolacerta* (Squamata: Lacertidae) from the upper Oligocene (MP28) of Southern Germany and a revision of the type species *Plesiolacerta lydekkeri*. *Palaeontology*, 56(1), 79–94. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2012.01167.x>
- Čerňanský, A., Augé, M. L., & Phelizon, A. (2020). Dawn of Lacertids (Squamata, Lacertidae): New Finds from the Upper Paleocene and the Lower Eocene. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 40(1). <https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1768539>
- Childers, J. L., Kirchhof, S., & Bauer, A. M. (2021). Lizards of a different stripe: phylogenetics of the *Pedioplanis* undata species complex (Squamata, Lacertidae), with the description of two new species. *Zoosystematics and Evolution*, 97(1), 249–272. <https://doi.org/10.3897/ZSE.97.61351>

- Conradie, W., Measey, G. J., Branch, W. R., & Tolley, K. A. (2012). Revised phylogeny of African sand lizards (Pedioplanis), with the description of two new species from south-western Angola. *African Journal of Herpetology*, *61*(2), 91–112. <https://doi.org/10.1080/21564574.2012.676079>
- Crochet, P.-A., Geniez, P., & Ineich, I. (2003). A multivariate analysis of the fringed-toed lizards of the *Acanthodactylus scutellatus* group (Squamata: Lacertidae): systematic and biogeographical implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *137*, 117–155. <http://www.embl-heidelberg.de/>
- Edwards, S., Branch, W. R., Vanhooydonck, B., Herrel, A., Measey, G. J., & Tolley, K. A. (2013). Taxonomic adjustments in the systematics of the southern African lacertid lizards (Sauria: Lacertidae). *Zootaxa*, *3669*(2), 101–114. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3669.2.1>
- Edwards, S., Herrel, A., Vanhooydonck, B., Measey, G. J., & Tolley, K. A. (2016). Diving in head first: trade-offs between phenotypic traits and sand-diving predator escape strategy in *Meroles* desert lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, *119*(4), 919–931. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>
- Edwards, S., Vanhooydonck, B., Herrel, A., Measey, G. J., & Tolley, K. A. (2012). Convergent evolution associated with habitat decouples phenotype from phylogeny in a clade of lizards. *PLoS One*, *7*(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051636>
- Engleder, A., Haring, E., Kirchhof, S., & Mayer, W. (2013). Multiple nuclear and mitochondrial DNA sequences provide new insights into the phylogeny of South African Lacertids (Lacertidae, Eremiadinae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, *51*(2), 132–143. <https://doi.org/10.1111/jzs.12012>
- Estes, R., De Queiroz, K., & Gauthier, J. A. (1988). Phylogenetic relationships within Squamata. In *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families* (Issue 3, pp. 119–281).
- FitzSimons, V. M. (1943). The Lizards of South Africa. *Memoirs of The Transvaal Museum*, *1*(1), 299–373.
- Franzen, J. L. (2003). Mammalian faunal turnover in the Eocene of central Europe. In *Causes and consequences of globally warm climates in the early Paleogene* (pp. 455–461). Geological Society of America. <https://doi.org/10.1130/0-8137-2369-8.455>
- Fu, J. (2000). Toward the phylogeny of the family Lacertidae - Why 4708 base pairs of mtDNA sequences cannot draw the picture. *Biological Journal of the Linnean Society*, *71*(2), 203–217. <https://doi.org/10.1006/bijl.1999.0431>
- García-Porta, J., Irisarri, I., Kirchner, M., Rodríguez, A., Kirchhof, S., Brown, J. L., MacLeod, A., Turner, A. P., Ahmadzadeh, F., Albaladejo, G., Crnobrnja-Isailovic, J., De la Riva, I., Fawzi, A., Galán, P., Göçmen, B., Harris, D. J., Jiménez-Robles, O., Joger, U., Jovanović Glavaš, O., ... Wollenberg Valero, K. C. (2019). Environmental temperatures shape thermal physiology as well as diversification and genome-wide substitution rates in lizards. *Nature Communications*, *10*(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11943-x>
- Giovannotti, M., S'Khifa, A., Nisi Cerioni, P., Splendiani, A., Slimani, T., Fioravanti, T., Olmo, E., & Caputo Barucchi, V. (2020). Isolation and characterization of two satellite DNAs in *Atlantolacerta andreanskyi* (Werner, 1929) (Reptilia, Lacertidae). *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *334*(3), 178–191. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22937>
- Greenbaum, E., Dowell Beer, S., Hughes, D. F., Wagner, P., Anderson, C. G., Villanueva, C. O., Malonza, P. K., Kusamba, C., Muninga, W. M., Aristote, M. M., & Branch, W. R. (2018). Cryptic Diversity in the Highlands of East Africa. *Herpetological Monographs*, *32*, 51–68. <http://users-birc.au.dk/biopv/php/>

- Greenbaum, E., Villanueva, C. O., Kusamba, C., Aristote, M. M., & Branch, W. R. (2011). A molecular phylogeny of Equatorial African Lacertidae, with the description of a new genus and species from eastern Democratic Republic of the Congo. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163(3), 913–942. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00732.x>
- Guo, X., Dai, X., Chen, D., Papenfuss, T. J., Ananjeva, N. B., Melnikov, D. A., & Wang, Y. (2011). Phylogeny and divergence times of some racerunner lizards (Lacertidae: Eremias) inferred from mitochondrial 16S rRNA gene segments. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61(2), 400–412. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.06.022>
- Hallowell, E. (1857). Description of *Poromera fordii*. In *Notice of a collection of reptiles from the Gaboon country, West Africa, recently presented to the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, by Dr. Henry A. Ford. - Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* (Vol. 9, pp. 48–72).
- Harris, D. J., & Arnold, E. N. (2000). Elucidation of the relationships of spiny-footed lizards, *Acanthodactylus* spp. (Reptilia: Lacertidae) using mitochondrial DNA sequence, with comments on their biogeography and evolution. *J. Zool., London*, 252, 351–362.
- Harris, D. J., Arnold, E. N., & Thomas, R. H. (1998a). Rapid speciation, morphological evolution, and adaptation to extreme environments in South African sand lizards (Meroles) as revealed by mitochondrial gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 10(1), 37–48.
- Harris, D. J., Arnold, E. N., & Thomas, R. H. (1998b). Relationships of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae) estimated from mitochondrial DNA sequences and morphology. *Proceedings: Biological Sciences*, 265(1409), 1939–1948.
- Herczeg, G., Kovács, T., Hettyey, A., & Merilä, J. (2003). To thermoconform or thermoregulate? An assessment of thermoregulation opportunities for the lizard *Zootoca vivipara* in the subarctic. *Polar Biology*, 26(7), 486–490. <https://doi.org/10.1007/s00300-003-0507-y>
- Hewitt, J. (1926). Some new or little-known reptiles and batrachians from South Africa. *Annals of South African Museum*, 20, 473–490. <https://www.biodiversitylibrary.org/pdf4/1578128i00126022.pdf>
- Hipsley, C. A., Himmelmann, L., Metzler, D., & Müller, J. (2009). Integration of bayesian molecular clock methods and fossil-based soft bounds reveals early cenozoic origin of African lacertid lizards. *BMC Evolutionary Biology*, 9(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-151>
- Hipsley, C. A., Miles, D. B., & Müller, J. (2014). Morphological disparity opposes latitudinal diversity gradient in lacertid lizards. *Biology Letters*, 10(5). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0101>
- Jesus, J., Brehm, A., & Harris, J. D. . (2005). Is C-mos phylogenetically informative at lower taxonomic levels in reptiles? An assessment of variation within *Lacerta* (*Teira*) *dugessii* Milne-Edwards, 1829 (Squamata: Sauria: Lacertidae). *Herpetozoa*, 18, 55–59.
- Kapli, P., Lymberakis, P., Crochet, P. A., Geniez, P., Brito, J. C., Almutairi, M., Ahmadzadeh, F., Schmitz, A., Wilms, T., Pouyani, N. R., & Poulakakis, N. (2015). Historical biogeography of the lacertid lizard *Mesalina* in North Africa and the Middle East. *Journal of Biogeography*, 42(2), 267–279. <https://doi.org/10.1111/jbi.12420>
- Kapli, P., Lymberakis, P., Poulakakis, N., Mantziou, G., Parmakelis, A., & Mylonas, M. (2008). Molecular phylogeny of three *Mesalina* (Reptilia: Lacertidae) species (*M. guttulata*, *M. brevirostris* and *M. bahaeldini*) from North Africa and the Middle East: Another case of paraphyly? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49(1), 102–110. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.06.016>

- Kapli, P., Poulakakis, N., Lymberakis, P., & Mylonas, M. (2011). A re-analysis of the molecular phylogeny of Lacertidae with currently available data. *Basic and Applied Herpetology*, *25*, 97–104.
- Khan, M. A., Jablonski, D., Nadeem, M. S., Masroor, R., Kehlmaier, C., Spitzweg, C., & Fritz, U. (2020). Molecular phylogeny of *Eremias* spp. from Pakistan contributes to a better understanding of the diversity of racerunners. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, *59*(2), 466–483. <https://doi.org/10.1111/jzs.12426>
- Kirchhof, S., Lyra, M. L., Rodríguez, A., Ineich, I., Müller, J., Rödel, M. O., Trape, J. F., Vences, M., & Boissinot, S. (2021). Mitogenome analyses elucidate the evolutionary relationships of a probable Eocene wet tropics relic in the xerophile lizard genus *Acanthodactylus*. *Scientific Reports*, *11*(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-83422-7>
- Kurnaz, M., & Kürşat Şahin, M. (2021). Contribution to the taxonomic knowledge of *Acanthodactylus* (Squamata, Lacertidae): Description of a new lacertid lizard species from Eastern Anatolia, Turkey. *Journal of Wildlife and Biodiversity*, *5*. <https://doi.org/10.22120/jwb.2021.523523.1214>
- Kyriazi, P., Poulakakis, N., Parmakelis, A., Crochet, P. A., Moravec, J., Rastegar-Pouyani, N., Tsigenopoulos, C. S., Magoulas, A., Mylonas, M., & Lymberakis, P. (2008). Mitochondrial DNA reveals the genealogical history of the snake-eyed lizards (*Ophisops elegans* and *O. occidentalis*) (Sauria: Lacertidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *49*(3), 795–805. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.08.021>
- Lamb, T., & Bauer, A. M. (2003). Meroles revisited: Complementary systematic inference from additional mitochondrial genes and complete taxon sampling of southern Africa's desert lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *29*(2), 360–364. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00137-4](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00137-4)
- Liu, J. L., Dujsebayeva, T. N., Chirikova, M. A., Gong, X., Li, D. J., & Guo, X. G. (2021). Does the Dzungarian racerunner (*Eremias dzungarica* Orlova, Poyarkov, Chirikova, Nazarov, Munkhbaatar, Munkhbayar & Terbish, 2017) occur in China? Species delimitation and identification with DNA barcoding and morphometric analyses. *Zoological Research*, *42*(3), 287–293. <https://doi.org/10.24272/J.ISSN.2095-8137.2020.318>
- Lutz, V., Bischoff, W., & Mayer, W. (1986). Chemosystematische Untersuchungen zur Stellung von *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887 sowie der Gattungen *Gallotia* Boulenger und *Psammodromus* Fitzinger (Sauria; Lacertidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, *24*, 144–157. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.1986.tb00623.x>
- Makokha, J. S., Bauer, A. M., Mayer, W., & Matthee, C. A. (2007). Nuclear and mtDNA-based phylogeny of southern African sand lizards, *Pedioplanis* (Sauria: Lacertidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *44*(2), 622–633. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.04.021>
- Marques, M. P., Ceríaco, L. M. P., Heinicke, M. P., Chehouri, R. M., Conradie, W., Tolley, K. A., & Bauer, A. M. (2022). The Angolan bushveld lizards, genus *Heliobolus* Fitzinger, 1843 (Squamata: Lacertidae): Integrative taxonomy and the description of two new species. *Vertebrate Zoology*, *72*, 745–769. <https://doi.org/10.3897/vz.72.e85269>
- Mayer, W. (2013). Kommentierte Lacertiden-Liste für Europa, Afrika, den Nahen Osten inklusive der Arabischen Halbinsel und Asien. *L@CERTIDAE (Eidechsen Online)*, *7*, 81–141.
- Mayer, W., Benyr, G., & Mayer, W. (1994). Albumin-Evolution und Phylogenese in der Familie Lacertidae (Reptilia: Sauria). *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, *96*, 621–648.

- Mayer, W., & Bischoff, W. (1996). Beiträge zur taxonomischen Revision der Gattung *Lacerta* (Reptilia: Lacertidae) Teil 1: *Zootoca*, *Omanosaura*, *Timon* und *Teira* als eigenständige Gattungen. In *Salamandra* (Vol. 32).
- Mayer, W., & Pavlicev, M. (2007). The phylogeny of the family Lacertidae (Reptilia) based on nuclear DNA sequences: Convergent adaptations to arid habitats within the subfamily Eremiinae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *44*(3), 1155–1163. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.05.015>
- McKinney, M. L., & McNamara, K. J. (1991). *Heterochrony: The Evolution of Ontogeny*. Springer US. <https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0773-1>
- Mendes, J., Harris, D. J., Carranza, S., & Salvi, D. (2016). Evaluating the phylogenetic signal limit from mitogenomes, slow evolving nuclear genes, and the concatenation approach. New insights into the Lacertini radiation using fast evolving nuclear genes and species trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *100*, 254–267. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.04.016>
- Mendes, J., Salvi, D., Harris, D. J., Els, J., & Carranza, S. (2018). Hidden in the Arabian Mountains: Multilocus phylogeny reveals cryptic diversity in the endemic *Omanosaura* lizards. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, *56*(3), 395–407. <https://doi.org/10.1111/jzs.12210>
- Okuyama, K., Sakuma, Y., & Sasaki, T. (2021). Post-ovipositional developmental stages of the Japanese Grass Lizard, *Takydromus tachydromoides* (Squamata: Lacertidae). *Current Herpetology*, *40*(1), 66–76. <https://doi.org/10.5358/HSJ.40.66>
- Orlovav, V. F., Poyarkov, N. A., Chirikova, M. A., Nazarov, R. A., Munkhbaatar, M., Munkhbayar, K., & Terbish, K. (2017). MtDNA differentiation and taxonomy of Central Asian racerunners of *Eremias multiocellata*-E. przewalskii species complex (Squamata, Lacertidae). *Zootaxa*, *4282*(1), 1–42. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4282.1.1>
- Ota, H., Honda, M., Chen, S.-L., Hikida, T., Panha, S., Oh, H.-S., & Matsui, M. (2002). Phylogenetic relationships, taxonomy, character evolution and biogeography of the lacertid lizards of the genus *Takydromus* (Reptilia: Squamata): a molecular perspective. *Biological Journal of the Linnean Society*, *76*(4), 493–509. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00084.x>
- Parrinha, D., Marques, M. P., Heinicke, M. P., Khalid, F., Parker, K. L., Tolley, K. A., Childers, J. L., Conradie, W., Bauer, A. M., & Ceríaco, L. M. P. (2021). A revision of Angolan species in the genus *Pedioplanis* Fitzinger (Squamata: Lacertidae), with the description of a new species. *Zootaxa*, *5032*(1), 1–46. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5032.1.1>
- Paulo, O. S. (2001). *The phylogeography of reptiles of the Iberian Peninsula* [PhD Thesis]. University of London.
- Pavlicev, M., & Mayer, W. (2009). Fast radiation of the subfamily Lacertinae (Reptilia: Lacertidae): History or methodical artefact? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *52*(3), 727–734. <https://doi.org/10.1016/J.YMPEV.2009.04.020>
- Pizzigalli, C., Crochet, P. A., Geniez, P., Martínez-Freiría, F., Velo-Antón, G., & Carlos Brito, J. (2021). Phylogeographic diversification of the *Mesalina olivieri* species complex (Squamata: Lacertidae) with the description of a new species and a new subspecies endemic from North West Africa. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, *59*(8), 2321–2349. <https://doi.org/10.1111/jzs.12516>
- 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*(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-93>

- Rögl, F. (1999). *Mediterranean and Parathethys. Facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview (Vol. 50).*
- Rossmann, T., Müller, J., & Forst, M. (2000). Studies on Cenozoic crocodylians: 7. First evidence of an alligatorid from Africa and its implications for crocodylian palaeobiogeography. *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie - Monatshefte*, 2000(12), 651–668. <https://doi.org/10.1127/njgpm/2000/2000/705>
- Salvador, A. (1982). A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). *Bonner Zoologische Monographien*, 16, 1–167.
- Simó-Riudalbas, M., Tamar, K., Šmíd, J., Mitsi, P., Sindaco, R., Chirio, L., & Carranza, S. (2019). Biogeography of *Mesalina* (Reptilia: Lacertidae), with special emphasis on the *Mesalina adramitana* group from Arabia and the Socotra Archipelago. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 137, 300–312. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.04.023>
- Sindaco, R., Simó-Riudalbas, M., Sacchi, R., & Carranza, S. (2018). Systematics of the *Mesalina guttulata* species complex (Squamata: Lacertidae) from Arabia with the description of two new species. *Zootaxa*, 4429(3), 513–547. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4429.3.4>
- Šmíd, J., & Frynta, D. (2012). Genetic variability of *Mesalina watsonana* (Reptilia: Lacertidae) on the Iranian plateau and its phylogenetic and biogeographic affinities as inferred from mtDNA sequences. *Acta Herpetologica*, 7(1), 139–153. www.fupress.com/ah
- Smith, S. A., & Donoghue, M. J. (2008). Rates of Molecular Evolution Are Linked to Life History in Flowering Plants. *Science*, 322(5898), 86–89. <https://doi.org/10.1126/science.1163197>
- Spawls, S., Howell, K., Drewes, R., & Ashe, J. (2002). *A field guide to the reptiles of East Africa*. Academic press.
- Sullivan, R. M. (1985). A New Middle Paleocene (Torrejonian) Rhineurid Amphisbaenian, *Plesiorhineura tsentasi* New Genus, New Species, from the. *Journal of Paleontology*, 59(6), 1481–1485. https://www.jstor.org/stable/1304960?seq=1&cid=pdf-reference#references_tab_contents
- Tamar, K., Carranza, S., Sindaco, R., Moravec, J., & Meiri, S. (2014). Systematics and phylogeography of *Acanthodactylus schreiberi* and its relationships with *Acanthodactylus boskianus* (Reptilia: Squamata: Lacertidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 172(3), 720–739. <https://doi.org/10.1111/zoj.12170>
- Tamar, K., Carranza, S., Sindaco, R., Moravec, J., Trape, J. F., & Meiri, S. (2016). Out of Africa: Phylogeny and biogeography of the widespread genus *Acanthodactylus* (Reptilia: Lacertidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 103, 6–18. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.07.003>
- Tian, L., & Guo, X. (2022). Complete Mitochondrial Genomes of Five Racerunners (Lacertidae: *Eremias*) and Comparison with Other Lacertids: Insights into the Structure and Evolution of the Control Region. *Genes*, 13(5). <https://doi.org/10.3390/genes13050726>
- Townsend, T. M., Larson, A., Louis, E., & Macey, J. R. (2004). Molecular phylogenetics of Squamata: The position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree. *Systematic Biology*, 53(5), 735–757. <https://doi.org/10.1080/10635150490522340>
- Trape, J.-F., Trape, S., & Chirio, L. (2012). *Lézards, crocodiles et tortues d'Afrique occidentale et du Sahara*. IRD éditions.
- Uetz, P. (2023, May 21). *The Reptile Database*. <http://www.reptile-database.org>

- Van Den Berg, M. P., & Großhans, R. (2017). *Ichnotropis*. <http://www.lacerta.de>
- Vidal, N., & Hedges, S. B. (2005). The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus - Biologies*, 328(10–11), 1000–1008. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2005.10.001>
- Wagner, P., Greenbaum³, E., Malonza, P., & Branch, B. (2014). Resolving sky island speciation in populations of East African *Adolfus alleni* (Sauria, Lacertidae). *Salamandra*, 50(1), 1–17. <http://www.salamandra-journal.com>
- Wiens, J. J., Brandley, M. C., & Reeder, T. W. (2006). Why Does a Trait Evolve Multiple Times within a Clade? Repeated Evolution of Snakelike Body Form in Squamate Reptiles. *Evolution*, 60(1), 123–141.
- Wolfe, J. A. (1985). Distribution of major vegetational types during the Tertiary. *The Carbon Cycle and Atmospheric CO₂: Natural Variations Archean to Present*, 32, 357–375.
- Yousefkhani, S. S. H., Marin, G. M. D. M., Rastegar-Pouyani, N., & Rastegar-Pouyani, E. (2015). A bibliographic recompilation of the Genus *Mesalina* Gray, 1838 (Sauria: Lacertidae) with a key to the species. *Russian Journal of Herpetology*, 22, 23–34.
- Žagar, A., Carretero, M. A., Marguč, D., Simčič, T., & Vrezec, A. (2018). A metabolic syndrome in terrestrial ectotherms with different elevational and distribution patterns. *Ecography*, 41(10), 1728–1739. <https://doi.org/10.1111/ecog.03411>