

УДК 568.112.14;551.763.333

**DESERTIGUANA GOBIENSIS GEN. ET SP. NOV. –
ЯЩЕРИЦА (PHRYNOSOMATIDAE, IGUANOMORPHA)
ИЗ ПОЗДНЕГО МЕЛА МОНГОЛИИ**

© 2013 г. В. Р. Алифанов

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: valifan@paleo.ru

Поступила в редакцию 11.09.2012 г.

Принята к печати 06.10.2012 г.

По находке фрагмента левой ветви нижней челюсти в верхнемеловых отложениях Монголии описана ящерица *Desertiguana gobiensis* gen. et sp. nov. Сравнительный анализ нижнечелюстных структур позволяет уверенно классифицировать новую форму в составе современных Phrynosomatidae sensu Frost et Etheridge, 1988. В работе также обсуждены проблемы родственных связей последнего семейства среди Iguanomorpha (Iguanidae s.l.).

DOI: 10.7868/S0031031X13040028

ВВЕДЕНИЕ

Iguanidae s.l. – крупная группа ящериц, распространенная в современности в Новом Свете, на Мадагаскаре и на островах архипелагов Фиджи и Тонга. В последние годы выделенным внутри нее условным надродовым систематическим подразделениям стал придаваться семейственный ранг (Corytophanidae, Crotaphytidae, Hoplocercidae, Iguanidae, Opluridae, Phrynosomatidae, Polychrotidae, Tropiduridae, Leiocephalidae, Leiosauridae и Liolaemidae: Frost, Etheridge, 1989; Frost et al., 2001). Хотя самостоятельность и монофилитичность некоторых из перечисленных семейств сомнительна, они могут быть рассмотрены в таксоне Iguanomorpha sensu Алифанов, 2000. Исключение составляют южноамериканские Hoplocercidae, близкие к хамелеоморфным Priscagamidae и Pleurodontagamidae (Алифанов, 1996, 2000) из позднего мела Центральной Азии. К сказанному следует добавить, что варианты классификации игуаноморф слабо используют ресурс краниологических признаков. Это также означает, что многие ископаемые формы, относящиеся к обсуждаемой группе, не могут быть точно отнесены к какому-либо из перечисленных выше семейств, даже если они представлены полными остатками.

Первые мезозойские игуаноморфы в Азии были обнаружены Польско-Монгольской палеонтологической экспедицией (1963–1965, 1970, 1971 гг.). Их изучение позволило описать два вида из позднего мела Южной Гоби (*Igua minuta* и *Polrussia mongoliensis*: Vorsuk-Białynicka, Alifanov, 1991), родство которых с современными формами в первоописании установить не удалось. Среди появившихся позднее точек зрения предполагались

близость этих видов друг с другом (Алифанов, 2000; Gao, Norell, 2000; Conrad, Norell, 2007), принадлежность к Phrynosomatidae (Алифанов, 2000), сестринская связь с Opluridae (Conrad, Norell, 2007) или базальное положение в составе Iguania, но в позиции более продвинутой, чем Phrynosomatidae (Conrad, 2008).

Противоречивыми являются интерпретации родства и других позднемеловых игуаноморф из Китая (*Anchaurosaurus gilmorei*, *Xihaina aquilonia*: Gao, Hou, 1995, 1996) и Монголии (*Stenomastax parva*, *Temujinia ellisoni*, *Zapsosaurus sceliphros*, *Saichangurvel davidsoni*: Gao, Norell, 2000; Conrad, Norell, 2007). В недавних работах перечисленные виды, за исключением *Xihaina aquilonia*, стали рассматриваться филогенетически монолитной группой (таксон *Gobiguania*), базальной по отношению ко всем несомненным игуаноморфам, кроме Phrynosomatidae и Hoplocercidae (Conrad, Norell, 2007), или в качестве пар близкородственных форм (*Anchaurosaurus gilmorei* – *Zapsosaurus sceliphros* и *Stenomastax parva* – *Temujinia ellisoni*), которые продвинуты среди игуаний только по отношению к Opluridae, Tropiduridae и Phrynosomatidae (Conrad, 2008, рис. 56, а).

С нашей точки зрения, специальных замечаний заслуживают *Temujinia ellisoni* и *Saichangurvel davidsoni* (в силу большого сходства эти формы, возможно, представляют один вид). Среди названных выше ископаемых игуаноморф они резко выделяются строением передней части височных дуг, а именно крупными заднелобными костями, формированием на них медиоокципитального (теменного) отростка и раздвоенного латерального отростка для сочленения с медиальным отрост-

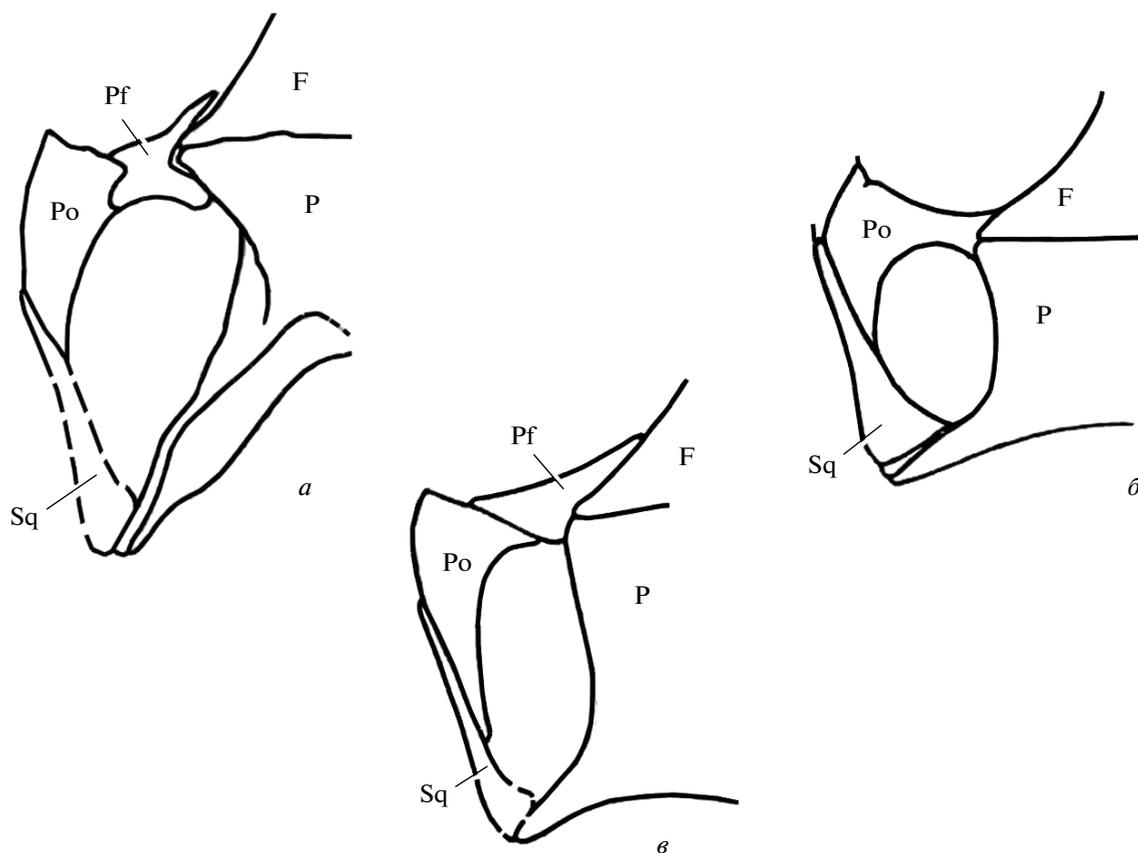


Рис. 1. Варианты строения височных дуг у представителей таксона Iguanomorpha из позднего мела Монголии: *a* – специализированный ископаемый тип (*Temujinia ellisoni*, реконструкция по голотипу IGM, № 3/63); *б* – специализированный современный тип (*Polrussia mongoliensis*, реконструкция по голотипу ZPAL, № MgR-1/ 1 19); *в* – архаичный тип (*Igua minuta*, реконструкция по экз. ПИН, № 4487/8). Обозначения костей: F – лобная, P – теменная, Pf – заднелобная, Po – заглазничная, Sq – чешуйчатая.

ком заглазничной кости (рис. 1, *a*). Обычно у игуаноморф заднелобные кости редуцированы в сочетании с образованием контакта удлиненного медиального отростка заглазничных костей с осевыми костями крыши черепа (рис. 1, *б*). Указанные особенности позволяют противопоставить две последние формы всем остальным игуаноморфам и, таким образом, сохранить кладистический таксон *Gobiguania* до преобразования его в особое семейство.

Открытие эндемичной для Центральной Азии группы игуаноморф позволяет иначе взглянуть на находки из раннего мела Узбекистана (Gao, Nesso, 1998, рис. 2, *a*) и Монголии (Алифанов, 2000, рис. 28, *ж*) непарных лобных костей с вырезкой теменного отверстия на заднем крае. Возможно, они принадлежат гобигуаниям. Если это предположение в будущем подтвердится, то гипотеза о гондванском происхождении игуаноморф потеряет свою актуальность.

Большинство игуаноморф из позднего мела Монголии и Китая по строению височных дуг от-

нести к гобигуаниям нельзя. Более всего сомнительно положение *Stenomastax parva*. На образцах этого вида кости передней части височных дуг плохо сохранились. При этом наличие заднелобных костей, о которых сообщается в тексте, не имеет четкого соответствия с представленными в первоописании иллюстрациями (Gao, Norell, 2000, рис. 2–4) и, возможно, является следствием неправильной интерпретации трещин на заглазничных костях. У *Anchaurosaurus gilmorei* передняя часть височных дуг не сохранилась. Однако этот вид проявляет сходство с *Zapsosaurus sceliphros*, голотип которого демонстрирует наличие удлиненного медиального отростка правой заглазничной кости, как у большинства Iguanomorpha. Нет данных о строении костей крыши черепа у *Xihaina aquilonia*, но по срастанию краев меккелева канала и по не рассеченным на дополнительные вершинки зубам позволительно предположить ее связь с *Polrussia mongoliensis*, обладающей типичным для современных игуаний строением передней части височных дуг (рис. 1, *б*). Заметим, что сросшиеся края меккелева канала распро-

странены у современных игуаноморф Южной и Северной Америк, тогда как его щелевидное закрытие характерно для североамериканских и мадагаскарских форм, а также для подавляющего большинства палеогеновых игуаноморф Северной Америки и Азии (Estes, 1983; Алифанов, 2012).

Ниже приведено описание новой игуаноморфной ящерицы по образцу, обнаруженному еще в 1992 г. Палеогерпетологическим отрядом Совместной Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции в верхнемеловых отложениях Южной Гоби. Несмотря на фрагментарность находки, новый вид проявляет существенное сходство с упоминавшимися выше *Anchaurosaurus gilmorei*, *Igua minuta* и *Zapsosaurus sceliphros* из позднего мела Китая и Монголии, которые ниже классифицированы в составе семейства *Phrynosomatidae sensu Frost et Etheridge, 1988*.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТ Р Я Д LACERTILIA

ПОДОТРЯД IGUANIA

И Н Ф Р А О Т Р Я Д IGUANOMORPHA

СЕМЕЙСТВО PHRYNOSOMATIDAE FITZINGER, 1843

З а м е ч а н и я. Семейство *Phrynosomatidae* (sensu: Frost, Etheridge, 1989), или “сцелопорины” (sensu: Savage, 1958; Etheridge, de Queiroz, 1988), в настоящее время принимается в виде трех условно выделяемых ветвей (групп): группа *Sceloporus* (“типовая” форма и роды *Petrosaurus*, *Uta*, *Urosaurus* и *Sator*), песчаные (*Uma*, *Callisaurus*, *Cophosaurus*, *Holbrookia*) и рогатые (*Phrynosoma*) ящерицы. По данным Р. Этериджа и К. де Кейроса (Etheridge, de Queiroz, 1988), всех фриносоматид объединяет следующий комплекс признаков: небольшой лабиальный отросток венечных костей; закрытый, но не сросшийся меккелев желобок; удлинённые зубные и укороченные пластинчатые кости; утрата зубов на небных костях; тонкие ключицы; увеличенные грудинные фонтанели; сокращённое число пресакральных позвонков; отсутствие среднего ряда спинных чешуй; небольшой межпариетальный покровный щиток. Добавим, что рогатые и песчаные ящерицы характеризуются наличием глубокой вырезки между ангулярным и супраангулярным отростками зубных костей и налеганием лабиального отростка венечных костей на боковую поверхность зубной кости (у ящериц группы *Sceloporus* на зубных костях супраангулярный отросток шире и длиннее ангулярного отростка, вырезка между ними небольшая или отсутствует, а лабиальный отросток венечных костей с латеральной поверхностью зубной кости не соприкасается).

Необычнее остальных “сцелопорин” выглядят рогатые ящерицы, обитающие в пустынных и по-

лупустынных областях Северной и Центральной Америки. Для них характерны короткое рыло, гипертрофированная остеодермальная скульптура на костях крыши черепа и даже нижней челюсти, иногда преобразованная в костные шипы, субплевродонтные зубы, а также тенденция к утрате пластинчатых, угловых и слезных костей. Единственный род группы включает более 10 видов, для которых характерен значительный разброс состояний ряда признаков черепа (например, разная степень массивности чешуйчатых и предлобных костей, наличие или отсутствие пластинчатых и угловых костей, остеодермальных шипов и дополнительных вершинок на зубах). В природе рогатые ящерицы способны раздуваться, выбрызгивать из глаз капельки крови для отпугивания хищников и закапываться в песок на небольшую глубину.

Под *Desertiguana Alifanov, gen. nov.*

Н а з в а н и е рода от *desertus lat.* — пустынный и *Iguana*.

Т и п о в о й вид — *Desertiguana gobiensis sp. nov.*

Д и а г н о з. Ящерицы с черепом длиной 20–25 мм. На зубных костях меккелев канал закрыт щелевидно на протяжении примерно половины зубного ряда, короноидный отросток высокий и узкий; супраангулярный отросток заострен и доходит окципитально до уровня середины дорсального отростка венечных костей, он шире в основании более длинного супраангулярного отростка и отделен от него глубокой вырезкой. На венечных костях лабиальный отросток хорошо развит и налегает сверху на зубную кость, дорсальный отросток высокий и широкий, а ростромедиальный отросток укорочен и широкий. По высоте пластинчатые кости примерно в два раза меньше зубных костей. Зубы гиперплевродонтные по прикреплению. Их основания заужены в полтора — два раза по сравнению с уплощенной и рассеченной на три вершинки верхней частью. Серия конических зубов отсутствует. Базальная часть большинства зубов заметно или слегка расширена. На зубных костях расположено по 28 зубов.

В и д о в о й состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е. В отличие от большинства родов *Phrynosomatidae*, кроме современного *Phrynosoma* и ископаемых *Igua*, *Anchaurosaurus* и *Zapsosaurus*, *Desertiguana gen. nov.* обладает коротким и широким в основании супраангулярным отростком зубных костей, а также узким и удлиненным ангулярным отростком этих же костей (о его длине у *Anchaurosaurus* и *Zapsosaurus* можно судить по приведенным в первоописании изображениям). От представителей группы *Sceloporus* новый род дополнительно отличается обширной вырезкой заднего края зубных костей,

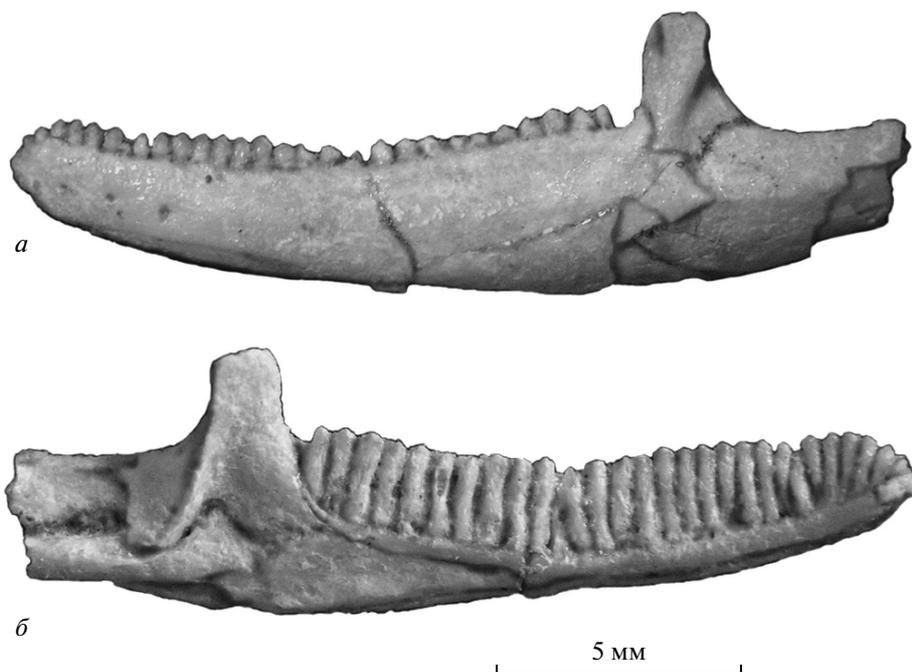


Рис. 2. *Desertiguana gobiensis* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 4487/9, фрагмент левой ветви нижней челюсти, лабиально (а) и лингвально (б); Монголия, Умнеговь аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, барунгойотская свита.

налеганием лабиального отростка венечных костей на боковую поверхность последних. В отличие от *Phrynosoma*, *Zapsosaurus* и *Igua*, он характеризуется многочисленностью зубов (кроме *Zapsosaurus*), а также высоким и узким в основании короноидным отростком зубных костей. *Desertiguana* gen. nov. отличается от *Igua*, *Anchaurosaurus* и *Zapsosaurus* расположением супраангулярного отростка зубных костей окципитальнее уровня середины дорсального отростка венечных костей, его заостренной формой, а также выраженным расширением базальной части основания зубов. Дополнительно от *Phrynosoma* новый род отличается протяженной зоной полного смыкания зубной кости вокруг меккелевого канала, гиперплевродонтными по прикреплению зубами и отчетливо трехвершинным строением их апикальной части, от *Igua* — более крупными общими размерами, укороченным ростромедиальным отростком венечных костей, узкой аддукторной ямой, немного более короткими и низкими пластинчатыми костями; от *Zapsosaurus* — более короткой дистанцией смыкания краев меккелевого канала, высокими и широкими основаниями зубов, менее выраженным расширением их апикальной части, а также массивной венечной костью; от *Anchaurosaurus* — меньшим числом зубов, их широкой и более низкой апикальной частью, а также отсутствием серии конических зубов.

Desertiguana gobiensis Alifanov, sp. nov.

Название вида — по пустыне Гоби.

Голотип — ПИН, № 4487/9, левая ветвь нижней челюсти без окципитального конца; Монголия, Умнеговь аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, барунгойотская свита, ?сантон—кампан.

Описание (рис. 2, 3, 4, б). Ящерицы сравнительно небольших размеров, с черепом длиной не более 25 см. Зубные кости изогнутые дугообразно по нижнему и верхнему краям, обладают небольшими и вытянутыми ростоокципитально симфизными фасетками. На внешней поверхности выражено четыре — пять губных отверстий, последнее из которых располагается на уровне середины зубного ряда. Края меккелева канала замыкаются щелевидно на протяжении чуть более половины зубного ряда, если не считать, что в симфизной области канал приоткрыт в виде ориентированного медиовентрально желобка на дистанции, занимаемой первыми десятью зубами. Фланг субдентального гребня узкий. Его ростральная часть немного шире окципитальной. В соответствии с общей формой кости, субдентальный гребень дугообразно изогнут. Кроме этого, на зубных костях короноидный отросток ориентирован вертикально, ангулярный отросток примерно в два раза уже в основании супраангулярного отростка, вырезка между ангулярным и супрангулярным отростками рострально доходит до уровня последнего нижнечелюстного зуба.

Дорсальный отросток венечных костей высокий, широкий в основании, расположен к оси ветви нижней челюсти под прямым углом. Лабиальный отросток этих костей отчетливо выражен; судя по следам прикрепления на зубной и надугловой костях, его ось имела незначительный наклон вперед, а контур вентрального края — округлую форму. Антеромедиальный отросток венечных костей по ширине примерно равен дорсальному, но значительно короче последнего. Медиоокципитальный отросток этих же костей широкий, разделен слабо выраженной U-образной вырезкой на дорсальную и вентральную части (их концы на образце подломаны). Медиальный гребень венечных костей тонкий по внешнему краю и дугообразно изогнут.

Наличие переднего супраангулярного отверстия на образце точно установить нельзя, но, скорее всего, ему соответствует выемка, сформированная на зубной кости ниже заднего края дорсального отростка венечной кости. Именно здесь у ящериц обычно выражено переднее супраангулярное отверстие.

Рострально пластинчатые кости доходят до уровня середины третьей четверти зубного ряда, а окципитально — до уровня заднего края дорсального отростка венечных костей. Кости прободены крупным альвеолярным отверстием, верхний край которого ограничен субдентальным гребнем.

Угловые кости небольшие и занимают вентральное положение. С лабиальной и лингвальной сторон они практически не видны. Аддукторные ямы щелевидные. Их дорсальный край, образованный надугловыми костями, массивнее вентрального фланга, в формировании которого принимают участие предсочленовые кости.

Зубы тесно сближены друг с другом. Некоторые из них незначительно дугообразно искривлены с направлением дуги назад. За край зубного гребня выступает примерно четвертая часть зубов. Верхняя половина или треть большинства зубов уплощается в апикальном направлении. Собственно апикальная часть зубов имеет трехвершинное строение. Центральный зубчик широкий, а боковые — более низкие и узкие, слабо отделены от центрального. Передняя дополнительная вершинка немного шире и ниже задней. Наибольшей высоты зубы достигают в центральной части ряда. Рострально они заметно уменьшены по высоте, а в симфизной области наклонены вперед. Наклон первых трех зубов очень большой.

Размеры в мм. Реконструируемая длина ветви нижней челюсти — 21; длина зубной кости — 15; высота ветви нижней челюсти на уровне центра венечной кости — 6; длина пластинчатой кости — 6; высота венечной кости лабиально (без лабиального отростка) и лингвально — 2.5 и 4; длина супраангулярного отростка зубной кости — 2;

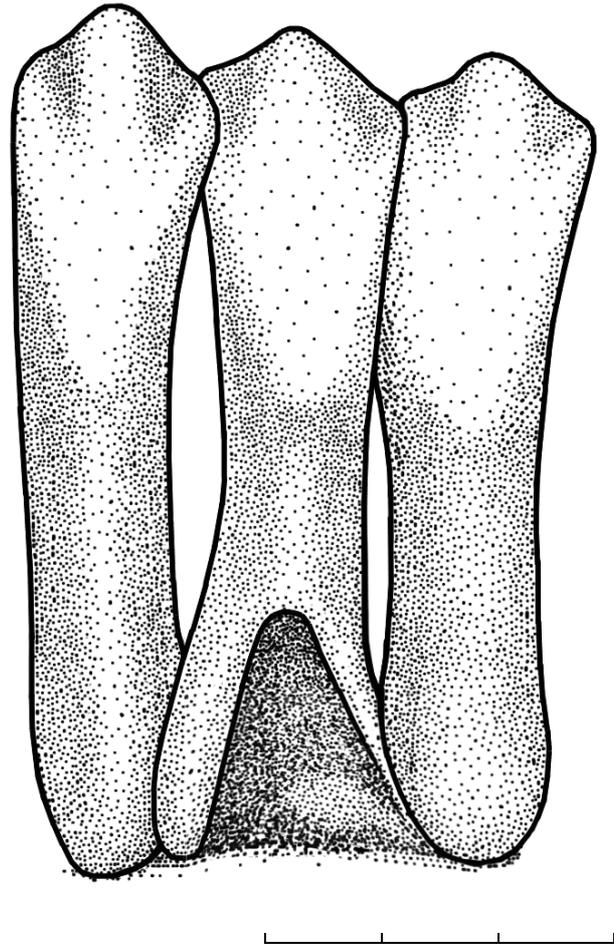


Рис. 3. *Desertiguana gobiensis* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 4487/9, 10-й (справа) — 12-й (слева) нижнечелюстные зубы, лингвально; Монголия, Умнеговь аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, барунгойотская свита. Длина масштабной линейки 3 мм.

длина ангулярного отростка зубной кости — 2.5; высота наиболее крупных зубов — 2.

М а т е р и а л. Голотип.

ОБСУЖДЕНИЕ

Семейство Phrynosomatidae, или “сцелопоринны”, в составе, близком к современному, предложил выделить Дж. Сэвидж (Savage, 1958), который разделял группу на “utiformes” (рогатые и песчаные ящерицы, а также *Uta*) и “urosaurinae” (группа *Sceloporus*). В этой конструкции спорным оказалось положение рогатых ящериц. Этеридж (Etheridge, 1964) предложил изъять последних из состава “сцелопорин”, заметив, что они соотносятся с песчаными ящерицами так же, как хамелеониды с агамидами. Однако В. Преш (Presch, 1969) вернулся к идее близкой связи двух групп. На этом этапе базальным членом всех “сцелопорин” стал рассматриваться род *Petrosaurus*, выде-

ленный из состава рода *Uta* (Etheridge, 1964; Etheridge, de Queiroz, 1988). Теперь он причислен (как и *Uta*) к группе *Sceloporus* (Wiens, 1993; Reeder, Wiens, 1996).

Этеридж (Etheridge, 1964) допускал связь “сцелопорин” и “тропидуриин”. С двумя последними группами он сближал род *Crotaphytus*, которого рассматривал в родстве с “игуанинами”. Идея близкой связи и даже наличия общего предка у сцелопорин и *Crotaphytus* высказывалась и ранее (Mittleman, 1942). По самым последним работам, *Phrynosomatidae* сближены с *Tropiduridae sensu* Frost, Etheridge, 1989 (Schulte et al., 2003) или представлены базальной группой таксонов *Iguanomorpha sensu* Алифанов, 2000 (Conrad, Norell, 2007) и *Iguania* (Conrad, 2008).

Противоречия в интерпретациях обусловлены не только различной полнотой используемых в анализе сведений или многочисленными проявлениями параллелизмов, но и недооценкой значения тех или иных остеологических признаков и их систем, наблюдаемых обычно в отсутствии палеонтологических данных. К числу последних относятся признаки строения нижней челюсти, способные пролить новый свет на родственные связи игуаноморф, а вместе с ископаемыми формами ввести в обсуждение фактор времени.

Морфологическое разнообразие нижнечелюстных структур у ящериц показывает, что оно консервативно для большинства инфраотрядов. В этом отношении наилучший пример – сцинкоморфы, типичные представители которых с юрского времени демонстрируют крупный ангулярный и короткий супраангулярный (иногда он не выражен) отростки заднего края зубных костей, а также налегание их короноидного отростка на латеральную поверхность венечной кости, обычно имеющей небольшой лабиальный отросток.

Вместе с тем, опыт предыдущих работ указывает на противоречивость интерпретации нижнечелюстных структур ящериц, с точки зрения их апоморфности или плезиоморфности. При этом наиболее спорно выглядит привлечение в качестве внешней группы *Sphenodon punctatus*, представителя таксона *Rhynchoccephalia*, эволюционировавшего параллельно *Squamata*. Кроме того, в ранних и современных работах, посвященных игуаноморфам, некоторые нижнечелюстные структуры описываются неточно, излишне кратко или просто игнорируются. Отчасти это объяснимо кажущимся отсутствием стабильности морфологических проявлений тех или иных признаков нижней челюсти у игуаноморф по сравнению с другими сопоставимыми с ними по разнообразию группами ящериц.

Ниже представлен сравнительно-морфологический анализ нижнечелюстных структур игуано-

морф и показано значение этой системы признаков для филогенетических реконструкций.

Среди игуаноморф отмечаются два варианта смыкания краев субдентального гребня и нижнего края зубной кости медиальнее меккелевых каналов. В одном случае формируется их шелевидное сближение или шовное соединение (признак A1), а в другом – срастание, проявляющееся уже на ранних стадиях онтогенеза (A2). Стабильность этих состояний наблюдается в палеонтологической летописи, что можно продемонстрировать, прежде всего, с помощью материалов из позднего мела Центральной Азии (A1 – *Igua minuta*, *Anchaurosaurus gilmorei*, *Zapsosaurus sceliphros* и *Desertiguana gobiensis* gen. et sp. nov.; A2 – *Polrussia mongoliensis* и *Xihaina aquilonia*). И тот, и другой варианты строения имеют тенденцию к удлинению зоны смыкания и сопряжены с ростральным укорочением пластинчатых костей, указывая на стабильный характер двух состояний. В этом свете представление о простой эволюционной последовательности обсуждаемых признаков друг по отношению к другу не может считаться очевидным.

Как уже отмечалось выше, для ящериц характерна тенденция к окципитальному удлинению зубных костей за счет всей кости или за счет ее супраангулярного или ангулярного отростков отдельно. Формально это удлинение может быть зафиксировано по расположению заднего края кости окципитальнее уровня середины дорсального отростка венечных костей или переднего супраангулярного отверстия. У игуаний обсуждаемое разрастание осуществляется двумя способами: дорсальнее переднего супраангулярного отверстия (таким образом может располагаться только супраангулярный отросток; данная особенность характерна для современных *Agamidae s.l.* и *Chamaeleonidae*, а также для их ископаемых родственников: Алифанов, 2000) или вентральнее его. Разнообразие строения заднего края зубных костей у диапсидных рептилий показывает, что архаичному состоянию соответствуют не длинные (как это нередко принимается), а короткие (т.е. не достигающие уровня переднего супраангулярного отверстия) зубные кости. Нередко у диапсид развивается только один из отростков, в результате чего зубные кости формируют скошенный задний край. Например, у динозавров скошенность достигается путем удлинения нижнего (*Theropoda*) или верхнего (*Ornithischia*) краев (отростков) зубных костей. По-видимому, исходным для них было зачаточное состояние этих отростков, что подразумевает отсутствие вырезок на заднем крае зубной кости (B0).

Биологический смысл образования и окципитального разрастания отростков зубных костей состоит в укреплении соединения последних с

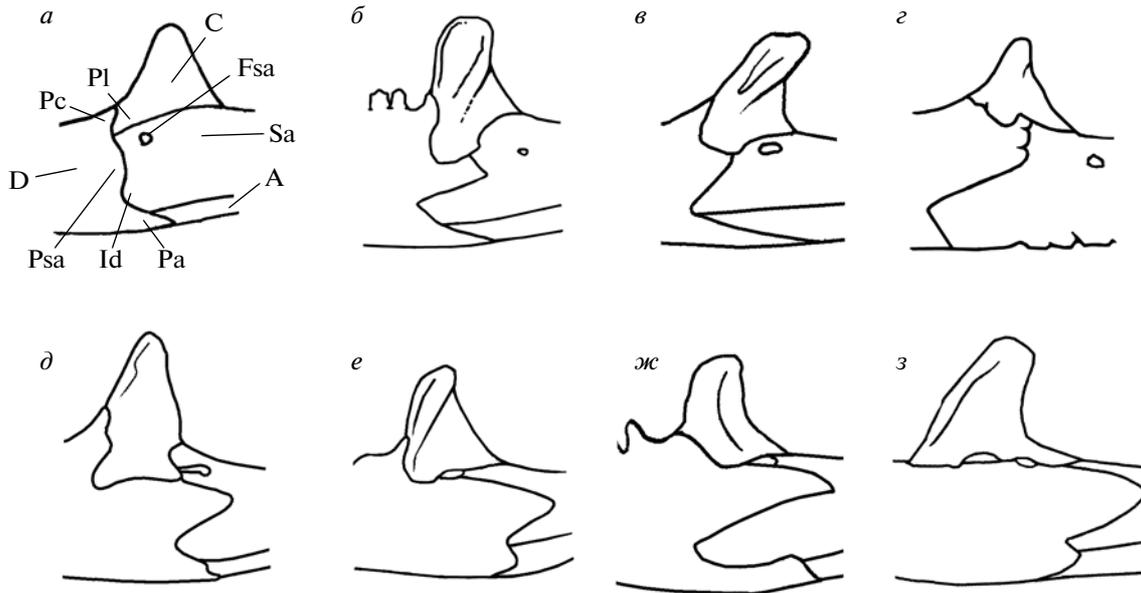


Рис. 4. Центральная часть левой ветви нижней челюсти с лабиальной стороны у ископаемых (а–в) и современных (г–з) представителей Iguanomorpha: а – *Polrussia mongoliensis* (?Corytophanidae), реконструкция по голотипу ZPAL, MgR – I/119; б – *Desertiguana gobiensis* gen. et sp. nov., реконструкция по голотипу ПИН, № 4487/9; в – *Igua minuta*, реконструкция по экз. ПИН, № 4487/8; г – *Phrynosoma coronata*; д – *Uma notata*; е – *Sceloporus magister* (Phrynosomatidae); ж – *Crotaphytus collaris* (Crotaphytidae); з – *Chalaradon madagascariensis* (Opluridae). Обозначения: А – угловая кость; С – венечная кость; D – зубная кость; Fsa – переднее супраангулярное отверстие; Id – вырезка заднего края зубной кости; Pa – ангулярный отросток; Pc – короноидный отросток; Pl – лабиальный отросток; Psa – супраангулярный отросток; Sa – надугловая кость. Не в масштабе.

костями постдентального блока в процессе совершенствования челюстного аппарата. Такую же роль играют угловые, пластинчатые и венечные кости (Алифанов, 2000).

У игуаноморф окципитально зубные кости преобразованы несколькими способами от исходного состояния, о котором говорилось выше. В одном случае между супраангулярным и ангулярным отростками выражена небольшая (B1) или глубокая (B2) вырезка, а сами отростки имеют три варианта сочетания их состояний: 1 – короткий супраангулярный отросток, который не пересекает уровня переднего супраангулярного отверстия (C0) и более длинный ангулярный отросток (D1), 2 – примерно равные по длине и пересекающие уровень переднего супраангулярного отверстия ангулярный и супраангулярный отростки (C1, D1), 3 – значительное преобладание по длине и высоте супраангулярного отростка (C2) над ангулярным (D1).

Еще один признак – короноидный отросток зубных костей. Его отсутствие – архаичное (E0), а наличие – продвинутое (E1) состояние.

Лабиальный отросток венечных костей демонстрирует веер состояний, при которых он либо отсутствует (F0), либо развит зачаточно (F1), либо налегает на зубную кость с образованием небольшой (F2) или значительной (F3) площади контакта.

Особенности строения зубных и венечных костей игуаноморф могут быть использованы для проверки прежних и построения новых гипотез родства входящих в их состав групп и семейств. В числе доступных для критики примеров можно указать на предположение о близости позднемиоценовых *Polrussia mongoliensis* и *Igua minuta* друг с другом (Алифанов, 2000; Gao, Norell, 2000; Conrad, Norell, 2007) или с Opluridae и Tropiduridae (Conrad, Norell, 2007) вместе и по отдельности, а также среднемиоценового *Armandisaurus explorator* из Северной Америки (Norell, de Queiroz, 1991) с современными Iguanidae s.str. С точки зрения данных о строении нижней челюсти, *P. mongoliensis* (рис. 4, а) проявляет близость с Corytophanidae (морфотип A2, B2, C1, D1, E1 и F0/1; рис. 4, ж), а *Armandisaurus explorator* – с современным *Leiocephalus* (морфотип A2, B1, C2, D1, E0 и F3).

Комплекс признаков A1, B2, C0, D1, E1 и F2, отмечаемый у ископаемых *Desertiguana gobiensis* gen. et sp. nov. (рис. 2, 4, б), *Igua minuta* (рис. 4, в), *Anchaurosaurus gilmorei* и *Zapsosaurus sceliphros*, характерен и для современных видов рода *Phrynosoma* (рис. 4, г), отчего все последние формы мы предлагаем включить в отдельную группу, аналогичную группе *Sceloporus*. В составе этой группы, которую далее мы будем называть группой *Phrynosoma*, современная форма занимает обособленное положение, а ископаемые виды близки друг к другу по протяженной зоне смыка-

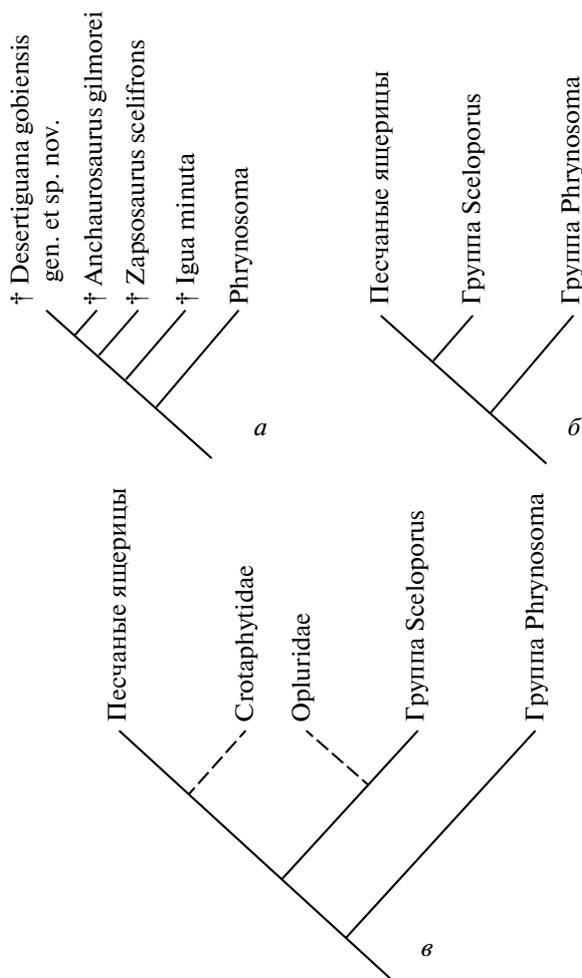


Рис. 5. Реконструкция родственных связей некоторых таксонов игуаноморф (объяснения даны в тексте): *a* – *Desertiguana gobiensis* gen. et sp. nov. в составе группы Phrynosoma, *б, в* – групп семейства Phrynosomatidae sensu Etheridge et de Queiroz, 1988 отдельно (*б*) и с включением семейств Crotaphytidae и Opluridae (*в*).

ния краев зубных костей, гиперплевродонтизм по прикреплению и отчетливо трехвершинным зубам. Среди ископаемых форм виды *Desertiguana gobiensis* gen. et sp. nov. и *Anchaurosaurus gilmorei* допустимо сблизить друг с другом из-за общего для них высокого основания зубов, тогда как *Iguana minuta* может быть рассмотрен в базальном положении, поскольку уклоняется от остальных расширенными аддукторными ямами, низкими пластинчатыми костями и небольшим числом зубов (рис. 5, *a*).

Важно заметить, что по сочетанию признаков A1, B2, C1, D1, E1 и F2 песчаные ящерицы (рис. 4, *д*) проявляют сходство с Crotaphytidae (рис. 4, *ж*), а группа Sceloporus (морфотип A1, B1, C2, D1, E1 и F0/1; рис. 4, *е*) имеет значительное морфологическое сходство с Opluridae (морфотип

A1, B1, C2, D1, E0 и F0/1; рис. 4, *з*). Морфотипы группы Sceloporus также соответствует *Parasaurogmalus olseni* из нижнего эоцена Северной Америки (иногда эта форма интерпретируется архаичным представителем всех игуаноморф: Estes, 1983).

В целом, представленные данные не противоречат тому, что Phrynosomatidae sensu Frost et Etheridge, 1989 включают представителей с тремя различными морфотипами нижней челюсти, один из которых принадлежит группе Phrynosoma (рис. 5, *б*). На ее базальное положение по отношению к другим группам указывают укороченное состояние супраангулярного отростка зубных костей, а также отсутствие связи теменной и заглазничных костей при сохранении крупных заднелобных костей, что наблюдается у *Iguana minuta* (выявляется с помощью экз. ПИН, № 4487/8; рис. 1, *в*) и, возможно, было свойственно другим поздне меловым формам. Последний признак уникален для известных современных игуаноморф, поскольку у них заднелобные кости либо полностью редуцированы, либо сохраняются рудиментарно в виде бумерангообразного по форме элемента.

Возможно, новые филогенетические исследования позволят рассмотреть группу Phrynosoma в качестве базальной для игуаноморф, объединенных по признаку A1 (шовное соединение зубной кости вокруг меккелева канала). В этом случае могли бы быть пересмотрены родственные связи других групп Phrynosomatidae sensu Frost et Etheridge, 1989. Например, песчаных ящериц, как было показано выше, допустимо сблизить с Crotaphytidae, а группу Sceloporus – с Opluridae (рис. 5, *в*). В такой схеме группе Phrynosoma может быть придан статус самостоятельного семейства, что согласуется с ее морфологическим своеобразием и древностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алифанов В.Р. Ящерицы семейств Priscagamidae и Norolosegidae (Sauria, Iguania): филогенетическое положение и новые представители из позднего мела Монголии // Палеонтол. журн. 1996. № 3. С. 100–118.
- Алифанов В.Р. Макроцефалозавры и ранние этапы эволюции ящериц Монголии. М: ГЕОС, 2000. 126 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 272).
- Алифанов В.Р. Ящерицы семейства Arretosauridae Gilmore, 1943 (Iguanomorpha, Iguania) из палеогена Монголии // Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 80–87.
- Borsuk-Białynicka M., Alifanov V.R. First asiatic “iguaniid” lizards in the late Cretaceous of Mongolia // Acta Palaeontol. Pol. 1991. V. 36. № 3. P. 325–342.
- Conrad J.L. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 2008. V. 310. 182 p.
- Conrad J.L., Norell M.A. A complete Late Cretaceous iguanian (Squamata, Reptilia) from the Gobi and identification

- of a new iguanian clade // Amer. Mus. Novit. 2007. № 3584. P. 1–47.
- Estes R.* Sauria terrestria, Amphisbaenia // Handbuch der Paläoherpetologie. T. 10A. Stuttgart, N.Y.: G. Fischer Verlag, 1983. 249 p.
- Etheridge R.* The skeletal morphology and systematic relationships of sceloporine lizards // Copeia. 1964. № 4. P. 610–631.
- Etheridge R., de Queiroz K.* A phylogeny of Iguanidae // Phylogenetic relationships within lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp / Eds. Estes R., Pregill G. K. Stanford: Univ. Press, 1988. P. 283–367.
- Frost D.R., Etheridge R.* A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata) // Misc. Publ. Mus. Natur. Hist. Univ. Kansas. 1989. № 81. P. 1–65.
- Frost D.R., Etheridge R., Janies D. et al.* Total evidence, sequence alignment, evolution of polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania) // Amer. Mus. Novit. 2001. № 3343. P. 1–38.
- Gao K., Hou L.* Iguanians from the Upper Cretaceous Djadochta formation, Gobi Desert, China // J. Vertebr. Paleontol. 1995. V. 15. № 1. P. 57–78.
- Gao K., Hou L.* Systematics and taxonomic diversity of squamates from the Upper Cretaceous Djadochta formation, Bayan Mandachu, Gobi Desert, People's Republic of China // Can. J. Earth Sci. 1996. V. 33. № 4. P. 5785–5798.
- Gao K., Nessov L.A.* Early Cretaceous squamates from the Kyzylkum desert, Uzbekistan // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1998. Bd 207. S. 289–309.
- Gao K., Norell M.A.* Taxonomic composition and systematics of late Cretaceous lizard assemblages from Ukhaa Tolgod and adjacent localities, Mongolian Gobi Desert // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 2000. V. 249. 118 p.
- Mittleman M.B.* A summary of the iguanid lizard genus *Urosaurus* // Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ. 1942. V. 91. № 2. P. 105–181.
- Norell M.A., de Queiroz K.* The earliest iguanine lizard (Reptilia: Squamata) and its bearing on iguanine phylogeny // Amer. Mus. Novit. 1991. № 2997. P. 1–16.
- Presch W.* Evolutionary osteology and relationships of the horned lizard genus *Phrynosoma* (family Iguanidae) // Copeia. 1969. № 2. P. 250–275.
- Reeder T.W., Wiens J.J.* Evolution of the lizard family Phrynosomatidae as inferred from diverse types of data // Herpetol. Monogr. 1996. № 10. P. 43–84.
- Savage J.M.* The iguanid lizard genera *Urosaurus* and *Uta* with remarks on related genera // Zoologica. 1958. V. 43. № 2. P. 41–54.
- Schulte J.A., Valladares J.P., Larson A.* Phylogenetic relationships within Iguanidae inferred using molecular and morphological data, and a phylogenetic taxonomy of iguanian lizards // Herpetologica. 2003. V. 59. № 4. P. 399–419.
- Wiens J.J.* Phylogenetic relationships of phrynosomatid lizards and monophyly of the *Sceloporus* group // Copeia. 1993. № 2. P. 287–299.

***Desertiguana gobiensis* gen. et sp. nov., a Lizard (Phrynosomatidae, Iguanomorpha) from the Upper Cretaceous of Mongolia**

V. R. Alifanov

A new lizard, *Desertiguana gobiensis* gen. et sp. nov., is described based on a left mandibular fragment from the Upper Cretaceous of Mongolia. Comparative analysis of mandibular structures shows that it belongs to the family Phrynosomatidae sensu Frost et Etheridge, 1988. Some questions of relationships of this family with other Iguanomorpha (Iguanidae sensu lato) are discussed.

Keywords: Iguania, Iguanomorpha, Phrynosomatidae, lizards, Upper Cretaceous, Baruungoyot Formation, Mongolia