

*На правах рукописи*



АЛИФАНОВ Владимир Рудольфович

**ЯЩЕРИЦЫ (LASCERTILIA) МЕЗОЗОЯ И РАННЕГО  
КАЙНОЗОЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ**

Специальность 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание учёной степени  
доктора биологических наук

**Москва – 2019**



## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность работы.** Ящерицы – одна из самых крупных и широко распространённых групп современных пресмыкающихся. Её разнообразие давно привлекает к себе внимание биологов разных специальностей. Не раз ящерицы оказывались в центре обсуждения различных научных проблем, в том числе связанных с построением классификации тетрапод. При изучении собственно ящериц исследователи часто указывают на трудности в связи с параллелизмами, охватывающими практически все системы их органов. Вместе с тем ресурс морфологических данных, которые несут в себе представители группы, до конца ещё не исчерпан, даже в отношении таких ключевых и сравнительно легко доступных для изучения систем, как череп, нижняя челюсть и зубная система.

Очевидно, что большие возможности для развития представлений на эволюцию ящериц открывают ископаемые данные. Долгое время палеонтология слабо влияла на теоретические проблемы из-за редкости и фрагментарности находок (небольшие общие размеры и облегчённый скелет, свойственные представителям группы, определяют быстрое посмертное разрушение и снижают вероятность захоронения). В последние годы ситуация существенно изменилась благодаря активности и широкой географии поисков. На общем фоне выделяются находки ископаемых ящериц из Монголии. В этой стране они многочисленны, нередко представлены в виде черепов и скелетов, имеют большое таксономическое разнообразие и широкий диапазон возрастов, позволяя подойти к решению ряда актуальных и выходящих за частные рамки задач. Кроме переосмысления деталей классификации группы, материалы из Монголии в совокупности с данными из прилегающих стран перспективны для определения деталей фаунистических связей Центральной Азии в мелу и палеогене, биостратиграфических корреляций и палеоэкологических заключений. Последним задачам соответствуют такие свойства ящериц, как высокие темпы эволюции, быстрая приспособляемость к локальным биотопам и зависимость разнообразия от условий среды.

В целом ископаемые ящерицы Монголии позволяют охарактеризовать реальный ход эволюции обсуждаемой группы в эпохи её активного становления на относительно небольшой территории. Возможность исследований подобного рода где-либо ещё внутри и за пределами Азии пока отсутствует.

**Цель и задачи исследования.** Диссертация посвящена реконструкции истории ящериц на территории Центральной Азии. Под последним названием имеется в виду и современный географический регион, из которого происходит большое количество ископаемых форм, и древний континент, существовавший в течение второй половины мезозоя и в самом начале кайнозоя. Главная цель была достигнута через решение изложенных ниже практических и теоретических задач:

- характеристика ключевых морфологических особенностей черепа у современных и ископаемых форм, а также оценка их значения для построения адекватного установленному разнообразию группы варианта её классификации;

- сбор, описание новых и обзор известных ископаемых форм из Монголии, России и стран Средней Азии;

- реконструкция этапов формирования разнообразия на территории Центральной Азии в течение мела и палеогена;

- определение зависимости хода изменений разнообразия от биотических и абиотических факторов;

- выяснение роли Центральной Азии в происхождении и распространении крупных таксонов.

**Авторский вклад в работу.** В основу диссертации положено изучение коллекции ископаемых ящериц, собранных на территории Монголии полевыми отрядами ССМПЭ/СРМПЭ. Автор установил большое число новых таксонов, которые позволили расширить представления о донеогеновом разнообразии группы. При реконструкции родственных связей он использовал ряд новых признаков систем и мало обсуждаемые виды параллелизмов, построив собственный вариант макроклассификации с учётом данных неонтологии и палеонтологии. Впервые определены фаунистические этапы эволюции ящериц в Центральной Азии, охарактеризованы факторы, влиявшие на их смену, а также основные направления географического распространения.

**Местонахождения и материал.** Работа основана на изучении ископаемых ящериц из фондов Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН. По количеству образцов эта коллекция является одной из самых крупных в мире. Она примечательна также таксономическим разнообразием, уникальностью ряда сборов и высоким качеством сохранности некоторых находок.

Большинство материалов происходит из разновозрастных местонахождений Монголии: раннемеловых (например, Татал, Хобур), позднемеловых (Тугрикийн-Ширэ, Хермин-Цав, Хульсан, Цаган-Хушу, Нэмэгэту, Гурилийн-Цав) и палеогеновых (Цаган-Сайр, Цаган-Хушу, Хайчин-Ула II, III, Хоер-Дзан, Эргилийн-Дзо).

Значительный вклад в пополнение коллекций ископаемых ящериц внёс Южно-Гобийский отряд ССМПЭ и его руководитель – кбн В.Ю. Решетов. В попутных поисках принимали участие многие отряды ССМПЭ/СРМПЭ, возглавляемые кбн Н.Н. Бахуриной, кбн Ю.М. Губиным, кбн Е.Л. Дмитриевой, кбн А.А. Карху, кбн С.М. Курзановым, дбн Е.Н. Курочкиным, и др. Специальные поиски на ряде продуктивных местонахождений в 1992, 1999 и 2003 гг. проводил Палеогерпетологический отряд СРМПЭ под руководством автора диссертации.

Автор также имел возможность непосредственно ознакомиться с материалами, добытыми Польско-Монгольской палеонтологической экспедицией в Южной Монголии, в фондах Института палеобиологии ПАН (Варшава) в 1989 и 2008 гг., а также с коллекцией юрско-раннемеловых ящериц Южной Англии, хранящейся в Музее естественной истории (Лондон), в 1994 г. Некоторые образцы из фондов Зоологического института РАН для ознакомления предоставил кбн И.Г. Данилов. Большой массив данных учитывался по литературным источникам.

**Методы исследования.** В работе применялся широкий ряд общих и специальных методов. При классификационных построениях использован подход, практикующийся в рамках эволюционной таксономии. Он подразумевает эмпирическое выделение ключевых морфологических структур, анализ иерархии признаков или признаковых комплексов, соответствующих порядку их развёртывания в эволюции таксона, построение семогенетических схем и реконструкцию филогенетических связей в согласовании с классификационными конструкциями. В качестве существенной обозначена проблема параллелизмов. Их форма, имеющая регулярный характер проявления, использована как основа для определения числа и составов таких ключевых для ящериц макротаксонов, как инфраотряды. Для некоторых краниологических комплексов проводился морфо-функциональный анализ. Итоги подобного рода исследований позволяют оценить глубину хиатусов сравниваемых групп (при построении естественной классификации это также важно, как и оценка родства по сходству).

При характеристике ископаемых ассоциаций ящериц за единицу их структуры выбрано семейство, которому свойственен устойчивый комплекс скелетных признаков, обычно дополняемый значительным внутригрупповым разнообразием и широким распространением. Сравнение близко- и разновозрастных ассоциаций друг с другом производилось с помощью списков таксонов, таблиц и графиков. Подъёмы и спады разнообразия рассматривались с точки зрения влияния на них биотических и абиотических факторов.

Ряд проблем морфологии, палеозоогеографии и биостратиграфии континентального мела Центральной Азии потребовал обсуждения данных по динозаврам и ископаемым змеям.

**Научная новизна.** Работа содержит разнообразные новые сведения по морфологии, систематике, экологии, геологическому и географическому распространению ящериц в Центральной Азии. Столь широкий охват данных ранее в исследованиях по ископаемым ящерицам не проявлялся.

При обсуждении проблем эволюции ящериц учтена такая сложная морфо-физиологическая адаптация, как кинетизм черепа. Особенности этой системы (амфикинетизм), ключевой для данной группы, позволяют аргументированно представить её монофилетическим таксоном, что расходится с текущими представлениями. Ряд признаков комплексов черепа, нижней челюсти и зубов впервые охарактеризован морфо-типологически или упорядочен с точки зрения этого подхода. В работе использована авторская классификация ящериц, которая построена на основе эволюционно-таксономических установок, не практикующихся в современных исследованиях. Конкретно классификация содержит 23 таксона группы отряда (9 предложено автором) и более 60 семейств (15). В обзоре представлены диагнозы и синонимика 95 (45) видов из Монголии и стран СНГ.

По изученным материалам установлены основные этапы эволюционного разнообразия, которые ящерицы прошли на территории Центральной Азии, предложены уточнения возраста ключевых фаун наземных тетрапод мела Монголии, отмечена зависимость подъёмов и падения разнообразия ящериц от биоценотических перестроек и изменения климатических условий, оценена роль Центральной Азии в географическом распространении группы, а также обоснована гипотеза её происхождения в Афралавразии.

### **Основные защищаемые положения:**

1. По рецентным и ископаемым данным выявлены ключевые для классификации ящериц остеологические комплексы. В качестве последних выступают особенности строения височных дуг, нёбного отдела, нижней челюсти, зубов, включая, прежде всего, способ их прикрепления, и остеодермального покрова.

2. Остеологические данные, рассмотренные с учётом разнообразия их проявления как у современных, так и вымерших видов, позволяют построить морфо-типологическую классификацию макротаксонов ящериц. По ней группа принята отрядом Lacertilia, который разделён на два подотряда и шесть инфраотрядов: Anguimorpha, Scincomorpha, Lacertognatha (Scincogekkonomorpha); Iguanota, Chamaeleomorpha, Agamognatha (Iguania). Инфраотряды включают 14 микроотрядов, объединяющие более 60 вымерших и современных семейств.

3. Эволюция ящериц на территории Центральной Азии в течение мезозоя и раннего кайнозоя проходила в виде трёх различных по составу и доминирующим группам этапов: юрско–раннемелового (доминирующая группа – Scincomorpha), позднемелового (Chamaeleomorpha) и палеогенового (Agamognatha).

4. Донеогеновое разнообразие ящериц в Центральной Азии формировалось на фоне изменений климата и биоценотических перестроек. Совмещение благоприятных условий привело к подъёмам разнообразия группы в апт–альбе, в среднем кампане и палеогене.

5. Разнообразие ящериц на территории Центральной Азии складывалось под действием фаунистических изоляций и связей. Изоляции в раннем мелу, а также в сантоне–кампане привели к появлению наибольшего числа эндемичных групп. Ощутимый вклад в состав разнообразия внесли Северная Америка и Юго-Восточная Азия. Связи фаун этих территорий с Центральной Азией в позднем мелу и палеогене имели неоднократный и, предположительно, одновременный характер. В палеогене впервые сложились связи Центральной Азии с Индостаном и Европой.

**Теоретическое и практическое значение.** Некоторые результаты исследования важны для совершенствования методов построения классификации ящериц и тетрапод в целом. Данные о развитии разнообразия ящериц в Центральной Азии могут быть учтены при анализе разнообразия группы на других территориях, где ископаемые материалы бедны. Уточнения, касающиеся определения возраста ассоциаций ящериц Центральной Азии, важны при обсуждении про-

блем биостратиграфии мела Монголии и прилегающих стран. Работа вносит множество новых деталей в развитие представлений на эволюцию биоты Центральной Азии в мелу и раннем кайнозое. Реконструкции донеогеновых палеозоогеографических связей Центральной Азии позволяют описать место происхождения и направление расселения не только ящериц, но и других групп пресмыкающихся. Исследование ведёт к пониманию ценности современных таксонов, что важно для организации охранных мероприятий. Многие представленные в нём данные могут быть использованы в учебниках и руководствах по зоологии, палеонтологии, биогеографии и герпетологии.

**Апробация работы и публикации.** Отдельные положения диссертации изложены на семинарах сектора позвоночных в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН, на морфологическом семинаре кафедры зоологии позвоночных МГУ (2012 г.) и на семинаре лаборатории герпетологии ЗИН (2014). Результаты докладывались также на 2-й Всероссийской конференции «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, 2014 г.), на 6, 7 и 8-м Всероссийских совещаниях «Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии» (Владивосток, 2014 г., Феодосия, 2016 г., Белгород, 2018 г.), на 6-м съезде Герпетологического общества (Пушино, 2015) и на конференциях «Палеострат-2014, 2015, 2017». Имели место выступления на международных мероприятиях: на 3-м Мировом конгрессе герпетологии (Прага, 1997 г.), на конференциях, посвящённых местонахождению Мессель в Дармштадте (1991 г.) и юбилеям ССМПЭ (1989, 2009, 2014 гг.).

По теме диссертации заявлено 46 опубликованных работ. Из них на рецензируемые российские и иностранные журналы приходится 23 статьи. Часть результатов оформлена в виде одной персональной и серии глав в двух коллективных монографиях. Ряд публикаций представлен в научно-популярном виде.

**Структура и объём работы.** Диссертация изложена на 547 страницах, включая иллюстрации в виде рисунков (181) и фототаблиц (31). Она состоит из разделов: “Оглавление”, “Введение”, шести глав, “Заключение и выводы”, “Список литературы”, “Приложение 1” (данные по местонахождениям) и “Приложение 2” (фототаблицы и подписи к ним)”. Список литературы включает 624 наименования (более двух третей из них на иностранных языках). По структуре автореферат и диссертация соответствуют друг другу.

**Благодарности.** Исследование инициировано академиком Л.П. Татариновым. За полезные советы и обсуждение промежуточных результатов автор признателен акад. А.В. Лопатину, дбн И.А. Вислобковой, дбн И.В. Новикову, дбн В.Б. Суханову, кбн А.Г. Сенникову, кбн Т.А. Тумановой, А.С. Раутиану (ПИН РАН), кбн В.Ф. Орловой (Зоомузей МГУ), дбн Н.Н. Иорданскому (ИПЭЭ РАН) и дбн С.В. Савельеву (НИИ морфологии человека РАН). Следует отметить доброжелательность и готовность к взаимодействию проф. М. Борсук-Бялыницкой (Институт палеобиологии ПАН). Автор благодарен академику Р. Барсболду и многим коллегам из Геологического института и Монгольского палеонтологического центра МАН за плодотворное сотрудничество в полевых исследованиях и обсуждение их итогов.

Работа поддерживалась грантами Президента РФ для ведущей научной школы академика Л.П. Татарина № 00-15-97754, НШ-1840-2003.4, НШ-6228.2006.4 и РФФИ (№ 13-05-00302, 16-05-00408, и др.).

## **ГЛАВА I. ОСНОВНЫЕ КОНСТРУКТИВНЫЕ И ТИПОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЧЕРЕПА, НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ И ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ ЯЩЕРИЦ**

**Височные окна и дуги.** Ящериц принято рассматривать в составе отряда Squamata частью класса Dipasida. Несмотря на такую классификацию, примеров анатомически выраженного диапсидного типа строения крыши черепа у ящериц нет, в отличие от парапсидного и анапсидного состояний и их редких модификаций: постпарапсидности (разрыв связи передней и задней части височных дуг после образования верхнего височного окна) и предположительной постапсидности (утрата той же связи на исходной дофенестрационной стадии). Разнообразие вариантов фенестрации крыши черепа у ящериц наряду с мнением о вторичном формировании нижних височных дуг у Sphenodontidae [Whiteside, 1986; Evans, Jones, 2010] позволяют усомниться в приписываемой ящерицам и лепидозаврам в целом исходной типологической диапсидности.

Строение височных дуг у ящериц обнаруживает только два типа: *цинкогеккономорфный* и *игуаниевый*. Они отличаются по изгибу заднего конца чешуйчатой кости: вентральному или медиальному соответственно. Последнее состояние предполагает уплощение заднего конца отмеченной кости и постоянное наличие верхних височных окон.

**Череп ящериц как кинетическая конструкция.** Ключевая особенность ящериц – *амфикинетизм*. Под ним понимается способность максиллярного сегмента проворачиваться относительно затылочного по метакинетической оси подвижности, проходящей через зоны контактов затылочных отростков мозговой капсулы с теменной, чешуйчатыми, надвисочными и квадратными костями, что дополняется мезокинетической осью, совпадающей с лобно-теменным швом. Амфикинетизм придаёт подвижность верхней челюсти, позволяет амортизировать рывки небольшой по размеру добычи и регулировать её положение в челюстях [Иорданский, 1966, 1990а, б].

Функционирование кинетического челюстного аппарата поддерживается системой челюстных мышц. У ящериц среди них отчетливо выделяется группа мышц-протракторов (*m. levator pterygoidei* и *m. protractor pterygoidei*), поднимающих верхнюю челюсть. Наиболее крупными являются аддукторы нижней челюсти: наружный аддуктор (*m. adductor mandibulae externus*) и ложновисочный мускул (*m. pseudotemporalis*). Кроме приведения нижней челюсти, наружный аддуктор имеет сильную ретракционную составляющую, которая передаётся на нёбные стержни крыловидным мускулом (*m. pterygoideus*) и напрягает верхнюю челюсть навстречу нагрузке. Ложновисочный мускул оказывает противоположный ретракции протракционный эффект.

Векторный анализ кинетической модели на стадии статического равновесия, при котором челюсти неподвижно сжимают расположенный между ними объект (добычу), показывает: равновесие всегда достигается суммарным действием дорсальных аддукторов. Его произвольные смещения способствуют поиску оптимального положения добычи в челюстях и достижению необходимой силы для её сжатия.

Вторичный отказ от амфикинетизма произошёл у хамелеонов, у которых, тем не менее, сохраняется повышенная подвижность квадратной кости – *гиперстрептостилия*. В таком черепе оба дорсальных аддуктора оказывают одинаковое ретрагирующее действие на квадратно-мандибулярную систему, компенсирующееся протрагирующим действием крыловидного мускула (проявляется вместе с ослаблением квадратно-птеригоидной связи). Особый протракционно-ретракционный антагонизм обеспечивает хамелеонам возможность произвольных продольных движений нижней челюсти, в том числе необходимых при выбросе и втягивании специализированно длинного языка в процессе захвата им добычи.

Челюстной аппарат ящериц представляется сложной и уникальной морфо-физиологической системой. При этом она не может быть прямо связана с другими формами кинетизма, известными у сквамат (акинетизм у амфисбен и гиперкинетизм у змей). Переход от амфикинетизма к гиперкинетизму, который оснащен иными зонами подвижности и иным спектром функциональных возможностей, нацеленных в целом на захват, удержание и проглатывание крупной добычи, можно представить только через стадию деспециализации первого, что равносильно принятию гипотезы о происхождении амфи- и гиперкинетизма от неспециализированного состояния. Сказанное допускает возможность происхождения змей и ящериц, а также, видимо, амфисбен от неспециализированного по типу кинетизма предка.

**Типология нёбного комплекса.** Кинетизм позволяет облегчить конструкцию черепа при сохранении её прочности. К преобразованиям подобного рода относится фенестрация нёбного комплекса с помощью инфраорбитальных окон. У ящериц нами отмечается два основных её варианта: *платинотопалатинарность* и *диплоглоссопалатинарность* (названия произведены от таксонов *Platynota* и *Diploglossa* в составе *Anguimorpha*, которым эти состояния свойственны). Первый тип формируется без участия в обрамлении инфраорбитальных окон верхнечелюстной кости из-за связи расположенных медиальнее её супрадентального гребня латеральных отростков наружной крыловидной и нёбной костей (рис. 1, а). Для второго типа характерно участие в обрамлении края инфраорбитальных окон верхнечелюстной кости, что всегда сопровождается смещением на дорсальную поверхность её супрадентального гребня медиальных отростков нёбной и наружной крыловидной костей. Последние обычно утрачивают связь друг с другом (рис. 1, б).

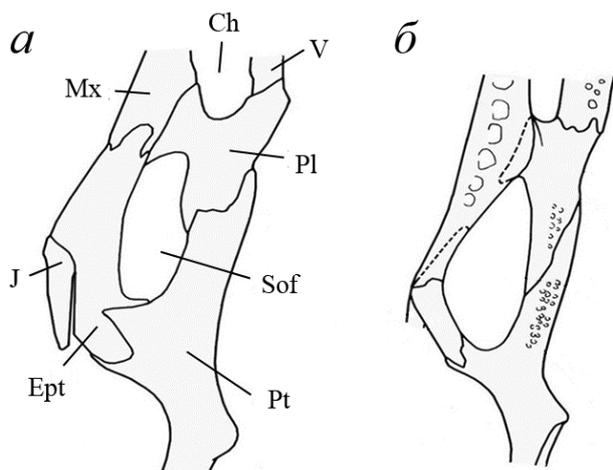


Рисунок 1 – Основные типы фенестрации нёба у ящериц: а – платинотопалатинарный (*Varanus griseus*), б – диплоглоссопалатинарный (*Pseudopus apodus*). Обозначение костей: Ept – наружнокрыловидная, J – скуловая, Mx – верхнечелюстная, Pt – нёбная, Pt – крыловидная, V – сошник; обозначение отверстий: Ch – хоана, Sof – инфраорбитальное окно

**Нижняя челюсть.** Ветвь нижней челюсти можно представить в виде сжатого с боков стержня, сформированного из трёх групп костей с различной функциональной ролью. Зубная и пластинчатая кости представляют собой рабочий блок. К постдентальному блоку относятся обычно срастающиеся друг с другом сочленовная, предсочленовная и надугловая кости. Через него на зубную кость передаётся значительная часть усилия челюстных аддукторов. Угловые, венечные и нередко пластинчатые кости укрепляют связь друг с другом двух основных блоков. Роль венечных костей у ящериц осложнена тем, что к их высокому дорсальному отростку крепится обширный венечный апоневроз, принимающий на себя значительную часть волокон наружного аддуктора. Это обстоятельство требует укрепления прочности связи самих венечных костей с ветвями нижней челюсти, что нередко происходит путём образования лабиального отростка.

Разнообразно строение деталей зубных костей. Последние иногда могут приобретать трубчатое (тубулярное) строение. На окципитальном крае зубных костей обнаруживается три отростка: короноидный, ангулярный и супраангулярный. В разных группах они имеют разное развитие и положение.

Особенности строения венечных и зубных костей позволяют выделить шесть типов строения нижней челюсти.

*Ангвиморфный тип* (рис. 2, а). Лабиальный отросток венечных костей налегает на зубную кость. Короноидный отросток зубных костей выражен, ангулярный и супраангулярный отростки этих костей за центр венечной кости или переднего супраангулярного отверстия обычно не распространяются. Между ангулярным или супраангулярным отростками может быть сформирована глубокая вырезка.

*Сцинкоморфный тип* (рис. 2, б). Супраангулярный отросток зубных костей зачаточный или отсутствует, а ангулярный отросток широкий в основании и часто удлинённый. Короноидный отросток этих же костей обычно развит и налегает на латеральную поверхность лабиального и (или) дорсального отростка венечных костей.

*Лацерто-геккотовый тип.* Характеризуется отсутствием короноидного отростка и наличием крупного ангулярного отростка зубных костей. Последний обычно пересекает уровень переднего супраангулярного отверстия. Венечные кости несут лабиальный отросток, который налегает на латеральную поверхность зубной кости. Между ангулярным или супраангулярным отростками нередко имеет место глубокая вырезка.

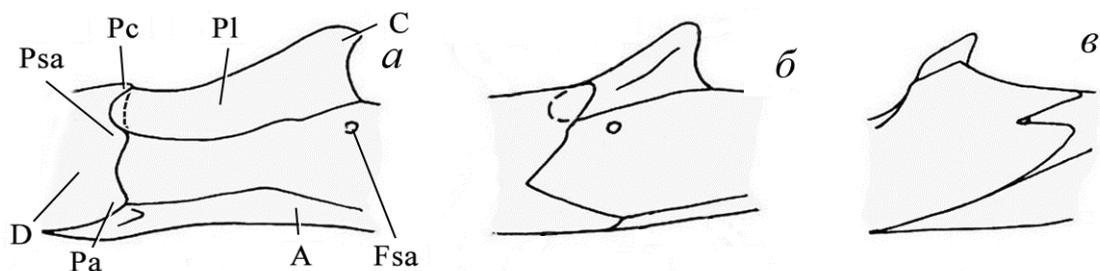


Рисунок 2 – Некоторые типы строения нижней челюсти у ящериц: *a* – ангиморфный (*Varanus griseus*, *Varanidae*); *б* – сцинкоморфный (*Eumeces schneideri*, *Scincidae*); *в* – агамо-хамелеоморфный (*Uromastix aegyptia*, *Uromastycidae*). Обозначения: А – угловая кость, С – венечная кость, D – зубная кость, Fsa – переднее супраангулярное отверстие, Pa – ангулярный отросток, Pc – короноидный отросток, Pl – лабиальный отросток, Psa – супраангулярный отросток

*Мозазавро-тейюморфный тип.* Зубные кости короткие. Их ангулярный и супраангулярный отростки иногда разделены вырезкой; короноидного отростка нет. У тейюморф лабиальный отросток венечных костей всегда развит и налегает сверху на зубную кость.

*Игуаноморфный тип.* Характеризуется окципитальным удлинением ангулярных отростков зубных костей (в сочетании с тубулярностью). Подтипы отличаются по степени удлинения супраангулярного отростка. Последний может быть коротким (не пересекает уровня переднего супраангулярного отверстия), нормальным (примерно равен по размеру ангулярному отростку) и удлинённым (превышает по длине ангулярный отросток).

*Агамо-хамелеоморфный тип* (рис. 2, *в*). Супраангулярный отросток зубных костей всегда выражен и расположен дорсальнее переднего супраангулярного отверстия. У ископаемых хамелеоморфных ящериц лабиальный отросток венечных костей обычно имеет место. У “агам” он отсутствует, поскольку вместо него на зубных костях образован небольшой или высокий короноидный отросток.

**Зубная система.** При обсуждении проблем морфологии ящериц нередко в качестве главной и универсальной их характеристики принимается тип прикрепления зубов, который вошёл в употребление под названием “плевродонтия” (или плевродонтность). Оно обозначает боковое прикрепление зубов к челюстной кости. Однако одного этого понятия оказалось недостаточно, что обусловило возникновение ряда дополнительных терминов. Многие из них были введены без учёта того факта, что прикрепление прямо не связано со строением самих зубов или с особенностями их смены.

Нами основные варианты плевродонтии определены через отношение линейных размеров субдентального и зубного гребней зубных костей. Например, *субплевродонтия* характеризуется очевидно меньшими размерами зубного (Н) гребня по сравнению с субдентальным (L). В то же время *гиперплевродонтия* отличается заметным преобладанием размеров зубного гребня над субдентальным. В качестве промежуточной можно принять такую модификацию, как *эуплевродонтия*, при которой оба гребня примерно равны (рис. 3, а–в). На практике последнее состояние дополняет два других, как правило, совместно не проявляющихся.

Вариантом прикрепления трудно признать устанавливаемую для ящериц акродонтию. Этот тип обычно наделяют свойствами, прямо или опосредовано связанными с процессом утраты смены зубов. Несомненными носителями акродонтии признают представителей семейств Agamidae s.l. и Chamaeleonidae. По сформулированным нами критериям их зубная система может быть охарактеризована только как гиперплевродонтная.

**Остеодермы.** Некоторым ящерицам свойственны покровные окостенения – остеодермы. Они могут иметь прямоугольную, округлую, полигональную, листовидную и промежуточного типа формы; скульптура поверхности варьирует от гладкой до выемчатой, ребристой или бугорчатой. Иногда остеодермальные щитки составлены, предположительно, из нескольких мелких и сросшихся друг с другом пластин. Остеодермы образуют сплошной панцирь или рассеяны в коже на взаимном удалении. Скорее всего, исходными для ящериц были мелкие остеодермальные зёрна, армирующие роговые чешуи. Такие известны у ряда ископаемых и современных форм.

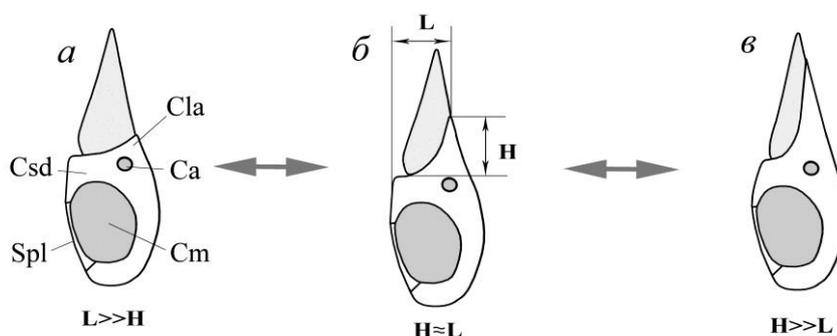


Рисунок 3 – Подтипы плевродонтии: а – субплевродонтия, б – эуплевродонтия, в – гиперплевродонтия. Обозначения: Ca – альвеолярный канал, Cm – меккелев канал, Pd – зубной гребень, Psd – субдентальный гребень, Spl – пластинчатая кость

## ГЛАВА II. ИСТОРИЯ И ПРОБЛЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ ЯЩЕРИЦ

**Современные представления о классификации и филогенезе основных таксонов ящериц.** Реконструкция филогенеза и классификации сквамат Ч. Кэмпбелла, опубликованная в 1923 г., стала отправной для всех последующих морфо-филогенетических исследований. Её кладистическая переработка (первые варианты были опубликованы в конце 80-х годов прошлого века) показала базальность *Iguania*, продвинутость *Scincomorpha* и *Anguimorpha*, а также связь одного из двух последних таксонов с происхождением змей. Молекулярная филогенетика устанавливает архаичность *Gekkota*, продвинутость *Iguania* и их родство с *Anguimorpha* и змеями. Противоречивость результатов двух последних направлений повышает ценность палеонтологических исследований.

**Морфо-типологическая классификация макротаксонов.** Значение данных палеонтологии вытекает, прежде всего, из опыта изучения позднемиоценовых ящериц. Например, у представителей необычного морфологически и разнообразного в родо-видовом отношении таксона *Macrocephalosauria* удаётся выявить признаки сходства с игуаниями и сцинкоморфами. Последняя точка зрения основана на отсутствии надёжного остеологического диагноза последней группы. Заметим, что для большинства выделенных Ч. Кэмпбеллом макротаксонов ящериц также характерен дефицит диагностических скелетных и, в частности, краниологических признаков, обусловленный распространением параллелизмов.

По нашим данным, значимые для классификации крупных таксонов ящериц признаки удаётся выявить не только с помощью ископаемых находок, но и при сравнении современных форм, например, специализированно роющих ящериц семейств *Anniellidae* (*Anguimorpha*), *Dibamidae*, *Acontiidae* (*Scincomorpha*) и *Pygopodidae* s.l. (*Gekkota*). У них обнаруживается комплекс однотипных преобразований черепа (удлинение заглазничной части, редукция размеров глазниц и мембранной стенки мозговой капсулы, массивность слуховых костей, укороченный зубной ряд и др.). При детальном сопоставлении представителей отмеченных семейств друг с другом обращают на себя внимание различия, которые касаются строения нёбного комплекса, нижней челюсти и остеодерм. Эти же признаки оказываются важными при сравнении всех остальных ископаемых и современных групп ящериц.

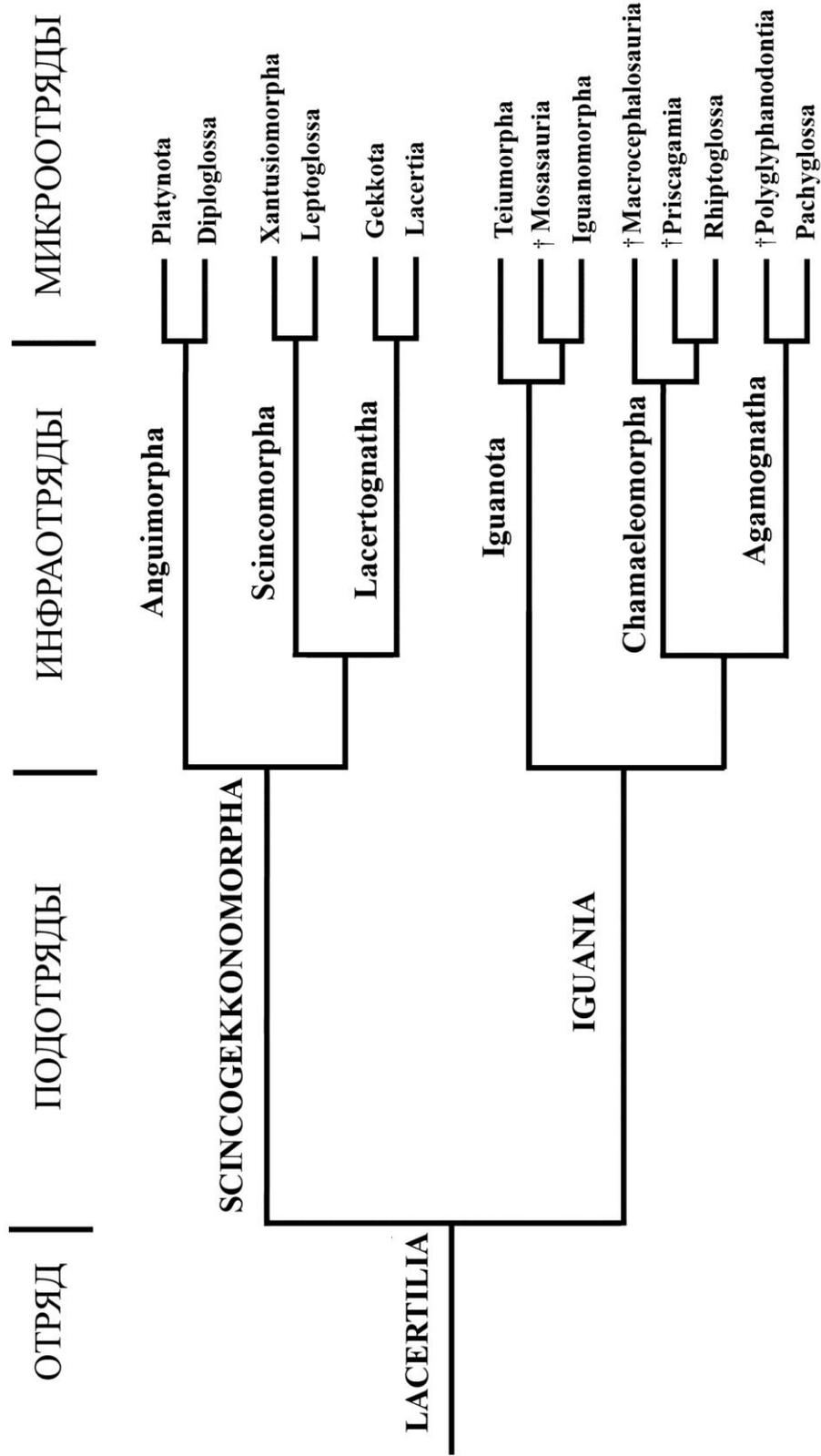


Рисунок 4 - Реконструкция родственных связей и классификация макротаксонов ящериц

Интересен опыт изучения ящериц инфраотряда *Anguimorpha*, в составе которого ранее были выделены таксоны *Platynota* (*Varanoidea*) и *Diploglossa* (*Anguioidea*), сходные друг с другом по уникальному типу строения нижней челюсти, но отличимые по типам фенестрации нёба. Как оказалось, данное сочетание особенностей воспроизводится в других инфраотрядах. Закономерность позволяет найти место в общей классификации многим проблематичным группам, а также пересмотреть составы большинства традиционных макротаксонов, включая *Iguania*. Последний, как оказалось, в прошлом был представлен значительно более разнообразно, чем в современности. Недооценка разнообразия игуаний дополняется переоценкой разнообразия ещё одной и во многом ключевой для ящериц группы – *Scincomorpha*.

По нашим данным, ящериц можно представить в виде шести инфраотрядов в соответствии с шестью типами строения нижней челюсти и шестикратным формированием платиното- и диплоглоссоплатинарности. По строению чешуйчатых костей они легко распадаются на две линии (подотряды): *Iguania* и *Scincogekkonomorpha* (рис. 4). В рамках этих таксонов обособленное положение занимают инфраотряды *Anguimorpha* и *Iguanota*, которым свойственно исходное укороченное состояние зубных костей.

*Anguimorpha* (рис. 4, 5, а). В микроотряде *Platynota* по развитию туловищных остеодерм к современным *Helodermatidae* (ядозубы) филогенетически близки меловые *Parasaniwidae* и палеогеновые *Necrosauridae* (*Helodermoidea*). Утрата височных дуг, связь предлобных и заднелобных костей сближают *Lanthanotidae* и *Anniellidae* (*Annielloidea*). По наличию головных остеодерм у лантанотид, для анниеллоидей возможно предположить связь с хелодерматоидами. *Varanoidea* (современные *Varanidae*, поздне меловые *Cherminotidae* и *Saniwididae*) характеризует отсутствие остеодерм. Варанидам дополнительно свойственны стрептогнатия (отмечается также у *Cherminotidae*) и обширный мышцелок туловищных позвонков. В микроотряде *Diploglossa* надсемейство *Xenosauroidae* демонстрирует развитие остеодерм только в области головы. У представителей его типового семейства зубы несут ростральное “плечо”, отсутствующее на зубах современных и ископаемых видов *Shinisauridae* и юрско-меловых *Dorsetisauridae*. Все *Anguioidea* (*Anguidae* и мел-палеогеновые *Glyptosauridae*) обладают сплошным остеодермальным панцирем.

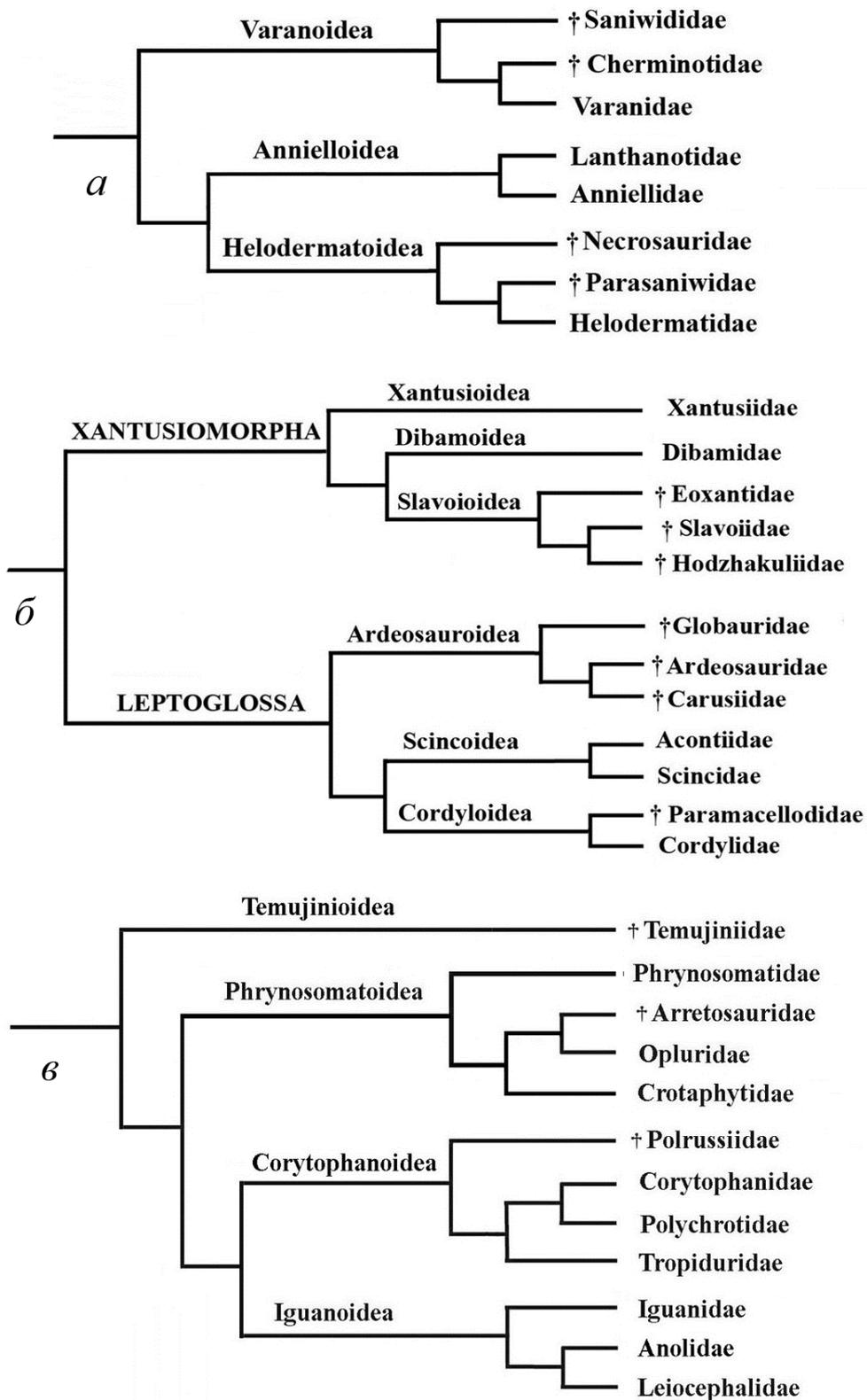


Рисунок 5 – Реконструкция родственных связей семейств в составе некоторых макротаксонов ящериц: *а* – микроотряд Platynota (Anguimorpha); *б* – инфраотряд Scincomorpha; *в* – микроотряд Iguanomorpha (Iguanota)

*Scincomorpha* (рис. 4, 5, б). Платинотопалатинарными в данной группе являются *Xantusiomorpha* (современные *Xantusiidae* и *Dibamidae*, ископаемые *Eoxantidae*, *Hodzhakuliidae* и *Slavoiidae*), а диплоглоссопалатинарными – *Leptoglossa*. В составе последних надсемейство *Scincoidea* (*Scincidae* и *Acontiidae*) характеризуется развитием остеодерм округлой формы. С ним сестринское родство формируют *Cordyloidea* (юрско-меловые *Paramacellodidae* и современные *Cordylidae*), несущие прямоугольные остеодермы. У представителей ископаемого надсемейства *Ardeosauroidae* (*Ardeosauridae*, *Carusiidae* и *Globauridae*) остеодермы не обнаруживаются. Для классификации сцинкоморф, кроме данных о покровных окостенениях, важны детали строения передней части височных дуг и зубной системы.

*Lacertognatha* (рис. 4). В инфраотряде платинотопалатинарность демонстрирует микроотряд *Gekkota*. Традиционное семейство *Gekkonidae* s.l. обычно разбивают на несколько. Однако их филогенетические связи выглядят неопределённо без палеонтологических данных, которых пока недостаточно. Диплоглоссопалатинарность характерна для микроотряда *Lacertia*, включающего семейства *Lacertidae*, *Gymnophthalmidae* и *Feyliniidae*. Последнее отличается наличием остеодермального панциря всего тела и комплексом признаков, свойственных специализированно роющим ящерицам.

*Iguanota* (рис. 4, 5, в). В данном таксоне платинотопалатинарностью отличается микроотряд *Teiomorpha* (макротейиды). Для его представителей характерны субплевродонтные зубы разной формы: двухвершинные (иногда с медиальным смещением передней вершинки, как у *Teiidae* s.str.) или асимметрично трёхвершинные (*Tupinambidae*). В отличие от вымерших *Mosasauria* (водные *Mosasauroidae*: *Mosasauridae*, *Aigialosauridae*, *Dolichosauridae*; наземные и околотовные *Bavarisauroidae*: *Bavarisauridae*, *Paravaraniidae*), диплоглоссопалатинарные *Iguanomorpha* (*Iguanidae* s.l.) демонстрируют удлинённость и тубулярность зубных костей. Последняя группа нами разделена на четыре надсемейства (рис. 5, в) по типам строения височных дуг, заднего края зубных костей и лабиального отростка венечных костей. В составе каждого из трёх современных надсемейств (*Phrynosomatoidea*, *Corytophanoidea* и *Iguanoidea*) воспроизводятся три основных типа строения заднего края зубных костей: укороченный, нормальный и удлинённый. Это ещё один пример параллелизмов регулярного типа у ящериц.

*Chamaeleomorpha* (рис. 4). Представители инфраотряда характеризуются скульптурой на костях крыши черепа, отсутствием короноидного отростка зубных костей и нередким развитием лабиального отростка венечных костей. Позднемеловые платинотопалатинарные *Macrocephalosauria* обладают специфическим строением костей височных дуг и сублевродонтным вариантом прикрепления зубов. Часть из них внешне, в том числе и строением зубной системы, напоминает современных макротейид (*Mongolochamoroidea*), а часть – растительноядных игуан (*Gilmoreteioidea*). Микроотряды *Rhptoglossa* (*Chamaeleonidae*) и *Priscagamia* близки по диплоглоссопалатинарности. Последний таксон включает современных южноамериканских *Noplocercidae* (классифицируются в составе современных игуаноморф) и ряд ископаемых семейств, в том числе *Priscagamidae*, которые по развитию гетеродонтии сходны с *Agamidae*.

*Agamognatha* (рис. 4). Для инфраотряда специфично, кроме типа строения нижней челюсти, отсутствие скульптуры на покровных костях крыши черепа. Позднемеловые *Polyglyphanodontia* характеризуются платинотопалатинарностью и поперечно расширенными зубами в основании (*Adamisauridae*) и дополнительно верхушечно (*Polyglyphanodontidae*). У диплоглоссопалатинарных *Rachyglossa* зубы всегда уплощены лабиолингвально и несменяемы (кроме *Isodontosauridae*). *Uromastycidae* и *Agamidae* формируют клыкообразные зубы. У первых они представлены только на ветвях нижней челюсти, а у вторых – на верхнечелюстных костях.

### ГЛАВА III. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Ниже представлен список семейств и видов ископаемых ящериц из Монголии, России и стран Средней Азии. Он дополнен также данными из Китая, Японии, Таиланда и Кореи. Сокращения: ВМ – Внутренняя Монголия, ЦМ – Центральная Монголия, ЮВМ – Юго-Восточная Монголия, ЮМ – Южная Монголия.

#### ИНФРАОТРЯД ANGUIMORPHA

†*Parasaniwidae*: *Gobiderma pulchrum* Borsuk-Bialynicka, 1984; *Parviderma inexactum* Borsuk-Bialynicka, 1984; *Proplatynotia longirostrata* Borsuk-Bialynicka, 1984; *Parasaniwidae* gen. indet.; поздний мел ЮМ и Казахстана; *Tsagansaurus nemegetensis* Alifanov, 2018; поздний палеоцен ЮМ; *Chianghsia nankangensis* Mo et al., 2012; поздний мел Китая (Шаньси).

**Saniwididae:** *Saniwides mongoliensis* Borsuk-Bialynicka, 1984; *Telmasaurus grangeri* Gilmore, 1943; *Telmasaurus bialynickae* Alifanov, 2012; поздний мел ЮМ.

†**Cherminotidae:** *Cherminotus longifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984 (рис. 6, а); *Estesia mongoliensis* Norell et al., 1992; *Aiolosaurus oriens* Gao et Norell, 2000; *Ovoogurvel* Norell et al., 2007; *Cherminotidae* gen. indet.; поздний мел ЮМ; *Asprosaurus bibongriensis* Park et al., 2015; поздний мел Южной Кореи.

**Varanidae:** *Saniwa* cf. *paucidens*; ранний эоцен ЮМ и Кыргызстана; *Saniwa* cf. *grandis*; средний эоцен ЮМ, ранний олигоцен ЮБМ; *Saniwa* cf. *crassa*; ранний олигоцен ЮБМ; *Varanus darevskii* Levshakova, 1986; плиоцен Таджикистана; *Varanus* sp.; плейстоцен Туркменистана.

†**Dorsetisauridae:** *Dorsetisauridae* gen. et sp. nov.; апт-альб ЦМ; *Kuwajimalla kagaensis* Evans et Manabe, 2008; баррем-апт Японии (Исикава); *Dorsetisauridae* gen. indet.; неоком–баррем Таиланда.

**Xenosauridae:** *Oxia karakalpakensis* Nesson, 1985; альб Узбекистана; *Xenosauridae* gen. et sp. nov.; апт–альб ЦМ; *Xenosauridae* gen. indet.; баррем–апт России.

**Anguidae:** *Bainguis parvus* Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел ЮМ и Китая (ВМ).

†**Glyptosauridae:** *Placosaurus mongoliensis* (Sullivan, 1979); поздний эоцен Китая (ВМ); *Placosaurus* sp.; ранний олигоцен ЦМ и ЮБМ; *Melanosauridae* gen. indet.; средний эоцен ЮМ и ЮБМ; поздний эоцен–ранний олигоцен Казахстана.

## ИНФРАОТРЯД SCINCOMORPHA

†**Hodzhakuliidae:** *Pachygenys thlastesa* Gao et Cheng, 1999; апт-альб Китая (Шаньдун); *Pachygenys adashii* Ikeda et al., 2015; апт–альб Японии (Хего); *Hodzhakulia magna* Nesson, 1985; апт–альб ЦМ и альб Узбекистана; *Bagaluus primigenius* Alifanov, 2016; *Platynotoides altidentatus* Alifanov, 2016; *Carnoscincus eublepharus* Alifanov, 2016; апт–альб ЦМ.

†**Eoxantidae:** *Eoxanta lacertifrons* Borsuk-Bialynicka, 1988; поздний мел ЮМ; *Eoxantidae* gen. et sp. nov.; апт–альб ЦМ.

†**Slavoiiidae:** *Slavoia darevskii* Sulimski, 1984; поздний мел ЮМ (рис. 6, б); *Slavoia* cf. *darevskii*; поздний мел Казахстана; *Humenosaurus clarki* Gao et Norell, 2000; поздний мел ЮМ.

†**Ardeosauridae**: Ardeosauridae gen. indet.; ?неоком Китая (Хэйлунцзян); Jehololacerta formosa Ji et Ren, 1999; Dalinghosaurus longidigitus Ji, 1998; Liaoningolacerta brevirostra Ji, 2005; Liushusaurus acanthocaudata Evans et Wang, 2010; Yabeinosaurus tenuis Endo et Shikama, 1942; баррем–апт Китая (Хэбэй, Ляонин); Sakurasaurus shokawensis Evans et Manabe, 1999; баррем–апт Японии (Гифу); Ardeosauridae gen. et sp. nov.; апт–альб ЦМ; Norellius nuctisaurops Conrad et Daza, 2015; берриас–баррем ЦМ; Ardeosauridae gen. indet.; неоком Кыргызстана, поздний альб Узбекистана; апт–альб ЦМ.

†**Carusiidae**: Carusia intermedia Borsuk-Bialynicka, 1987; Shinisauroides latipalatum Borsuk-Bialynicka, 1985; Myrmecodaptria microphagosa Gao et Norell, 2000; поздний мел ЮМ.

†**Globauridae**: Globaura venusta Borsuk-Bialynicka, 1988; поздний мел ЮМ; Globauridae gen. et sp. nov.; апт–альб ЦМ.

†**Paramacellodidae**: Changetisaurus estesi Nesson 1992, средняя юра Казахстана; Sharovisaurus karatauensis Hecht et Hecht, 1984; поздняя юра Казахстана; Mimobecklesisaurus gansuensis Li, 1985; поздняя юра Китая (Ганьсу); Paramacellodidae gen. indet.; поздняя юра Китая (Синцзян-Уйгурский АО), баррем–апт России и апт–альб ЦМ; Paramacellodidae gen. et sp. nov.; апт–альб ЦМ; Parmeosaurus scutatus Gao et Norell, 2000; поздний мел ЮМ.

**Scincidae**: Ablepharus borealis Darevsky et Tschumakov, 1962; плейстоцен Казахстана; Scincidae indet.; плиоцен Туркменистана.

#### **ИНФРАОТРЯД LACERTOGNATHA**

**Gekkonidae s.l.**: Hoburogekko suchanovi Alifanov, 1989, апт–альб ЦМ; Gobekko cretacicus Borsuk-Bialynicka, 1990; поздний мел ЮМ.

**Lacertidae**: Lacertidae gen. indet.; ранний олигоцен, ранний и поздний миоцен ЦМ; Lacerta sp.; ранний олигоцен ЮВМ; Eremias sp.; поздний миоцен ЦМ; поздний плиоцен Туркменистана.

#### **ИНФРАОТРЯД IGUANOTA**

†**Tupinambidae**: Leptochoamops sp.; поздний мел ЮМ.

†**Dolichosauridae**: Kaganaias hakusanensis Evans et al., 2006; баррем–апт Японии (Исикава); Dolichosauridae gen. indet.; поздний мел Казахстана.

†**Bavarisauridae**: Bavarisaurus sp.; неоком Западной Монголии.

†**Paravaranidae**: Paravaranus angustifrons Borsuk-Bialynicka, 1984 (рис. 6, в); поздний мел ЮМ.

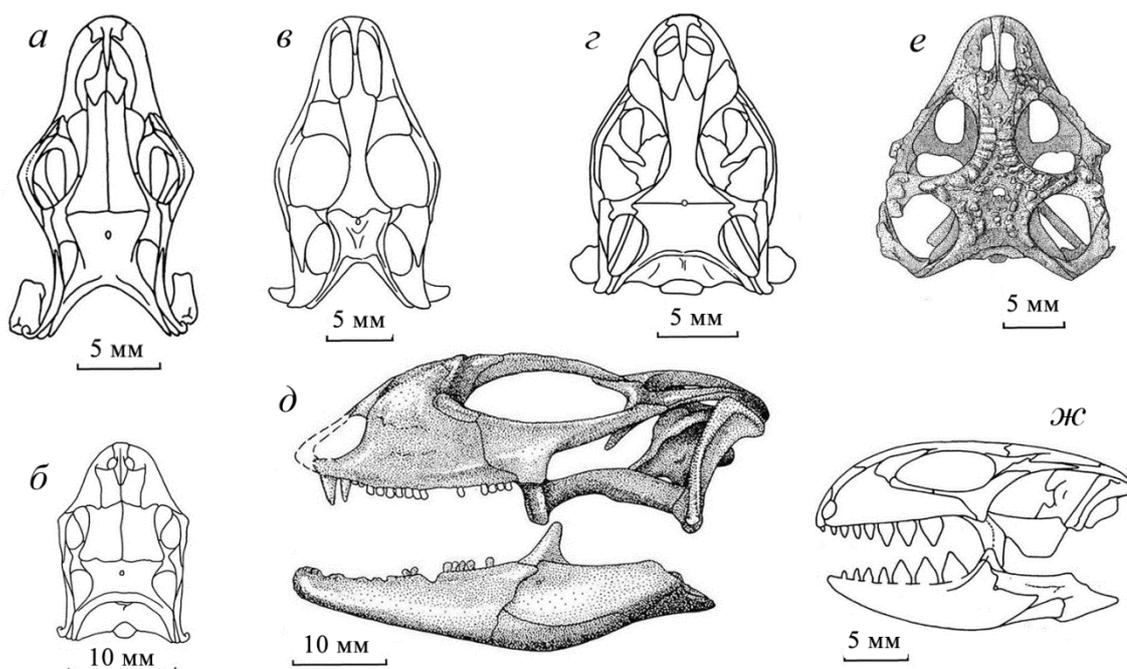


Рисунок 6 – Черепа (*a–г, e* – вид сверху; *д, ж* – вид сбоку, с нижней челюстью) некоторых ящериц из верхнемеловых отложений Монголии (*a–г, ж* – реконструкции): *a* – *Chermintotus longifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984 (Chermintotidae); *б* – *Slavoiia darevskii* Sulimski, 1984 (Slavoiidae); *в* – *Paravaranus angustifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984 (Paravaranidae); *г* – *Temujinia ellisoni* Gao et Norell, 2000 (Temujiniidae); *д* – *Aprisaurus bidentatus* Alifanov, 2000 (Gilmoreteiidae); *e* – *Chamaeleognathus iordanskyi* Alifanov, 1996 (Priscagamidae); *ж* – *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972 (Adamisauridae)

**Polrussiidae:** *Polrussia mongoliensis* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991; поздний мел ЮМ; *Xihaina aquilonia* Gao et Hou, 1995; поздний мел Китая (ВМ).

†**Temujiniidae:** *Temujinia ellisoni* Gao et Norell, 2000 (рис. 6, *г*); поздний мел ЮМ; *Temujiniidae* gen. indet.; апт–альб ЦМ, поздний альб Узбекистана.

**Phrynosomatidae:** *Igua minuta* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991; *Desertiguana gobiensis* Alifanov, 2013; *Zapsosaurus sceliphros* Gao et Norell, 2000; поздний мел ЮМ; *Anchaurosaurus gilmorei* Gao et Hou, 1995; поздний мел Китая (ВМ).

†**Arretosauridae:** *Dornosaurus gobiensis* Alifanov, 2012; *Khaichingwana eocaenica* Alifanov, 2012; средний эоцен ЮМ; *Ergiliinsaurus postumus* Alifanov, 2012; ранний олигоцен ЮВМ; *Arretosauridae* indet.; средний эоцен ЮМ и ЮВМ; ранний олигоцен ЦМ; *Arretosaurus ornatus* Gilmore, 1943; поздний эоцен Китая (ВМ); *Hemishinisaurus latifrons* Li, 1991; поздний эоцен Китая (Шаньси).

## ИНФРАОТРЯД CHAMAELEOMORPHA

†**Mongolochamopidae**: *Mongolochamops reshetovi* Alifanov, 1988; *Altanteius facilis* (Alifanov, 1988); *Barungoia vasta* Alifanov, 1993; *Conicodontosaurus djadochtaensis* Gilmore, 1943; *Cyclurasia multidentata* Alifanov, 2000; *Dzhadochthosaurus giganteus* Alifanov, 1993; *Gobinatus arenosus* Alifanov, 1993; *Gurvansaurus potissimus* Alifanov, 1993; *Gurvansaurus canaliculatus* Alifanov, 1993; *Parameiva oculea* Alifanov, 1993; *Prodenteia ministra* Alifanov, 1993; *Mongolochamopidae* gen. indet.; поздний мел ЮМ; *Buckantaus crassidens* Nesson, 1985; поздний мел Узбекистана; *Chilingosaurus chingshankouensis* Young, 1961; поздний мел Китая (Гирин).

†**Pyramicephalosauridae**: *Pyramicephalosaurus cherminicus* Alifanov, 1988; *Tchingisaurus multivagus* Alifanov, 1993; поздний мел ЮМ.

†**Cherminosauridae**: *Cherminosaurus kozlowskii* Sulimski, 1975; *Cherminosaurus tereschenkoi* Alifanov, 2000; *Campedosaurus sulcularis* Alifanov, 2000; *Erdenetosaurus robinsonae* Sulimski, 1975; поздний мел ЮМ.

†**Gilmoreteiidae**: *Gilmoreteius ferrugenosus* (Gilmore, 1943); *Gilmoreteius sulimskii* (Alifanov, 2000); *Aprisaurus bidentatus* Alifanov, 2000 (рис. 6, д); *Darchansaurus estesi* Sulimski, 1975; *Macrocephaleon chulsanensis* (Sulimski, 1975); *Tuberocephalosaurus pompabilis* Alifanov, 2000; *Alticephalosaurus gilmorei* (Sulimski, 1975); *Gobileon emersoculatus* Alifanov, 2000; поздний мел ЮМ; *Tianyusaurus zhengi* Lü et al., 2008; поздний мел Китая (Хэнань).

†**Pleurodontagamidae**: *Pleurodontagama aenigmatodes* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; *Stenomastax parva* Gao et Norell, 2000; поздний мел ЮМ; *Pleurodontagamidae* gen. indet.; поздний мел Узбекистана.

†**Gladidenagamidae**: *Gladidenagama semiplena* Alifanov, 1996; *Mimeosaurus crassus* Gilmore, 1943; *Pseudomimeosaurus tugrikinensis* (Alifanov, 1989); поздний мел ЮМ.

†**Priscagamidae**: *Priscagama gobiensis* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; поздний мел ЮМ и Китая (ВМ); *Chamaeleognathus iordanskyi* Alifanov, 1996 (рис. 6, е); *Cretagama bialynickae* Alifanov, 1996; *Flaviagama dzerzhinskii* Alifanov, 1989; *Morunasius modestus* Alifanov, 1996; *Phrynosomimus asper* Alifanov, 1996; *Priscagama* sp.; поздний мел ЮМ; *Priscagamidae* indet.; поздний мел Узбекистана.

## ИНФРАОТРЯД AGAMOGNATHA

†**Adamisauridae**: *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972 (рис. 6, ж); поздний мел ЮМ и Китая (ВМ).

†**Changjiangosauridae**: *Qianshanosaurus huangpuensis* Hou, 1974; *Changjiangosaurus huananensis* Hou, 1976; поздний палеоцен Китая (Аньхой); *Creberidentat henanensis* Li, 1991; средний эоцен Китая (Хэнань); *Changjiangosauridae* gen. indet.; ранний эоцен Кыргызстана; *Khaichinsaurus reshetovi* Alifanov, 2009; *Lentisaurus giganteus* Alifanov, 2009; *Graminisaurus interruptus* Alifanov, 2009; *Agamimus gracilis* Alifanov, 2009; *Lavatisaurus elegans* Alifanov, 2009; *Acrodontopsis robustus* Alifanov, 2009; средний эоцен ЮМ.

†**Isodontosauridae**: *Isodontosaurus gracilis* Gilmore, 1943; поздний мел ЮМ и Китая (ВМ); *Parauromastyx gilmorei* Alifanov, 2004; *Isodontosauridae* gen. indet.; поздний мел ЮМ.

**Uromastycidae**: *Pseudotinosaurus asiaticus* (Gilmore, 1943); средний эоцен Китая (ВМ) и ЮМ; *Pseudotinosaurus ascriptivus* Alifanov, 1991; средний эоцен ЮМ; *Zephyrosauroidion hypsochorosus* (Gao et Dashzeveg, 1999); *Talosaurus tribolosus* Gao et Dashzeveg, 1999; *Mergenagama paurosa* Gao et Dashzeveg, 1999; средний эоцен ЮВМ; *Brevidentilacerta xichuanensis* Li, 1991; средний эоцен Китая (Хэнань); *Uromastycidae* gen. indet.; ранний эоцен Кыргызстана.

**Agamidae**: *Anqingosaurus brevicephalus* Hou, 1976; *Anhuisaurus huainanensis* Hou, 1974; поздний палеоцен Китая (Аньхой); “*Tinosaurus*” *postremus* Averianov, 2000; поздний палеоцен Казахстана; “*Tinosaurus*” *lushichensis* Dong 1965; средний эоцен Китая (Хэнань); “*Tinosaurus*” *yuanquensis* Li, 1991; поздний эоцен Китая (Шаньси); “*Tinosaurus*” *luonanensis* Li et Xue, 2002; плейстоцен Китая (Шэньси); “*Tinosaurus*” sp.; средний эоцен ЮМ; ранний олигоцен ЦМ; *Trapelus* cf. *sanguinolentus*; плейстоцен Туркменистана.

## ГЛАВА IV. АССОЦИАЦИИ ЯЩЕРИЦ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ: ВОЗРАСТ, ЭТАПНОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ И СОСТАВ

**Этапы развития тетрапод Центральной Азии в меловом периоде.** Стратиграфическая схема Монголии складывалась достаточно долго, что характерно для регионов, где распространены внутриконтинентальные отложения. С ростом палеонтологических данных по позвоночным в этой стране и за её пределами стала очевидной необходимость нововведений. Например, в отношении классических раннемеловых фаун (цаганцабской, шинэхудукской, хухтыкской) Мон-

голии появилось сомнение в соответствии их общего возраста всему раннему мелу, как предполагалось ранее [Shuvalov, 2000]. Основанием послужил факт отсутствия динозавров рода *Psittacosaurus* (*Ceratopsia*, *Ornithischia*) в неокоме других стран [Lucas, 2006]. В этом случае возрастные рамки раннемеловых фаун Монголии допустимо скорректировать, но не радикально (с исключением неокома для датирования цаганцабской фауны), а более умеренно, как показано на рис. 7, в том числе с учётом данных абсолютных датировок вмещающих ископаемые находки отложений и факта отсутствия пситтакозавров в позднем альбе.

Основу биостратиграфического расчленения позднего мела Монголии составляют баинширэнская, джадохтская, барунгойотская и нэмэгэтинская фауны. Полнота последовательности и разнообразие составов тетрапод делают их эталонными. Перспективы развития сложившихся представлений видятся, как и для раннего мела, в межрегиональной корреляции, для которой наиболее информативны данные по птицетазовым динозаврам таксонов *Neoceratopsia* (рогатые) и *Hadrosauridae* (утконосые).

Следует отметить, что в летописи Центральной Азии в начале позднего мела разнообразия достигла сначала такая неформальная группа утконосых динозавров, как “аралозавры” (*Hadrosaurinae*). В постбаинширэнское время они исчезают. По нашему мнению, следует обратить внимание на джабхалантскую фауну в Монголии и лучше изученную фауну ванши в Китае, которые и косвенно, и прямо указывают на первое появление *Lambeosaurinae* в виде “хенеозавров” и “коритозавров”. Последняя группа стала особенно разнообразной в постнэмэгэтинское время (маастрихт).

Нэмэгэтинскому времени предшествовала эпоха расцвета рогатых динозавров. Интересно, что данные по распространению семейств *Protoceratopidae* и *Bagaceratopidae* позволяют уверенно различать сходные по генезису и литологически джадохтскую и барунгойотскую свиты в Монголии [Алифанов, 2003, 2008]. В первой доминируют находки *Protoceratopidae*, а во второй – *Bagaceratopidae*. Переходной между джадохтской и барунгойотской фаунами тетрапод является фауна из формации баян-мандаху в Китае (Внутренняя Монголия), в которой обнаружены продвинутый представитель *Protoceratopidae* (*Protoceratopidae hellenikorhinus* Lambert et al., 2001) и архаичный представитель *Bagaceratopidae* (*Magnirostris dodsoni* You, Dong, 2003).

Данные по динозаврам позволяют внести некоторые коррективы в состав, последовательность и возрастные границы позднемеловых фаун Монголии и наземных тетрапод Центральной Азии в целом (рис. 8): биссектинская (средний турон–ранний коньяк), баинширэнская (поздний коньяк–ранний сантон), джабхалантская (поздний сантон), ванши (ранний кампан), джадохтская (ранний–средний кампан), барунгойотская (средний–поздний кампан), нэмэгэтинская (поздний кампан), удурчуканская (ранний–средний маастрихт) и каканаутская (средний–поздний маастрихт). Фауны также возможно представить в виде четырёх этапов исторического развития (на рис. 8 их границы отмечены двойной линией): биссектинско–баинширэнского (доминирование “аралозавров”), ванши–джабхалантского (появление “хенезавров” и архаичных “гипакрозавров”), джадохтско–барунгойотского (расцвет неоцератопсий семейств *Protoceratopidae* и *Bagaceratopidae*), нэмэгэтинско–каканаутского (появление “завролофов” и доминирование “гипакрозавров”).

ВОЗРАСТ		ФАУНЫ ТЕТРАПОД	АССОЦИАЦИИ ЯЩЕРИЦ	ТАКСОНЫ						
РАННИЙ МЕЛ	Альб		Ходжакульская (У)				IV			
	Апт	Хухтыкская	Хухтыкская (М) Сасаяма (Я) Душань (К)	Paramacellodidae	Ardeosauridae	Globauridae	Dorsetisauridae	Hodzhakulidae, Xenosauridae, Temudjinidae	Gekkonidae, Eoxantidae	III
	Баррем	Шинэхудукская	Исянь (К) Окурордани Куваджима (Я) Муртойская (Р)						Dolichosauridae	II
	Готерив	Цаганцабская	Оош (М) Татал (М) Хорат (Т)							
	Валанжин		Ходжиабатская (Кг)							
	Берриас									
	ПОЗДНЯЯ ЮРА		Карабастау (Кз)							
СРЕДНЯЯ ЮРА		Балабансайская (Кг)								

Рисунок 7 – Юрско-раннемеловые ассоциации ящериц Центральной Азии и их состав. Обозначения: К – Китай, Кз – Казахстан, Кг – Кыргызстан, М – Монголия, Р – Россия, Т – Таиланд, У – Узбекистан, Я – Япония; I–IV – стадии роста (I, II), подъёма (III) и спада (IV) разнообразия

## Становление и развитие разнообразия ящериц Центральной Азии в мезозое и раннем кайнозое (рис. 7–9).

Ю р а. Самая древняя ящерица Азии – *Changetisaurus estesi* Nessov, 1992 – происходит из средней юры Казахстана. Как и *Sharovisaurus karatauensis* Hecht et Hecht, 1984 и *Mimobecklesisaurus gansuensis* Li, 1991 из поздней юры Казахстана и Китая соответственно, она принадлежит семейству *Paramacellodidae*, единственному в юре Центральной Азии.

Р а н н и й м е л. Началу неокома соответствует находка из ходжабатской свиты Кыргызстана, которая принадлежит ящерице из семейства *Ardeosauridae*. С учётом более поздних ископаемых материалов, следует заключить: появление данной группы фиксирует утрату доминирующей роли парамацеллодид.

К интервалу, включающему неоком–барремскую границу, можно отнести находку *Bavarisauridae* из цаганцабских отложений Западной Монголии и яйца с эмбрионами (*Dorsetisauridae*; опред. автора) из отложений серии Хорат в Таиланде.

К баррем–аптским относятся находки из илекской (?*Paramacellodidae*, ?*Xenosauridae*) и муртойской (*Paramacellodidae*) свит в России, а также из формации оши (*Ardeosauridae*) в Монголии. Ящерицы этого интервала известны из ассоциаций серии Тетори (*Dorsetisauridae*, *Ardeosauridae*) в Японии и Джехол (*Ardeosauridae*) в Китае. Установить качественные различия между всеми названными ассоциациями не удаётся.

Апт–альбский интервал представлен ящерицами из местонахождения Хобур (Монголия). Одна часть семейств этой богатой ассоциации (*Dorsetisauridae*, *Ardeosauridae*, *Globauridae*, *Paramacellodidae*) отмечалась в более древних отложениях Центральной Азии, а также Европы, Северной Америки и Африки. Другая часть появляется в палеонтологической летописи впервые (*Hodzhakuliidae*, *Eoxantidae*; *Gekkonidae* s.l., *Xenosauridae*, *Temujiniidae*). Из апт–альба Китая (Шандунь) и Японии (Хего) указаны находки *Hodzhakuliidae*.

Позднеальбские ящерицы происходят из низов ходжакульской свиты Узбекистана. Здесь они представлены семействами *Ardeosauridae*, *Hodzhakuliidae*, *Xenosauridae* и *Temujiniidae*. От хобурской ходжакульская ассоциация отличается бедностью состава и утратой признаков доминирования *Scincomorpha*.

К началу позднего мела все раннемеловые группы ящериц вымирают или переходят в разряд реликтов.

ВОЗРАСТ	ФАУНЫ ТЕТРАПОД	АССОЦИАЦИИ ЯЩЕРИЦ	ТАКСОНЫ			
Маастрихт	Каканавутская					
	Удурчукапская					
Кампан	Нэмэгэтинская	Нэмэгэтинская (М)	Parasaniwidae, Mongolochamopidae, Pleurodontagamidae, Priscagamidae, Slavoiidae	Tupinambidae		IV
	Барунгойотская	Барунгойотская (М)		Gladidenagamidae, Phrynosomatidae, Polrussiidae, Isodontosauridae, Adamisauridae, Carusiidae, Saniwididae, Cherminotidae	Cherminosauridae, Paravaranidae, Pyramicephalosauridae	III
	Джадохтская	Джадохтская (М) Баян-Мандаху (К)			Anguidae	II
	Ванши	Удан-Сайр (М), Цзюпа (К), Наньсён (К)				
Сантон	Джабхалантская				I	
Коньяк	Баинширэнская	Бостобинская (Кз)				
	Биссектинская	Жиркиндекская (Кз), Биссектинская (У)				
Турон						
Сеноман						

Рисунок 8 – Позднемеловые ассоциации ящериц Центральной Азии и их состав. Обозначения стран как на рис. 7

П о з д н и й м е л. Интервалу средний турон–ранний сантон соответствуют ассоциации из биссектинской свиты Узбекистана, жиркиндекской и бостобинской свит Казахстана. Первая из них наиболее представительна. Она включает семейства Mongolochamopidae, Parasaniwidae, Priscagamidae, Pleurodontagamidae. Эти же группы характерны для многих других ассоциаций позднего мела Центральной Азии. В целом начале позднего мела соответствует относительно низкое разнообразие ящериц.

О ящерицах из позднего сантона пока не известно. В нижнекампанских формаций наньсён (Цзянси) и цзюпа (Хэнань) из Северо-Восточного Китая обнаружены единичные находки представителей семейств Parasaniwidae и Gilmoreteiidae (эти же группы плюс Mongolochamopidae установлены в местонахождении Удан-Сайр в Монголии). Возраст названных формаций спорен; обычно он определяется маастрихтом. Заметим, что в них обнаружена самая архаичная в составе Gilmoreteiidae форма. Этот факт не позволяет сопоставить прямо вмещающие ископаемые находки отложения со среднекампанскими в Монголии, где в составе данного семейства отмечаются продвинутые представители. Скорее всего, формации наньсён и цзюпа синхронны серии Ванши.

Ассоциации раннего–среднего кампана происходят из джадохтской свиты Монголии (местонахождения Баин-Дзак, Тугрикийн-Ширэ) и формации баян-мандаху Китая. В них появляются семейства Anguidae (специфический элемент), Carusiidae, Cherminotidae, Polrussiidae, Gilmoreteiidae, Phrynosomatidae, Gladidenagamidae, Adami-sauridae, Isodontosauridae, Saniwididae.

Среднему–позднему кампану соответствует ассоциация из отложений барунгойотской свиты. Это самая обильная ассоциация ископаемых ящериц в мире, которая включает данные по 23 семействам. В ней устанавливаются новые семейства Cherminosauridae, Paravaranaidae и Pyramicephalosauridae, а также характерные для раннего мела, но уже редкие в позднем мелу Ardeosauridae, Eoxantidae, Globauridae, Paramacellodidae и Temujiniidae (большинство из них представлено на предыдущем этапе).

Позднекампанская ассоциация ящериц Азии происходит из нэмэгэтинской свиты двух близкорасположенных местонахождений в Южной Монголии: Гурилийн-Цав и Цаган-Хушу. Она включает семейства: Mongolochamoridae, Parasaniwidae и Turpinambidae. Последнее – новая для Центральной Азии группа. Это же семейство, как и два других, характерны для кампана–маастрихта Северной Америки.

ВОЗРАСТ		АССОЦИАЦИИ	ТАКСОНЫ						
Олигоцен	Поздний	Долина Озёр (М)	Agamidae	Lacertidae					VI
	Ранний	Эргилийн-Дзо (М), Хоер-Дзан (М)							V
Эоцен	Поздний	Шара-Мурун (К), Хеди (К)			Arretosauridae				IV
	Средний	Хайчин-Ула II (М), Мерген (М)		Changjiangosauridae	Uromastycidae	Varanidae	Saniwa cf. grandis		III
	Ранний	Андарак (Кг), Цаган-Хушу (М)					Saniwa cf. paucidens		II
Палеоцен	Поздний	Цаган-Сайр (М), Ван-Ху-Дунь (К)			Parasaniwidae				I

Рисунок 9 – Палеогеновые ассоциации ящериц Центральной Азии и их состав. Обозначения: I–VI – стадии роста (I, II), подъёмов (III, V) и спадов (IV, VI) разнообразия. Обозначения стран как на рис. 7

П а л е о г е н. Находки позднепалеоценовых ящериц в Монголии известны из единственного местонахождения – Цаган-Сайр. В Китае им соответствует ассоциация из формации ван-ху-дунь (Аньхой). Из Цаган-Сайра установлены семейства *Parasaniwidae*, *Changjiangosauridae* и *Agamidae*. Для двух последних групп поздний палеоцен стал временем первого появления на территории Центральной Азии.

О разнообразии раннеэоценовых ящериц позволяет судить ассоциация из местонахождения Цаган-Хушу (Южная Монголия). Для неё характерны семейства *Varanidae* (*Saniwa* cf. *paucidens*), *Glyptosauridae* и *Uromastycidae*. Есть данные о раннеэоценовых *Uromastycidae* и *Agamidae* из Индии.

Среднеэоценовые ассоциации ящериц из местонахождений Хайчин-Ула II и Мерген в Южной и Юго-Восточной Монголии соответственно крупнейшие для палеогена Центральной Азии по семейственному, родовому и видовому составу, а также по количеству находок (эти ассоциации, всё же, значительно беднее некоторых позднемиоценовых). Несколько форм из Китая дополняют материалы из Монголии. В среднем эоцене Центральной Азии оформляется доминирование пахиглосс, представленных семействами *Agamidae*, *Changjiangosauridae* и *Uromastycidae*. Обычными в середине палеогена становятся игуаноморфы семейства *Arretosauridae*. Вараниды представлены новым видом – *Saniwa* cf. *grandis*.

В раннем олигоцене Центральной Азии, судя по находкам из местонахождений Хоер-Дзан и Эргилийн-Дзо в Юго-Восточной Монголии, отмечается новый вид рода *Saniwa* (*S.* cf. *crassa*) в составе *Varanidae* и появление *Lacertidae*. Своё архаичное разнообразие в данное время поддерживали представители семейств *Uromastycidae* и *Agamidae*. *Changjiangosauridae* исчезают, а среди *Glyptosauridae* происходит смена подсемейств. Не исключено, два последних изменения произошли в позднем эоцене.

Н е о г е н. На рубеже палеогена и неогена разнообразие ящериц снижается фактически до одного семейства – *Lacertidae*. Наиболее полная ассоциация происходит из позднего плиоцена Туркменистана (Бадхыз). В это время состав ящериц Центральной Азии уже приобрёл современный облик. Для неогена характерно появление в регионе неизвестных ранее *Scincidae* и рода *Varanus* (*Varanidae*). После перерыва восстанавливают своё присутствие *Gekkonidae* s.l. Игуании представлены только одним семейством – *Agamidae* s.str.

**Заключительные замечания.** Для ящериц Центральной Азии удаётся охарактеризовать три отчётливых этапа разнообразия: юрско-раннемеловой, позднемеловой и палеогеновый. Каждому из них соответствует серия из четырёх–шести стадий, отражающих постепенный рост разнообразия, который перед падением становился максимальным. В юре и раннем мелу доминируют представители таксона Scincomorpha (Paramacellodidae в юре, Ardeosauridae в раннем мелу и Nozhakuiidae в апте и альбе). В позднем мелу процветает таксон Chamaeleomorpha, особенно такие его семейства, как Gilmoreteiidae, Mongolochamopidae (Macrocephalosauria) и Priscagamidae (Priscagamia). В палеогене наиболее разнообразны семейства Uromastycidae, Changjiangosauridae и Agamidae (Pachyglossa).

В ассоциациях раннего мела отмечается преобладание по числу семейств сцинкогеккономорф в сравнении с игуаниями (8:2). Ископаемые семейства преобладают над современными с таким же соотношением. В позднем мелу картина меняется вместе с появлением большого количества новых групп (19 из 25). Новизну позднемеловой фаунистической ситуации в Азии подчёркивает доминирование игуаний в сравнении со сцинкогеккономорфами (14:11). Разнообразие современных групп остаётся низким (4 из 25). В мелу сохраняется значительная доля юрско–раннемеловых групп (например, Paramacellodidae, Ardeosauridae и Globauridae). В конце мела разнообразие ящериц резко снижается. В раннем олигоцене соотношение современных и ископаемых групп выравнивается. К современному состоянию разнообразие ящериц приходит в неогене. В это же время после длительного перерыва формируется возврат к превышению числа семейств сцинкогеккономорф по сравнению с игуаниями (4:1).

## **ГЛАВА V. ЯЩЕРИЦЫ В БИОЦЕНОЗАХ МЕЛА И ПАЛЕОГЕНА ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ**

**Абиотические и биотические причины разнообразия ящериц Центральной Азии.** В рамках трёх этапов эволюционного разнообразия центрально-азиатские ящерицы испытали ряд локальных подъёмов: на рубеже апта и альба, в середине кампана и в палеогене (рис. 10). Среднекампанский пик включает 23 семейства. Это исключительно высокий показатель для ящериц, который не имеет аналогий ни в прошлом, ни в современности. Последующее почти восьмикратное падение разнообразия оказалось более существенным, чем все другие, в том числе спад на рубеже мела и палеогена.

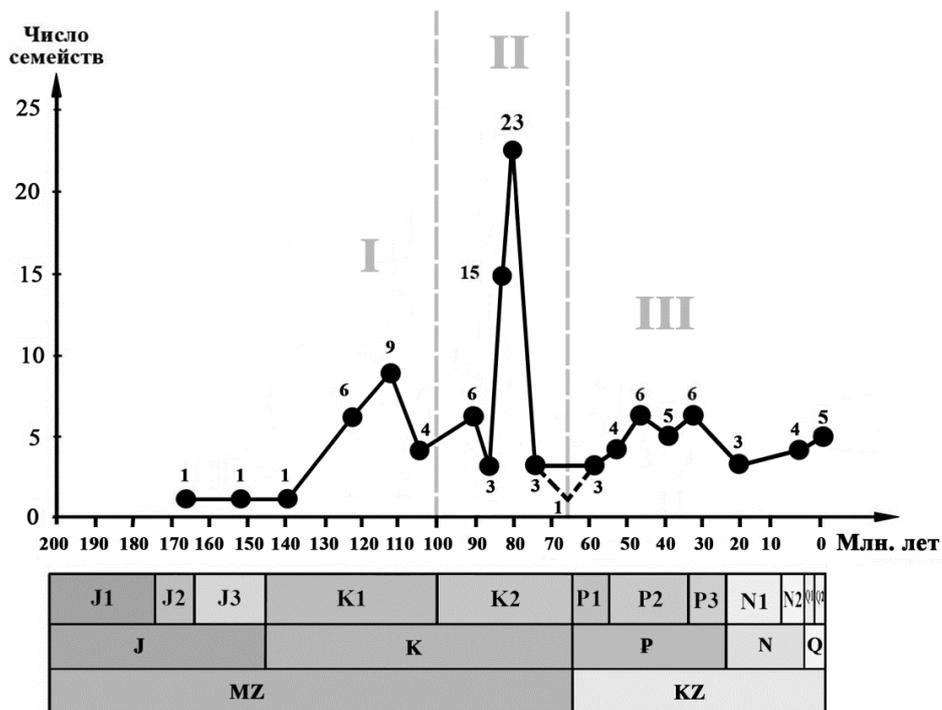


Рисунок 10 – Эволюционные этапы (I–III) и динамика разнообразия семейств ящериц Центральной Азии. Наклонные пунктиры в области мел-палеогеновой границы указывают на число общих семейств при сравнении составов самых поздних меловых и самых ранних в кайнозое ассоциаций

Подъём и спад разнообразия ящериц в позднем кампане Центральной Азии малоизвестны, в том числе в силу редкости континентальных отложений с остатками наземных тетрапод соответствующего возраста.

Примечателен волнообразный ход эволюции ящериц на территории Центральной Азии, о чём отчасти говорилось выше. Зависимость их разнообразия от условий среды хорошо известна по современным представителям. Нет сомнений, что в прошлом для ящериц подъёмы и спады также были сопряжены с климатическими изменениями.

Для ископаемых ящериц Центральной Азии подъёмы разнообразия соответствуют некоторым максимумам палеотемператур, установленным по разным данным для мела Северной Сибири [Захаров, 2002], т.е. там, где контраст колебаний температурного тренда лучше выражен. Совпадения отмечены для апт–альба и сантона–кампана (пик разнообразия в среднем кампане возникает на фоне усиливающегося похолодания, которое для ящериц стало критическим только в середине второй половины кампана). Разнообразие палеогеновых ящериц также сопряжено с потеплением, характерным для этого времени.

Спады поздне мелового разнообразия ящериц соответствуют похолоданиям в альб–сеномане, во второй половине кампана и в конце маастрихта. Заметим, что минимумы в мелу и в начале палеогена сопровождались на следующем этапе появлением среди центрально-азиатских ящериц североамериканских форм. Этот факт указывает на сопряжённость фаунистических и геологических событий. Последние влекли за собой перераспределение климатической зональности, площадей поверхности суши и моря. Процессы подобного рода особенно интенсивно проходили в позднем мелу.

**Нишевое разделение ящериц в меловое и палеогеновое время.** Известно, что при похолоданиях происходит изменение условий в сторону роста сезонности, упрощения структуры биоценозов и роста числа генерализированных форм. В периоды потепления сезонность стирается, как например, в современных тропиках, структура биоценозов усложняется, стимулируя формирование специализированных по пищедобывательным адаптациям форм. В соответствии с указанной закономерностью для центрально-азиатских ящериц (главным образом, для доминирующих групп) отмечено разнообразие строения зубов, которое максимально проявляется в среднем кампане, т.е. в максимум таксономического разнообразия.

В юре форм со сложным строением зубов нет, а в раннем мелу обладателями двух- и трёхвершинных зубов являются представители одного семейства – *Globauridae*. Многовершинность (как у современных *Iguanidae s.str.*), облегчающая расчленение растительного корма, отмечена у поздне меловых *Gilmoretteiidae* и *Cherminosauridae* (*Macrocephalosauria*). Растительность нередко входит в рацион современных *Agamidae*, обладающих универсальным стригуще-режущим типом укуса. Первыми его “изобрели” поздне меловые хамелеоморфы – *Priscagamidae* (*Priscagamia*).

Считается, что крупные зубы выражены у склонных к duroфагии ящериц, т.е. сформировались в рамках тенденции к расширению пищевого спектра. “Моляризация” проявляется у *Mongolochamopidae* (*Macrocephalosauridae*) и *Adamisauridae*. Поперечное расширение и усложнение вершук зубов отмечены у поздне меловых *Polyglyphanodontidae*. Некоторые представители последнего семейства, распространившегося в Северной Америке и Европе, обладают многобугорчатой структурой зубов, что приводит их к внешнему сходству с зубами териодонтов или архаичных млекопитающих.

В целом в мелу ход эволюции ящериц коррелирует с перестройками биоценозов, в которых быстро нарастало разнообразие цветковых растений. На этом фоне некоторые группы ящериц ушли от специализации по питанию только насекомыми в сторону расширения пищевого спектра, в том числе в сторону плотоядности.

В экологии установлено, что хищники, разряжая популяции жертв, делают возможным сосуществование многих видов и групп. Таким образом, их наличие – одно из условий высокого разнообразия сообщества. Причина большого числа плотоядных групп среди позднемеловых ящериц (наиболее специализированными в этом отношении являются платиноты, обладающие заострёнными и крючковидными по форме зубами, а также укрупнёнными общими размерами) в виде семейств *Parasaniwidae*, *Saniwididae* и *Cherminotidae*, видимо, кроется в больших ресурсах сформировавшейся на данном этапе экологической системы, а также в ограниченном конкурентном влиянии на мелких тетрапод хищных динозавров (*Theropoda*). Не исключено также, что последние в площади обширной Гобийской депрессии ослабляли конкурентное давление, например, в периоды неблагоприятных условий (в сезоны максимальной влажности или засушливости). Известно, что в случаях дефицита крупных хищников ящерицы способны занимать их место, проявляя гигантизм. Такая картина отмечается для изолированных территорий, например, для о. Комодо, где роль плотоядного хищника выполняет *Varanus komodoensis*, достигающий 3 м в длину.

Нами отмечается возможная плотоядность у раннемеловых сцинкоморф (некоторые *Hodzhakuliidae*) и палеогеновых игуаноморф (некоторые *Arretosauridae*), которая сложилась до появления платинот в одном случае и при понижении их разнообразия в другом.

## ГЛАВА VI. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ЯЩЕРИЦ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

**Гипотезы географического происхождения и распространения ящериц.** Особенности географического распространения современных групп ящериц обычно увязывают с распространением архаичного, как считается, таксона *Iguania*. При этом большое значение придаётся аллопатричности таких родственных групп, как “игуаны” (*Iguanidae s.l.*) и “агамы” (*Agamidae s.l.*). Первые расселены преимущественно в Новом Свете (плюс Мадагаскар и архипелаги Фиджи и Тонга), а вторые – в Старом Свете (кроме Мадагаскара) и Австралии.

В последние десятилетия сложилось представление о происхождении игуаний на территории Гондваны, остальных ящериц в Лавразии, а ящериц в целом на территории триасовой Пангеи [Estes, 1983]. Однако в настоящем известно о находках игуаний современного типа в меловых отложениях Центральной Азии, что ставит под сомнение многие ранее выдвинутые предположения. На смену им предложена гипотеза происхождения последних на северных континентах [Borsuk-Białynicka, Alifanov, 1991]. Её можно дополнить предположением о таком же происхождении всех ящериц. Замечаний требует проблема связи с северными континентами Африки и Индостана. Традиционно эти территории воспринимаются частями Гондваны. Однако при утрате зоогеографической консолидации Пангеи в юре Африка и Индостан остались в зоне влияния северных континентов [Каландадзе, Раутиан, 1992; Kalandadze, Rautian, 1997]. По нашему мнению, распад Афроравразии привёл к формированию пяти основных центров диверсификации ящериц, в число которых входили, кроме Африки, Северная Америка, Европа (или Евроиндия), Центральная Азия и Юго-Восточная Азия.

Ископаемые данные свидетельствуют об исходной зоогеографической общности Центральной Азии и Юго-Восточной Азии. При их изоляции после распада Афроравразии таксон *Xantusiomorpha* сформировал в Центральной Азии семейства *Hodzhakuliidae* и *Eoxantidae*, а в Юго-Восточной Азии – *Dibamidae*. В составе *Gekkota*, видимо, аналогично произошло формирование *Gekkonidae* s.l. (Центральная Азия) и *Pugorodidae* (Юго-Восточная Азия).

**Ящерицы и палеозоогеографическая история Центральной Азии.** Для позднемеловых ассоциаций ящериц Центральной Азии отмечается смешанный состав. В них удаётся отметить как эндемичные таксоны, так и группы, мигрировавшие с других территорий: из Северной Америки (определяются по присутствию в неоком–апте Северной Америки и в позднем мелу или палеогене Южной Америки) и, предположительно, из Юго-Восточной Азии (определяются по отсутствию в Южной Америке и в раннем мелу Центральной Азии). Для обозначения семейств ящериц в качестве американских мигрантов важной является закономерность, указывающая на функционирование в конце раннего мела первой межамериканской фаунистической связи до начала азио-американской связи [Каландадзе, Раутиан, 1992; Kalandadze, Rautian, 1997]. Благодаря этой последовательности североамериканские группы расселились шире центрально-азиатских.

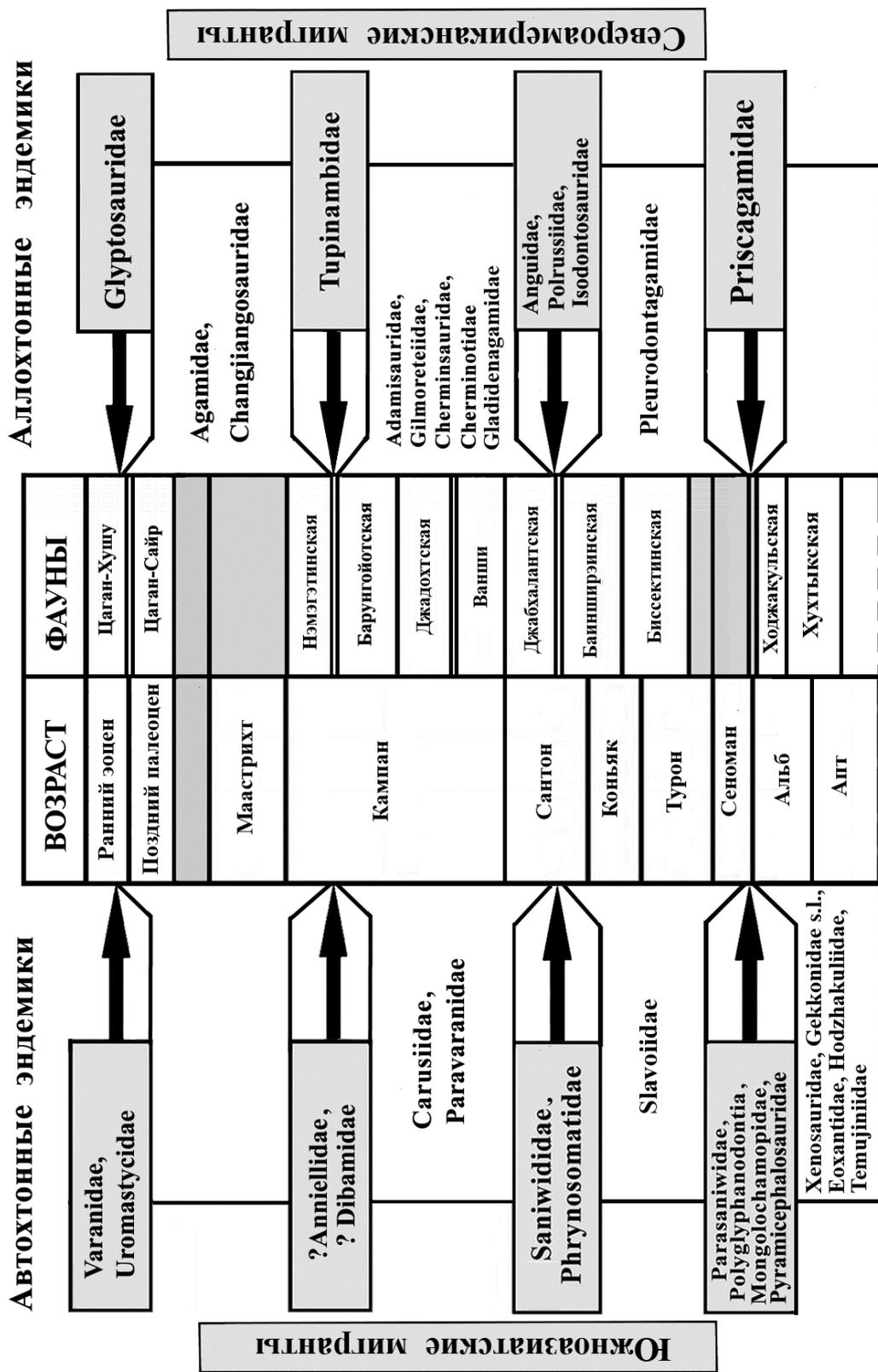


Рисунок 11 - Чередование фаз эндемизма и волн миграций, приуроченных к границам (показаны двойной линией) этапов исторического развития тетрапод Центральной Азии

Эндемики формируются в периоды изоляций Центральной Азии, тогда как мигранты появляются в моменты нарушения последних. Отметим, что североамериканские и юго-восточно-азиатские мигранты появляются в Центральной Азии одновременно. На примере ящериц можно говорить о двух типах эндемизма – автохтонного и аллохтонного (происхождение новых групп от местных и мигрировавших предков соответственно).

Важно учесть приуроченность появления мигрантов к границам этапов исторического развития тетрапод Центральной Азии и на их вселение несколькими волнами: на рубеже альба и сеномана, в середине сантона, в конце кампана и в палеогене (рис. 11). Повторяемость зоогеографических изоляций и их нарушение – следствие регулярных геологических событий, о которых упоминалось выше.

После двух кризисов разнообразия, в кампане и на рубеже мела и палеогена, состав центрально-азиатских ящериц полностью обновился. *Parasaniwidae*, которые пересекли мел–палеогеновый рубеж, вымерли к началу эоцена. Среди новых семейств первыми (в конце палеоцена) появляются *Changjiangosauridae* и *Agamidae*. Нельзя исключить, что последние сформировались в Центральной Азии в течение её мел-палеоценовой изоляции.

Условия для преодоления Берингии пресмыкающимися в палеогене сложились в момент максимального потепления – в раннем эоцене. Именно в это время активны мигранты из Северной Америки (*Glyptosauridae*) и Юго-Восточной Азии (*Varanidae*: *Saniwa*; *Uromastycidae*). Тогда же семейства *Agamidae* s.str. и *Uromastycidae* появляются в Северной Америке, Европе и в Индостане. Связь Индостана и Центральной Азии имела, предположительно, сначала опосредованный характер через Юго-Восточную Азию. Непосредственная фаунистическая связь двух территорий повлияла на распространение в Центральной Азии семейства *Arretosauridae*, а также нескольких групп змей, в том числе ужеобразных (меловые змеи на территории Центральной Азии пока не обнаружены).

В эоцене происходит выравнивание составов семейств ящериц на всех северных континентах. В раннем олигоцене в Центральную Азию проникает новый фаунистический элемент – *Lacertidae*. Этот факт указывает на начало прямой фаунистической связи Центральной Азии с Европой (рис. 12), где последняя группа разнообразно представлена в более ранних возрастах.

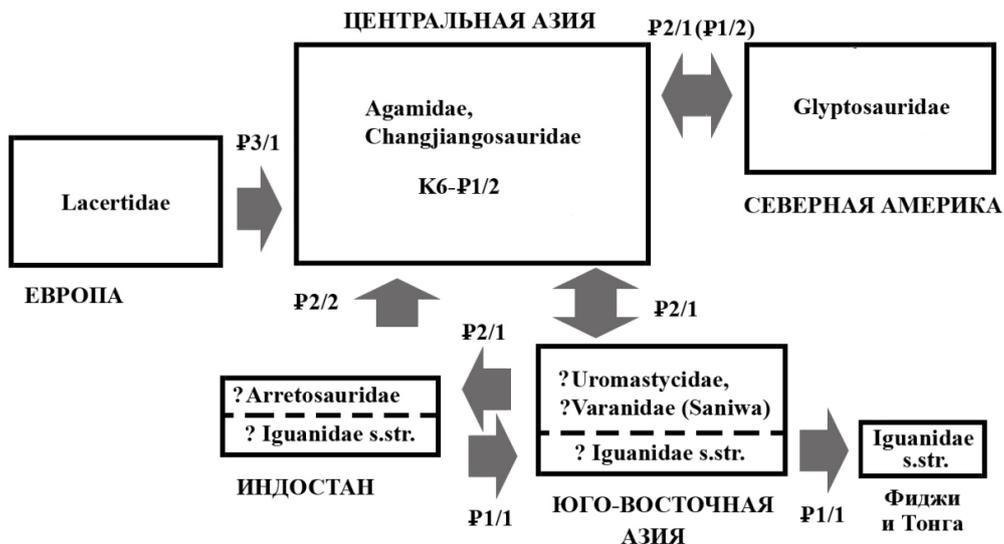


Рисунок 12 – Фаунистические связи Центральной Азии по ящерицам в палеогене

**Географическое происхождение и распространение Iguanomorpha.** Находки игуаноморф в позднем мелу Монголии и Китая допускают происхождение игуаний и игуаноморф за пределами Гондваны или на территории Лавразии [Borsuk-Białynicka, Alifanov, 1991]. В пользу этой гипотезы свидетельствуют данные о семействе Temujiniidae из местонахождения апт–альбских наземных тетрапод Хобур (Центральная Монголия). Они указывают не только на распространение игуаноморф на территории раннемеловой Центральной Азии, но и на их расселение в целом на северных континентах уже во второй половине юры [Алифанов, 2018].

В рамках предложенной выше и поддерживаемой нами гипотезы происхождения игуаноморф мы предполагаем, что все надсемейства этой группы имели различающееся географическое происхождение.

Среди современных надсемейств игуаноморф первыми способность к широкому расселению приобрели Phrynosomatoidea. Они, судя по ряду прямых и косвенных данных, произошли в раннем мелу Юго-Восточной Азии, в позднем мелу прошли в Северную Америку и далее в Евроиндию в момент образования меловой (турон–коньяк) Евроамерии. Распад последней привёл к становлению Crotaphytidae в изолированной Северной Америке и предков Opluridae и Arretosauridae в Евроиндии. Происхождение двух последних семейств связано с частями разделившейся в конце мела Евроиндии на собственно Европу и Индостан. В раннем кайнозое оплуриды проникают в Северную Америку и на Мадагаскар из Европы, а арретозавриды – в Центральную Азию из Индостана.

Поздний мел – начало расселения *Corytophanoidea* из Северной Америки. Тогда же группа появляется в Центральной Азии и Евроиндии, где, вероятно, сформировались *Polychrotidae* (*Tropiduridae* и *Corytophanidae* произошли в палеогеновой Северной Америке).

Как следует предположить, место происхождения *Iguanoidea* – Евроиндия. В позднем мелу эта территория распалась на две части: Европу и Индостан. Из палеогеновой Европы игуаноиды в виде *Iguanidae* s.str. проникают в Северную Америку, где также берут начало *Anolidae* и *Leioserphalidae*, а из Индостана – в Юго-Восточную Азию. Последнее направление расселения, по нашему мнению, документирует род *Brachylophus* (в семействе он наиболее архаичен), распространённый ныне на архипелагах Фиджи и Тонга (рис. 12).

В конце палеогена игуаноморфы вымирают в Европе, Африке и Азии. В миоцене некоторые семейства группы впервые заселили Южную Америку через Панамский перешеек.

**Географическое происхождение и распространение неигуаноморфных ящериц.** Хамелеоморфы микроотряда *Macrocercophalosauvia* возникли в Юго-Восточной Азии. Одна их часть сформировалась в позднем мелу Центральной Азии (*Macrocercophalosauridae*, *Cherminsauridae*), а другая (*Mongolochamoridae*) – распространилась на всех северных континентах. Родственные африканским *Rhoptoglossa* (*Chamaeleonidae*) *Priscagamia* возникли в Северной Америке. Обособление этих групп случилось после распада зоогеографической Афралавразии и деления Afroamerica в поздней юре на Северную Америку и Африку. Прискагамы проникли в позднем мелу в Центральную Азию, где произошли семейства *Pleurodontagamidae* и *Gladidenagamidae*. В Северной Америке берут начало *Priscagamidae*, которые, кроме Центральной Азии, проникли также в Евроиндию (группа зафиксирована в раннем эоцене Индии [Rana et al., 2013]).

Юго-Восточная Азия являлась территорией происхождения *Polyglyphanodontia* (платинотопалатинарные *Agamognatha*). Проникновение их в меловую Центральную Азию привело к формированию *Adamisauridae*, а в Северную Америку – *Polyglyphanodontidae*. Корни диплоглоссопалатинарных *Rachyglossa* уходят в Северную Америку. Здесь они, как и в Южной Америке, не получив развития, вымерли, в отличие от Центральной Азии, где сформировались *Agamidae* и *Changjiangosauridae* (корни этих двух семейств уходят в терминальный мел, который ископаемыми находками не представлен). В Юго-Восточной Азии, видимо, произошли *Uromastycidae*.

Небольшая и самая древняя часть семейств Scincogekkonomorpha происхождением связана с юрской Афроравразией (Paramacellodidae, Ardeosauridae, Globauridae, Dorsetisauridae). Видимо, в меловой Евроиндии произошли Scincidae, Shinisauridae, Lacertidae, Glyptosauridae и Necrosauridae. Много семейств берёт начало в мелу на изолированных континентах: в Северной Америке (Xantusiidae, Anguidae, Gymnophthalmidae, Anniellidae, Helodermatidae), в Юго-Восточной Азии (Pygopodidae, Saniwididae, Parasaniwididae, Varanidae, Dibamidae, часть Gekkonidae s.l.) и в Африке (Cordylidae s.l., Acontiidae, Feyliniidae).

В кайнозое на территории Центральной Азии новые семейства появляются в конце палеоцена автохтонно (Changjiangosauridae, Agamidae), в начале эоцена из Юго-Восточной Азии (Varanidae, Uromastycidae) и Северной Америки (Glyptosauridae), в среднем эоцене из Индостана (Arretosauridae), в раннем олигоцене из Европы (Lacertidae) и в неогене из Южной Азии или Африки (Scincidae).

Таким образом, в Центральной Азии произошло большое число новых семейств. Половина из них – Carusiidae, Eoxantidae, Nodzhakuliidae, часть Gekkonidae s.l., Paravaranidae, Slavoiidae, Temujiniidae, Xenosauridae – автохтонные эндемики данной территории в ранне- и позднемеловое время. Другую половину составляют аллохтонные эндемики: Adamisauridae, Agamidae, Changjiangosauridae, Chermisauridae, Gilmoreteiidae, Gladidenagamidae, Cherminotidae, Pleurodontagamidae. Всего в Центральной Азии удаётся реконструировать происхождение 16 ископаемых и современных семейств. Последних установлено три: Xenosauridae, Gekkonidae s.l. и Agamidae.

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ**

В Центральной Азии ящерицы активно эволюционировали в течение мела и палеогена. Всего здесь удаётся отметить почти две трети семейств от числа известных. Из них часть, составляющая немного менее половины, связана происхождением с территорией Центральной Азией. Подъём разнообразия ящериц носил волнообразный характер (абсолютный максимум достигнут в середине кампана). В составе позднемеловых ассоциаций отмечаются как автохтонные, так и аллохтонные группы. В раннем мелу последние отсутствуют, а в палеогене преобладают. Современные черты состав ящериц в Центральной Азии приобрёл в неогене.

Общее заключение следует из ряда полученных частных выводов в рамках, сформулированных выше защищаемых положений:

1. Для классификации ящериц с использованием ископаемых данных важны детали строения височных дуг (для них удаётся выявить сцинкогеккономорный и игуаниевый типы), нёбного комплекса (в нём наиболее распространены диплоглоссо- и платинотопалатинарный типы), нижней челюсти (сцинкоморфный, лацертогеккотовый, ангвиморфный, мозазавро-тейюморфный, игуаноморфный и агамо-хамелеоморфный типы), зубов, включая подтипы прикрепления (гипер-, эу- и субплевродонтный), и остеодерм (их отсутствие, развитие и форма). Специфической особенностью ящериц, в отличие от других групп скватат, является амфикинетизм.

2. Разнообразие морфологических и палеонтологических данных адекватна морфо-типологическая макроклассификация, в которой ящерицы представлены отрядом *Lacertilia*. Он может быть разделён на два подотряда, шесть инфраотрядов (*Scincogekkonomorpha*: *Anguimorpha*, *Scincomorpha* и *Lacertognatha*; *Iguania*: *Iguanota*, *Chamaeleomorpha* и *Agamognatha*) и 14 микроотрядов, включающих более 60 семейств. На территории Центральной Азии в течение мезозоя и палеогена было распространено 38 семейств.

3. Эволюция центрально-азиатских ящериц может быть представлена в виде трёх этапов разнообразия: юрско–раннемелового (доминирование *Scincomorpha*: *Paramacellodidae* в юре, *Ardeosauridae* в раннем мелу и *Hodzhakuliidae* в апт–альбе), позднемелового (*Chamaeleomorpha*: *Priscagamidae*, *Mongolochamopidae* и *Gilmoretteiidae*) и палеогенового (*Agamognatha*: *Changjiangosauridae*, *Uromastycidae*, *Agamidae*).

4. Семейственная и родо-видовая дивергенция ящериц на территории Центральной Азии активно проходила в периоды потепления климата. Подъёмы разнообразия совпадают с максимумами температур в апт–альбе, сантоне–кампане и палеогене. Максимальный спад разнообразия группы пришёлся на поздний кампан.

5. В позднем мелу у ящериц отмечается высокое разнообразие строения зубов, маркирующее расширение пищевого спектра. Кроме исходной насекомоядности, некоторые группы уклоняются в сторону растительноядности (*Macrocephalosauria*, *Priscagamia*) и питания мелкими позвоночными (*Platynota*). В палеогене среди ящериц процветали семейства (*Pachyglossa*), сформировавшие универсальный стригуще-режущий тип укуса.

6. Данные по распространению ископаемых ящериц в общих чертах соответствуют реконструкциям зоогеографических связей крупных участков суши от юры до конца палеогена, разработанным Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом (1992; Kalandadze, Rautian, 1997). Указанные реконструкции могут быть дополнены в части последовательности распада зоогеографической Афралавразии в юре, повторности связей Центральной Азии с соседними территориями в позднем мелу и при реконструкции фаунистических связей Центральной Азии с Юго-Восточной Азией и Индостаном в палеогене.

7. Центральная Азия функционировала как самый активный центр диверсификации семейств ящериц. В число подобных центров входили также Юго-Восточная Азия, Северная Америка, Евроиндия и зоогеографически связанная с ними Африка. Центром происхождения ящериц в целом и всех инфраотрядов этой группы, включая *Iguania*, представляется среднеюрская Афралавразия.

8. К числу автохтонных семейств ящериц Центральной Азии относятся: *Eoxantidae*, *Hodzhakuliidae*, *Gekkonidae* s.l., *Xenosauridae* s.str., *Temujiniidae*, *Carusiidae*, *Slavoiiidae*, *Paravaraniidae*, *Cherminotidae*, *Gladidenagamidae*, *Pleurodontagamidae*, *Gilmoreteiidae*, *Cherminosauridae*, *Adamisauridae*. Появление названных групп приурочено к фаунистическим изоляциям обсуждаемого палеоконтинента в течение раннего мела (пять семейств), сеномана–сантона (два семейства) и сантона–кампана (семь семейств). Происхождение ещё двух семейств (*Agamidae* и *Changjiangosauridae*), предположительно, связано с последней изоляцией Центральной Азии, оформившейся в конце мела и в начале палеоцена.

9. Зоогеографические связи Центральной Азии в мезозое и раннем кайнозое с соседними центрами диверсификации привели к появлению на её территории мигрантов из Северной Америки (*Priscagamidae*, *Tupinambidae*, *Polrussiidae*, *Isodontosauridae*, *Anguidae* в позднем мелу; *Glyptosauridae* в палеогене) и Юго-Восточной Азии (*Parasaniwidae*, *Saniwididae*, *Mongolochamopidae*, *Pyramicephalosauridae*, *Phrynosomatidae* в позднем мелу и *Uromastycidae*, *Varanidae*: *Saniwa* в палеогене). Роль в становлении разнообразия ящериц Центральной Азии в палеогене сыграли также Индостан (*Arretosauridae*) и Европа (*Lacertidae*). Часть семейств (*Paramacellodidae*, *Dorsetisauridae*, *Bavarisauridae*, *Ardeosauridae* и *Globauridae*) меловая Центральная Азия унаследовала со времени её вхождения в состав юрской Афралавразии.

## ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монографии (авторские и коллективные):

1. *Alifanov, V.R.* The fossil record of Cretaceous lizards of Mongolia // *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia* / Editors: M.Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin [et al.]. – Cambridge University Press, 2000. – P. 368-389.

2. *Алифанов, В.Р.* Макроцефалозавры и ранние этапы эволюции ящериц Монголии / В.Р. Алифанов – М: ГЕОС, 2000 (Тр. Палеонтологического ин-та. Т. 272). – 126 с.

3. *Алифанов, В.Р.* Lacertilia // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / под ред. Е.Н. Курочкина, А.В. Лопатина. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – М: ГЕОС, 2012. – С. 7-136.

4. *Алифанов, В.Р.* Serpentes // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / под ред. Е.Н. Курочкина, А.В. Лопатина. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – М: ГЕОС, 2012. – С. 137-152.

5. *Алифанов, В.Р.* Надотряд Dinosauria / Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / под ред. Е.Н. Курочкина, А.В. Лопатина. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – М: ГЕОС, 2012. – С. 153-157.

6. *Алифанов, В.Р.* Подотряд Theropoda // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / под ред. Е.Н. Курочкина, А.В. Лопатина. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – М: ГЕОС, 2012. – С. 169-240.

7. *Алифанов, В.Р.* Отряд Ornithischia // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / под ред. Е.Н. Курочкина, А.В. Лопатина. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – М: ГЕОС, 2012. – С. 241-308.

Статьи в рецензируемых журналах:

8. *Алифанов, В.Р.* Древнейший геккон (Lacertilia, Gekkonidae) из нижнего мела Монголии / В.Р. Алифанов // Палеонтол. журн. – 1989. – № 1. – С. 124-126.

9. *Алифанов, В.Р.* Новые прискагамы (Lacertilia) из верхнего мела Монголии / В.Р. Алифанов // Палеонтол. журн. – 1989. – № 4. – С. 73-87.

10. *Алифанов, В.Р.* Ревизия *Tinosaurus asiaticus* Gilmore (Agamidae) / В.Р. Алифанов // Палеонтол. журн. – 1991. – № 3. – С. 115-119.

11. *Borsuk-Bialynicka, M.* First asiatic 'iguanid' lizards in the late Cretaceous of Mongolia / M. Borsuk-Bialynicka, V.R. Alifanov // *Acta Palaeontol. Polonica.* – 1991. – V. 36. – № 3. – P. 325-342.
12. *Алифанов, В.Р.* Новые ящерицы семейства Macrocephalosauridae (Sauria) из верхнего мела Монголии и критические замечания о системе Teiidae (sensu Estes, 1983) / В.Р. Алифанов // *Палеонтол. журн.* – 1993. – № 1. – С. 57–74.
13. *Алифанов, В.Р.* Ящерицы верхнего мела Монголии и проблема первого межамериканского контакта / В.Р. Алифанов // *Палеонтол. журн.* – 1993. – № 3. – С. 79-85.
14. *Alifanov, V.R.* Some peculiarities of the Cretaceous and Palaeogene lizard faunas of the Mongolian People's Republic / V.R. Alifanov // *Kaupia. Darmstadter Beitrage Naturgeschichte.* – 1993. – Hf. 3. – P. 9-13.
15. *Алифанов, В.Р.* Ящерицы семейств Priscagamidae и Hoplocercidae (Sauria, Iguania): филогенетическое положение и новые представители из позднего мела Монголии / В.Р. Алифанов // *Палеонтол. журн.* – 1996. – № 3. – С. 100-118.
16. *Kordikova, E.* Small vertebrates from the late Cretaceous and early tertiary of the Northeastern Aral Sea region, Kazakhstan / E. Kordikova, P.D. Polly, V.R. Alifanov [et al.] // *J. Paleontol.* – 2001. – V.75. – № 2. – P. 390-400.
17. *Алифанов, В.Р.* Два новых динозавра инфраотряда Neoceratopsia (Ornithischia) из отложений верхнего мела Нэмэгэтинской котловины, Монголия / В.Р. Алифанов // *Палеонтол. журн.* – 2003. – № 5. – С. 77-88.
18. *Godefroit, P.* A re-appraisal of *Aralosaurus tuberiferus* (Dinosauria, Hadrosauria) from the Late Cretaceous of Kazakhstan / P. Godefroit, V.R. Alifanov, Ju.L. Bolotsky // *Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belgique. Sci. terre.* – 2004. – V. 74, suppl. – P. 139-154.
19. *Алифанов, В.Р.* *Parauromastyx gilmorei* gen. et sp. nov. (Isodontosauridae, Iguania) – новая ящерица из позднего мела Монгольской Народной Республики / В.Р. Алифанов // *Палеонтол. журн.* – 2004. – № 2. – С. 87-92.
20. *Алифанов, В.Р.* Миниатюрный рогатый динозавр *Gobiceratops minutus* gen. et sp. nov. (Bagaceratopidae, Neoceratopsia) из позднего мела Монголии / В.Р. Алифанов // *Палеонтол. журн.* – 2008. – № 6. – С. 49-60.

21. Алифанов, В.Р. Новые акродонтные ящерицы (Lacertilia) из среднего эоцена Монголии / В.Р. Алифанов // Палеонтол. журн. – 2009. № 6. С. 68-77.

22. Алифанов, В.Р. Ящерицы семейства Arretosauridae Gilmore, 1943 (Iguanomorpha, Iguania) из палеогена Монголии / В.Р. Алифанов // Палеонтол. журн. – 2012. – № 4. – С. 80-87.

23. Аверьянов, А.О. Новое в изучении остатков утконосых динозавров (Ornithischia, Hadrosauridae) из верхнемеловых отложений Таджикистана / А.О. Аверьянов, В.Р. Алифанов // Палеонтол. журн. – 2012. – № 5. – С. 67-73.

24. Daza, J.D. A redescription and phylogenetic reinterpretation of lizard *Hoburogekko suchanovi* Alifanov 1989 (Squamata: Gekkota) / J.D. Daza, V.R. Alifanov, A.M. Bauer // J. Vertebr. Paleontol. – 2012. – V. 32. – № 6. – P. 1303-1312.

25. Алифанов, В.Р. *Desertiguana gobiensis* gen. et sp. nov. – ящерица (Phrynosomatidae, Iguanomorpha) из позднего мела Монголии / В.Р. Алифанов // Палеонтол. журн. – 2013. – № 4. – С. 65-73.

26. Алифанов, В.Р. Ящерицы семейства *Hodzhakuliidae* (Scincomorpha) из местонахождения Хобур / В.Р. Алифанов // Палеонтол. журнал. 2016. – № 5. – С. 73-82.

27. Алифанов, В.Р. Гипотеза лавразийского происхождения игуаноморфных ящериц в свете новых данных палеонтологии / В.Р. Алифанов // Вестник СПбГУ. – Сер. 3. – 2016. – Вып. 3. – С. 9-13.

28. Алифанов, В.Р. Гигантская морская ящерица со склона Золотого хребта на Чукотке / В.Р. Алифанов, А.А. Грабовский // Природа. – 2017. – № 1. – С. 43-47.

29. Алифанов, В.Р. Ящерицы семейства *Temujiniidae* (Iguanomorpha): находки из апт-альба Монголии, классификация и географическое происхождение / В.Р. Алифанов // Палеонтол. журнал. – 2018. – № 6. – С. 63-73.

30. Alifanov, V.R. A new platynotan lizard (*Parasaniwidae*, Anguimorpha) from Late Paleocene of South Mongolia / V.R. Alifanov // Paleontol. J. – 2018. – V. 52. – № 12. – P. 1432-1435.

Статьи в нерецензируемых изданиях (сборниках, материалах конференций, журналах и электронных ресурсах):

31. Алифанов, В.Р. Новые ящерицы (Lacertilia, Teiidae) из верхнего мела Монголии / В.Р. Алифанов // Ископаемые рептилии и птицы Монголии. – М.: Наука, 1988 (Тр. Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции. Вып. 34). – С. 90-100.

32. Алифанов, В.Р. В мире древних ящериц / В.Р. Алифанов // В мире животных. 2004. – № 9. – С. 2-9.

33. Алифанов В.Р. Ящерицы в эпоху динозавров / В.Р. Алифанов // Природа. – 2007. – № 9. – С. 47-58.

34. Алифанов, В.Р. Современное разнообразие и распространение игуаноморфных ящериц (Iguanidae s.l.) в свете последних палеонтологических находок в Азии // Современные проблемы биологической эволюции: материалы II Международной конференции, 11-14 марта / под ред. Н.И. Трегуба, Т.М. Кабанова. – ГДМ, 2014. – С. 333-335.

35. Алифанов, В.Р. Этапы эволюции динозавров в позднем мелу Азии // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Сб. научных трудов / под ред. Е.Ю. Барабошкина, В.С. Маркевич, Е.В. Бугдаевой [и др.]. – Владивосток: Дальнаука, 2014. – С. 23-26.

36. Алифанов, В.Р. Ящерицы и зоогеографическая история Центральной Азии в мелу // Меловая система России и ближнего зарубежья. Сб. научных трудов / под ред. Е.Ю. Барабошкина. – Симферополь: Черноморпресс, 2016. – С. 28-30.

37. Алифанов, В.Р. Варан: История современного дракона [Электронный ресурс: интернет-журнал “Постнаука”] – Режим доступа : <https://postnauka.ru/longreads/73471> (дата обращения: 9 марта 2017).

38. Алифанов, В.Р. Подъём и спад разнообразия ящериц в меловое время // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Материалы IX Всероссийского совещания 17-21 сентября 2018 г., НИУ “БелГУ” / под ред. Е.Ю. Барабошкина, Т.А. Липницкой, А.Ю. Гужикова. – Белгород: Политерра, 2018. – С. 28-31.

#### Тезисы докладов:

39. Алифанов, В.Р. Древнейшие этапы эволюции ящериц на территории Монголии / В.Р. Алифанов // Основные результаты исследований Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции за 1969–1988 гг. (тезисы докладов). – М.: Наука, 1989. – С. 15-16.

40. Alifanov, V.R. Some features of the Cretaceous and Paleogene lizard faunas of the Mongolia People Republic / V.R. Alifanov, L.P. Tatarinov // International Conference Monument Grube Messel – Perspectives and Relationships (Abstracts) – Hessisches Landesmuseum Darmstadt Geol., Palaontol., Mineralog. Abt., 1991. – S. 5.

41. *Kordikova, E.G.* First known occurrence of varanoid and scinciform lizards / E.G. Kordikova, P.D. Polly, V.R. Alifanov [et al.] // The Upper Cretaceous of South-Western Kazakhstan. 3rd World Congress of Herpetology. Abstracts. – Prague, 1997. – P. 249.

42. *Алифанов, В.Р.* Палеонтология и ключевые проблемы изучения акродонтных ящериц / В.Р. Алифанов // Международная конференция “Проблемы палеонтологии Центральной Азии” (к 40-летию Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции) – М.: ПИН РАН, 2009. – С. 12-15.

43. *Алифанов, В.Р.* Этапы эволюции ящериц (Lacertilia) в юре и раннем мелу / В.Р. Алифанов // Палеострат-2014. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва 27–29 января 2014 г. Тезисы докладов. – М.: ПИН РАН, 2014а. – С. 5-7.

44. *Алифанов, В.Р.* Ящерицы местонахождения Хобур / В.Р. Алифанов // Палеонтология Центральной Азии и сопредельных регионов. Международная конференция к 45-летию Совместной Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции (СРМПЭ). Сб. тезисов Международной конференции. – М.: ПИН РАН, 2014б. – С. 11-12.

45. *Алифанов, В.Р.* Палеонтология сцинкоморфных ящериц / В.Р. Алифанов // Палеострат-2015. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва 26–28 января 2015 г. Тезисы докладов. – М.: ПИН РАН, 2015. – С. 9-10.

46. *Алифанов, В.Р.* Палеонтология и географическое происхождение "игуан" / В.Р. Алифанов // Палеострат-2017. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 28 января–1 февраля 2017 г. Тезисы докладов. – М.: ПИН РАН, 2017. – С. 3-4.

Отпечатано в ОМТ ПИН РАН  
Москва, Профсоюзная ул., д. 123  
Объём – 2.25 усл. п.л.  
Тираж 100 экз.

