

В. Р. Алифанов

ГИПОТЕЗА ЛАВРАЗИЙСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ ИГУАНОМОРФНЫХ ЯЩЕРИЦ В СВЕТЕ НОВЫХ ДАННЫХ ПАЛЕОНТОЛОГИИ*

Гипотеза первичного распространения игуаноморфных (Iguanidae s.l.) ящериц на территории древнего континента Лавразия впервые представлена в развернутом виде. Она предполагает наличие двух субцентров географического происхождения названной группы: восточного (Центральная и Юго-Восточная Азия) и западного (Северная Америка). Первый связан с возникновением таксона Phrynosomatoidea, а второй — с Iguanoidea. Библиогр. 8 назв. Ил. 1.

Ключевые слова: ящерицы, игуаноморфы, классификация, палеонтология, палеозоогеография, Лавразия.

V. R. Alifanov

THE HYPOTHESIS OF THE LAURASIAN ORIGIN OF IGUANOMORPHAN LIZARDS IN THE LIGHT OF NEW PALEONTOLOGICAL DATA

Borissiak Paleontological Institute RAS, 123, Profsoyuznaya ul., Moscow, 117647, Russian Federation; valifan@paleo.ru

The hypothesis of the initial distribution of iguanomorphan (Iguanidae s.l.) lizards on the territory of the ancient continent Laurasia is represented for the first time in detail. It proposes the formation of two subcentres of geographic origin for this group. The first one is East Laurasia (Central Asia and South-East Asia), associated with an initial expansion of Phrynosomatoidea. The second is West Laurasia (North America), associated with the appearance of Iguanoidea. Refs 8. Figs 1.

Keywords: lizards, Iguanomorpha, classification, palaeontology, paleozoogeography, Laurasia.

При обсуждении хода географического расселения ящериц (Lacertilia) таксону Iguanomorpha (ранее — Iguanidae s.l.) часто приписывается происхождение на территории древнего континента Гондвана. Последняя гипотеза строится на допущении филогенетической архаичности этой группы, а также на факте ее современного распространения, охватывающего Южную и Северную Америки, Мадагаскар, Галапагосские острова, архипелаги Фиджи и Тонга. Значение придается аллопатричности игуаноморф и родственным им Pachyglossa (Agamidae s.l.), которые, как считается, произошли на северных территориях. По мнению Р.Эстеса [1], в начале кайнозоя игуаноморфы проникли из Южной Америки в Северную Америку, используя растительные плоты, и далее по сухопутному мосту заселили Европу, где они известны палеонтологически.

Сценарию распространения игуаноморф с «юга» на «север» в кайнозое прямо противоречат находки их представителей в позднем мелу Монголии, Китая и Северной Америки. Они не только ставят под сомнение детали гондванской гипотезы, но и допускают возможность происхождения обсуждаемой группы на территории Лавразии [2, 3]. Полностью гондванскую гипотезу опровергают находки игуаноморф в раннем мелу Центральной Азии, которая в это время находилась в фаунистической изоляции [4]. Речь идет об остатках представителя ископаемого

В. Р. Алифанов (valifan@paleo.ru): Палеонтологический институт РАН, Российская Федерация, 117647, Москва, Профсоюзная улица, 123.

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 16-05-00408).

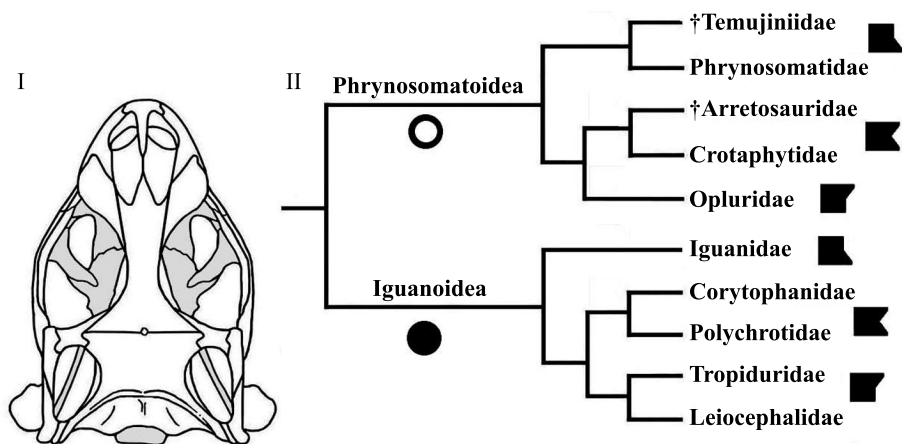
© Санкт-Петербургский государственный университет, 2016

семейства *Temujiniidae* (типовой род — *Temujinia* Gao et Norell, 2000 — происходит из позднего мела Монголии; рисунок, I) в местонахождении апт-альбских наземных тетрапод Хобур (Центральная Монголия).

Реконструкция путей географического распространения игуаноморф невозможна без решения проблемы их классификации. Современные работы дробят обсуждаемую группу на несколько семейств [см., например, 5, 6], для которых ясной краниологической характеристики, подразумевающей сочетание данных неонтологии и палеонтологии, не установлено. Наше исследование этой проблемы приводит к иному результату. Оно позволяет создать собственную классификацию, допуская, например, разделение игуаноморф на два надсемейства: *Phrynosomatoidea* (*Phrynosomatidae* s.str., †*Arretosauridae*, *Crotaphytidae*, *Opluridae*, †*Temujiniidae*) и *Iguanoidea* (*Iguanidae* s.str., *Anolidae*, *Corytophanidae*, *Leiocephalidae*, *Polychrotidae*, *Tropiduridae*). Их главное отличие заключено в разном состоянии краев зубной кости, которые смыкаются вокруг меккелева канала, оставляя широкую или узкую щель (неполная тубулярность), у *Phrynosomatoidea* или срastaются без следов шва (полная тубулярность) у *Iguanoidea*. Кроме этого, в рамках двух основных морфотипов параллельно формируются сходные и стабильно проявляющиеся во времени варианты строения заднего края зубных костей (рисунок, II). Их можно оценить по длине супраангулярного отростка, имеющего укороченный, нормальный и удлиненный типы.

Указанные признаки позволяют установить, что в составе *Phrynosomatoidea* семейство *Phrynosomatidae* не является монофилетической группой. Ядро этого таксона (группа *Phrynosoma*), представленное распространенным ныне в Северной Америке типовым родом и рядом позднемеловых форм из позднего мела Монголии (*Desertiguana* Alifanov, 2013; *Igua* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991; *Zapsosaurus* Gao et Norell, 2000), Китая (*Anchaurosaurus* Gao et Hou, 1995) и Северной Америки (*Snephasaurus* Gao et Fox, 1996), проявляет сходство с упоминавшимися центральноазиатскими *Temujiniidae*. Обе группы составляют архаичную часть фриносоматоидей, судя по короткому супраангулярному отростку их зубных костей. Более продвинутыми в надсемействе следует считать *Arretosauridae* из палеогена Монголии и Китая, часть «зоологических» фриносоматоидей (песчаные ящерицы, группа *Sceloporus*), современных североамериканских *Crotaphytidae* и мадагаскарских *Opluridae*. Основанием для этого служит удлиненный супраангулярный отросток, который всегда пересекает уровень переднего супраангулярного отверстия. По нормальному типу строения зубных костей (супраангулярный и ангулярный отростки зубных костей примерно равны) ископаемые *Arretosauridae* близки к песчаным ящерицам и *Crotaphytidae* [7]. Наиболее продвинутой в надсемействе группа — *Opluridae* — демонстрирует удлиненный тип супраангулярного отростка.

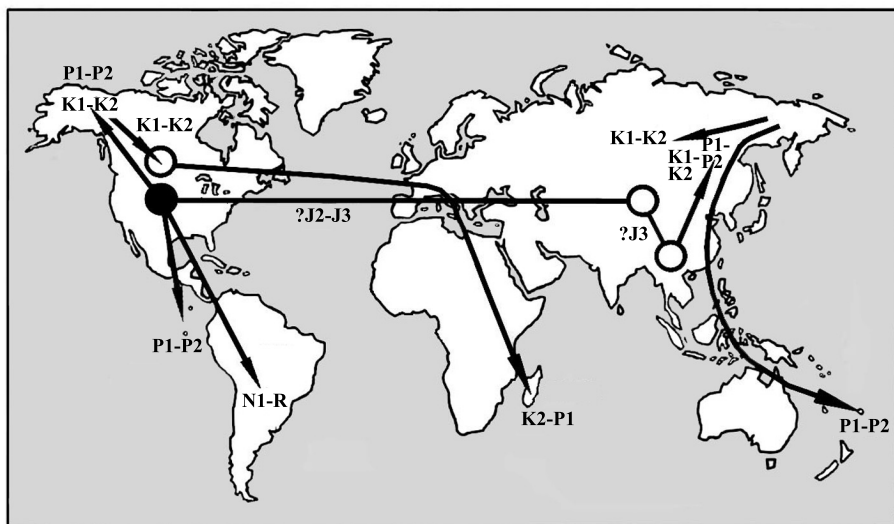
Географически фриносоматоиды происходят в Палеоазии, отделившейся в юре от остальной Лавразии Тургайским проливом [4]. За этой изоляцией последовало разделение Палеоазии на Центральную (†*Temujiniidae*) и Юго-Восточную (меловые *Phrynosomatidae* и, возможно, палеогеновые *Arretosauridae*; обе группы появляются в летописи в разное время вместе с разными группами *Platynota*) части. После кратковременной фаунистической консолидации названных территориальных блоков друг с другом и с Северной Америкой на рубеже раннего и позднего мела последний континент стал вторичным центром происхождения для *Crotaphytidae*.



Обозначения типов строения зубных костей:

- неполная тубулярность
- полная тубулярность
- укороченный
- ▣ нормальный
- ▤ удлиненный

III



- ?J2-J3
- центр происхождения Iguanoidea
- центр происхождения Phrynosomatoidea
- центры происхождения Phrynosomatoidea
- вторичный центр происхождения
- прохорезы

Реконструкция черепа *Temujinia ellisoni* (Temujiniidae) из позднего мела Монголии (I), филогенетических связей семейств (II) и направлений распространения Iguanoidea (III).

Это же относится и к Opluridae, которых, по нашим данным, кроме современных форм, представляет ископаемый *Parasauromalus* Gilmore, 1928 из эоцена Вайоминга и Калифорнии. В начале кайнозоя Северная Америка устанавливает фаунистическую связь с Европой и Африкой [4], что позволяет оплюридам распространиться на африканский континент и Мадагаскар (рисунок, III). Случилось это в раннем палеоцене, т. е. накануне формирования кайнозойской Берингии, благодаря которой в Северную Америку и Европу проникли имеющие центральноазиатское происхождение *Pachyglossa*.

Древнейшие игуаноиды отмечаются в позднем мелу Центральной Азии (*Polrusia* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991; *Xihaina* Gao et Hou, 1995). Это — также и самые архаичные представители надсемейства, близкие к *Iguanidae* s.str. Мы предполагаем, что игуаноиды проникли в Центральную Азию из Северной Америки. На еще одно такое проникновение указывает присутствие на Фиджи и Тонга *Iguanidae* s.str. Учитывая, что обитающая на этих архипелагах форма (*Brachylophus*) отличается в семействе наиболее простым строением зубов, событие произошло на самом раннем этапе эволюции этой группы.

Заселение игуаноидами удаленных в море Галапагосских островов, видимо, также случилось на начальном этапе дивергенции *Iguanidae* s.str., возможно, на рубеже мезозоя и кайнозоя или в самом начале кайнозоя. Территорией старта была Северная Америка, где это семейство, как мы предполагаем, возникло (рисунок, III).

В Южную Америку архаичные игуаноидеи могли проникнуть еще в конце раннего мела (до возникновения Берингийского моста на рубеже раннего и позднего мела, но после обособления Австралии от Антарктиды). Отсутствие точных определений донеогеновых находок пока не позволяет признать этот континент вторичным центром происхождения для каких-либо конкретных семейств. Единственный установленный южноамериканский род «игуаноморф» — *Pristiguana* Estes et Price, 1973 из позднего мела Бразилии — может быть отнесен к современным *Hoploceratidae*. По нашим данным, это семейство входит в состав хамелеоморфных *Priscagamia*, давших большое разнообразие форм и групп (в том числе с агамообразной зубной системой) в позднем мелу Монголии и Китая [8]. Вторая волна расселения продвинутых групп игуаноморф прошла в Южную Америку вместе с формированием Панамского перешейка в позднем миоцене (рисунок, III).

Литература

1. Estes R. The fossil record and early distribution of lizards // Advance in herpetology and Evolutionary biology: Essays in Honor of Ernest E. Williams. Massachusetts, Cambridge: Museum Compar. Zool., 1983. P. 365–398
2. Borsuk-Bialynicka M., Alifanov V.R. First asiatic 'iguanaid' lizards in the late Cretaceous of Mongolia // Acta Palaeontol. Polonica. 1991. Vol. 36, № 3. P. 325–342.
3. Gao K., Hou L. Late Cretaceous fossil record and paleobiogeography of iguanian squamates // Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota (Short Papers). Beijing: China Ocean Press, 1995. P. 47–50.
4. Kalandadze N. N., Rautian A. S. Historical zoogeography of terrestrial tetrapods and new method of global palaeogeographical reconstructions // Evolution of the biosphere. Records Queen Victoria Mus., Art Gallery Launceston, № 104. Launceston, 1997. P. 95–98.
5. Frost D. R., Etheridge R. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata) // Miscel. Public. Univ. Kansas. 1989. № 81. P. 1–65.

6. Frost D. R., Etheridge R., Janies D., Titus T. A. Total evidence, sequence alignment, evolution of poly-chrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania) // *Amer. Museum Novitat.* 2001. № 3343. P. 1–38.

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

8. Алифанов В. Р. Lacertilia // *Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов.* М: ГЕОС, 2012. С. 7–136.

Для цитирования: Алифанов В. Р. Гипотеза лавразийского происхождения игуаноморфных ящериц в свете новых данных палеонтологии // *Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология.* 2016. Вып. 3. С. 10–14. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.302

References

1. Estes R. The fossil record and early distribution of lizards. *Advance in herpetology and Evolutionary biology: Essays in Honor of Ernest E. Williams.* Massachusetts, Cambridge, Museum Compar. Zool., 1983, pp. 365–398.

2. Borsuk-Bialynicka M., Alifanov V. R. First asiatic 'iguanid' lizards in the late Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontol. Polonica*, 1991, vol. 36, issue 3, pp. 325–342.

3. Gao K., Hou L. Late Cretaceous fossil record and paleobiogeography of iguanian squamates. *Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota (Short Papers).* Beijing, China Ocean Press, 1995, pp. 47–50.

4. Kalandadze N. N., Rautian A. S. Historical zoogeography of terrestrial tetrapods and new method of global palaeogeographical reconstructions. *Evolution of the biosphere.* Records Queen Victoria Mus., Art Gallery Launceston, issue 104, Launceston, 1997, pp. 95–98.

5. Frost D. R., Etheridge R. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *Miscel. Public. Univ. Kansas*, 1989, issue 81, pp. 1–65.

6. Frost D. R., Etheridge R., Janies D., Titus T. A. Total evidence, sequence alignment, evolution of poly-chrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania). *Amer. Museum Novitates*, 2001, issue 3343, pp. 1–38.

7. Alifanov V. R. Iashcheritsy semeistva Arretosauridae Gilmore, 1943 (Iguanomorpha, Iguania) iz paleogena Mongolii [Lizards of the family Arretosauridae Gilmore, 1943 (Iguanomorpha, Iguania) from the Paleogene of Mongolia]. *Paleontol. zhurnal*, 2012, issue 4, pp. 80–87. (In Russian)

8. Alifanov V. R. Lacertilia [Lacertilia]. *Iskopaemye pozvonochnye Rossii i sopredel'nykh stran. Iskopaemye reptilii i ptitsy. Chast' 2. Spravochnik dlia paleontologov, biologov i geologov* [Fossil vertebrates of Russia and adjacent countries. The reference book for palaeontologists, biologists and geologists. Fossil Reptiles and Birds. Part 2]. Moscow: GEOS, 2012. P. 7–136. (In Russian)

For citation: Alifanov V. R. The hypothesis of the laurasian origin of iguanomorphan lizards in the light of new paleontological data. *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, 2016, issue 3, pp. 10–14. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.302

Статья поступила в редакцию 11 января 2016 г., принята 9 февраля 2016 г.

Сведения об авторе:

Алифанов Владимир Рудольфович — кандидат биологических наук

Alifanov Vladimir R. — PhD