



ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Основаны в 1932 году
Том 298

В.Р. Алифанов

**НАЗЕМНЫЕ ЯЩЕРИЦЫ (LACERTILIA)
МЕЗОЗОЯ И РАННЕГО КАЙНОЗОЯ
ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ**

Москва
2022

УДК 551.86:551.87:568.112/.113

ББК 28.1

Утверждено к печати Ученым советом
Палеонтологического института
им. А.А. Борисяка Российской академии наук

Р е ц е н з е н т ы:

доктор биологических наук И.А. Вислобокова,
доктор биологических наук Г.О. Черепанов

ISBN 978-5-907366-86-2

Книга содержит новые сведения по морфологии, систематике, стратиграфическому и географическому распространению ископаемых ящериц (отряд Lacertilia) Центральной Азии (Монголия и прилежащие страны). Столь широкий охват данных в исследованиях по истории группы для данной территории ранее не предпринимался. При обсуждении эволюции ящериц учтена такая сложная морфо-физиологическая адаптация, как кинетизм черепа. Данная особенность позволяет аргументированно представить этих пресмыкающихся монофилетическим таксоном, что расходится с текущими представлениями. Ряд признаков черепа, нижней челюсти и зубов впервые охарактеризован морфо-типологически. Классификация ящериц, разработанная автором на основе краниологических данных (в частности, кинетизма черепа) и эволюционно-таксономического подхода, содержит 23 таксона группы отряда и более 60 семейств (автором выделены 9 и 15, соответственно). Систематический обзор дан для 100 видов, из которых 54 выделены автором. Для Центральной Азии прослежены этапы исторического развития фаун наземных тетрапод позднего мела и этапы эволюции ящериц вплоть до конца палеогена. Отмечены зависимость динамики разнообразия ящериц от изменений климата и связь появления и распространения группы с эволюцией цветковых растений. Центром происхождения ящериц могла быть Афралавразия. Показана роль Центральной Азии в распространении вымерших и современных семейств ящериц как одного из первичных центров диверсификации, возникших после распада Афралавразии.

Наземные ящерицы (Lacertilia) мезозоя и раннего кайнозоя Центральной Азии / В. Р. Алифанов. (Тр. ПИН РАН. Т. 298). – М.: РАН. – 2022 – 452 с.

Terrestrial lizards (Lacertilia) of the Mesozoic and early Cenozoic of Central Asia / Alifanov V.R. (Trans. PIN RAS, vol. 298). Moscow: RAS, 2022, 452 p.



ISBN 978-5-907366-86-2

© ПИН РАН, 2022

© В.Р. Алифанов, 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
Глава I. Основные конструктивные и типологические особенности черепа, нижней челюсти и зубной системы ящериц	
Особенности фенестрации	9
Кинетизм черепа	15
Морфология некоторых элементов черепа	26
Нижняя челюсть	35
Зубная система	39
Остеодермы	48
Проблема полиморфизма у современных и ископаемых форм	49
Глава II. История и проблемы классификации ящериц	
Биологическая систематика и филогенетика: некоторые замечания	53
Развитие представлений о макроклассификации ящериц	58
Морфофилетическая классификация макротаксонов	71
Классификация Lacertilia до уровня семейств	92
Глава III. Систематическая часть	
К истории изучения ископаемых ящериц Центральной Азии	96
Проблемы изучения семейств, встреченных в ископаемом состоянии на территории Центральной Азии	100
Обзор родов, видов и таксонов в открытой номенклатуре	147
Глава IV. Ассоциации ящериц центральной Азии: возраст, этапы формирования и состав	
К вопросу о стратиграфии мела Монголии и Центральной Азии	258
Замечания о рогатых и утконосых динозаврах Центральной Азии	261
Позднемеловые фауны тетрапод Центральной Азии	269
Этапы эволюции ящериц Центральной Азии в мезозое и раннем кайнозое	276
Глава V. Ящерицы в биоценозах мела и палеогена центральной Азии	
Некоторые особенности биологии ящериц в свете данных палеонтологии	287

Типы питания у вымерших форм	290
Экологические предпосылки возникновения ящериц	296
Развитие разнообразия ящериц Центральной Азии в мелу и палеогене	297
Глава VI. Зоогеографическая история ящериц центральной Азии	
Общие замечания	307
Гипотезы географического происхождения ящериц	308
Центральная Азия и зоогеографическая история ящериц	313
О происхождении ящериц на территории Афралавразии и направлениях распространения некоторых таксонов	327
ВЫВОДЫ	340
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	342
Местонахождения ящериц в Монголии и Азиатских странах СНГ	
Юра	381
Нижний мел	382
Верхний мел	387
Палеоген	403
Постпалеогеновые местонахождения	408
Объяснения к фототаблицам	410

Введение

Ящерицы – одна из самых разнообразных и широко распространенных групп современных пресмыкающихся. Велик интерес к ее эволюции, знание которой без данных об ископаемой истории не может считаться исчерпывающим. Однако развитие палеонтологии ящериц оказалось ограничено редкостью и обычно фрагментарностью находок, объяснимыми быстрым посмертным разрушением и низкой вероятностью захоронения остатков, из-за собственных представителей группы небольших размеров и облегченного скелета. Проблема усугубляется многочисленными проявлениями параллелизмов, а также противоречиями во взглядах на филогенетические реконструкции и классификационные построения. Кроме того, в последнее время обсуждение ряда важных теоретических проблем проводится без должного учета данных морфологии. Это принижает значение таких важных для изучения группы структур, как череп, нижняя челюсть и зубная система. Между тем именно они лучше всего обеспечивают возможность работы с ископаемым материалом. Через него происходит морфологическая идентификация ископаемых и современных таксонов, а также осознается факт высокого разнообразия ящериц в прошлом.

Находки ископаемых ящериц из Монголии многочисленны, таксономически разнообразны, нередко имеют хорошую сохранность и представлены в широком возрастном диапазоне. Эти редко и выгодно сочетающиеся качества материала позволяют выйти за рамки обычно практикуемого описания отдельных находок в сочетании с фиксацией и обсуждением частных проблем, тем самым расширив область их применения, помимо классификационных обобщений и филогенетических построений, до реконструкции этапов эволюции, биостратиграфических корреляций, палеоэкологических и палеозоогеографических заключений. В целом речь может идти о реконструкции хода истории группы на одной территории в эпохи ее активной радиации. Такой подход в практике других исследований ограничен дефицитом ископаемых данных.

Монография посвящена истории ящериц на территории Центральной Азии, от их появления в палеонтологической летописи в средней юре до конца палеогена. Географическое название подразумевает регион, из которого происходит большое число ископаемых форм, и древнюю сушу, существовавшую в течение второй половины мезозоя и в самом начале кайнозоя.

Исследование основано на изучении одной из крупнейших в мире по количеству образцов коллекции ископаемых ящериц, хранящейся в фондах Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН); многие образцы имеют отличную сохранность и принадлежат к редким формам. В нее входят материалы из разновозрастных местонахождений Монголии: раннемеловых (Татал, Хобур), позднемеловых (Тугрикийн-Ширэ, Удан-Сайр, Хермин-Цав, Хульсан, Цаган-Хушу, Нэмэгэту, Гурилийн-Цав, Бугийн-Цав) и палеогеновых (Цаган-Сайр, Цаган-Хушу, Хайчин-Ула II, III, Хоер-Дзан, Эргилийн-Дзо). Часть образцов происходит из Казахстана и Таджикистана.

В основе коллекции ископаемых ящериц лежат сборы Совместной советско-монгольской (российско-монгольской) палеонтологической экспедиции. Вклад в ее пополнение внес Южно-Гобийский отряд ССМПЭ/СРМПЭ и его

руководитель – к.б.н. В.Ю. Решетов. В попутных поисках принимали участие другие отряды ССМПЭ/СРМПЭ, в том числе возглавляемые к.б.н. Ю.М. Губиным, к.б.н. Е.Л. Дмитриевой, к.б.н. Н.Н. Бахуриной, к.б.н. А.А. Карху, к.б.н. С.М. Курзановым, д.б.н. Е.Н. Курочкиным и др. Специальные поиски на ряде местонахождений в 1992, 1999 и 2003 гг. проводил Палеогерпетологический отряд СРМПЭ под руководством автора.

Уникальность коллекции подчеркивают материалы из местонахождения Хобур, заполняющие лауну данных о разнообразии ящериц Центральной Азии в конце раннего мела. Аналогичное значение имеют находки из среднеэоценовых местонахождений Хайчин-Ула II и III, главным образом челюстных костей и позвонков. Материалы из Хобура и Хайчин-Улы связаны с разработкой линзовых скоплений костей. Последние в значительной степени выработаны, что делает маловероятным повторение сборов из этих местонахождений. Многочисленные позднемеловые ящерицы часто представлены черепными и, реже, скелетными материалами. Это таксономически наиболее богатая часть коллекции.

Автор в 1989 и 2008 гг. имел возможность лично ознакомиться с материалами из фондов Института палеобиологии ПАН (Варшава), добытыми Польско-Монгольской палеонтологической экспедицией в южной Монголии, а в 1994 г. – с коллекцией юрско-раннемеловых ящериц южной Англии из Музея естественной истории (Лондон). Некоторые образцы из Средней Азии, хранящиеся в Зоологическом институте РАН, предоставил для ознакомления к.б.н. И.Г. Данилов.

В сравнительных целях автор использовал небольшую остеологическую коллекцию современных видов из разных стран мира. На предмет строения челюстных мышц изучены влажные препараты представителей более десяти видов из состава семейств Scincidae, Lacertidae, Gekkonidae, Varanidae, Anguidae, Agamidae, Uromastycidae и Chamaeleonidae. Ряд важных для обсуждения и сравнения сведений по современным и ископаемым формам получен из литературных источников.

Кроме технических, в работе применялся широкий ряд общеупотребительных методов исследования ископаемых материалов, включая описательный, сравнительно-морфологический, морфо-типологический и фенетический (формальное сопоставление сходств и отличий). Специальное внимание уделено истории изучения тех или иных проблем с учетом их положительного и отрицательного опыта. Классификационные построения и филогенетические реконструкции проведены на основе установок, принятых в рамках эволюционной таксономии (филетики). Они подразумевают эмпирическое выделение ключевых морфологических структур, анализ иерархии признаков или признаковых комплексов, соответствующих порядку их развертывания в эволюции таксона, и формирование семогенетических схем. Для выполнения последней задачи полезным оказались поиск уникальных признаков или их комплексов, а также исследование проблемы краниологических параллелизмов. Среди последних нами отмечена и задействована форма, имеющая регулярный характер проявления.

В обосновании монофилии ящериц важной оказалась проблема кинетизма черепа, в связи с чем автором разработано и представлено объяснение

принципа действия двух основных типов челюстного аппарата ящериц. В основе анализа лежит метод графической статистики. Функционально проанализирован ряд других деталей строения черепа.

В неморфологических разделах книги за основную единицу сравнения выбрано семейство. Таксону этого уровня свойственен устойчивый комплекс скелетных признаков, обычно дополняемый значительным внутригрупповым разнообразием и широким распространением его представителей. Сопоставление близко- и разновозрастных ассоциаций ящериц друг с другом произведено с помощью списков таксонов, таблиц и графиков. Подъемы и спады разнообразия рассмотрены с точки зрения влияния на них факторов среды. В основе зоогеографических заключений использован разработанный автором метод фаунистических групп, предполагающий выделение и сопоставление таксонов по сходству или отличию элементов их зоогеографической истории. Ряд проблем морфологии, биостратиграфии континентального мела и палеозоогеографии ящериц потребовали привлечения данных по изучению змей и динозавров.

Автором установлено большое число неизвестных ранее таксонов (9 отрядов, 15 семейств и 54 вида), которые позволили расширить представления о донегеновом разнообразии группы. При реконструкции родственных связей использован ряд новых признаков систем и учтены некоторые параллелизмы. Показана возможность построения макроклассификации ящериц с учетом краниологических данных, без которых синтез данных неонтологии и палеонтологии невозможен. Впервые определены этапы эволюции группы в Центральной Азии и характерные для каждого из них доминанты, а также определены ключевые факторы, влиявшие на смену ассоциаций, реконструированы территория происхождения и направления географического распространения большинства крупных таксонов.

Исследование инициировано академиком Л.П. Татариновым. За полезные советы и обсуждение промежуточных результатов автор признателен акад. А.В. Лопатину, д.б.н. И.А. Вислобоковой, д.б.н. И.В. Новикову, д.б.н. В.Б. Суханову, к.б.н. А.Г. Сенникову, к.б.н. Т.А. Тумановой, А.С. Раутиану (ПИН РАН), к.б.н. В.Ф. Орловой (Зоомузей МГУ), д.б.н. Н.Н. Иорданскому (ИПЭЭ РАН) и д.б.н. С.В. Савельеву (НИИ морфологии человека РАН). Следует отметить многократную помощь проф. М. Борсук-Бялыницкой (Институт палеобиологии РАН). Автор благодарен академику Р. Барсболду и коллегам из Геологического института и Монгольского палеонтологического центра МАН за сотрудничество в полевых исследованиях и обсуждение их итогов. Исследование поддержано грантом 2016 г. № 160500408 «Этапы меловой эволюции динозавров и ящериц Северной Азии».

Обозначения и сокращения

Географические названия: Ав – Австралия, Ан – Антарктида, Аф – Африка, Ев – Европа, Ин – Индостан, К – Китай, Кг – Кыргызстан, Кз – Казахстан, М – Монголия, Ма – Мадагаскар, Р – Россия, СА – Северная Америка, Та – Таиланд, Тд – Таджикистан, Тк – Туркменистан, У – Узбекистан, ЦА – Центральная Азия, ЮА – Южная Америка, ЮВА – Юго-Восточная Азия, Я – Япония.

Названия организаций: ЗИН (ZIN PH, ZIN PC, ZISP PC) – Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург); ИЗ АН Каз – Институт зоологии АН Казахской ССР (Алма-Ата); МПЭ АН СССР – Монгольская палеонтологическая экспедиция АН СССР; РАН – Российская академия наук (ранее АН СССР); ССМГЭ – Совместная российско-монгольская геологическая экспедиция; ЦНИГР музей (также СМGE, или ССМGE, или СМРG) – Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей им. акад. Ф.Н. Чернышова (Санкт-Петербург); AMNH (ранее также AM) – Американский музей естественной истории (Нью-Йорк); FMNH – Филдовский музей естественной истории (Чикаго); GIN (ранее также GIN GSP, GI SPS, GIN DPS, GIN PSS), или IGM, или MGI – Геологический институт АН Монголии (Улан-Батор); IVPP – Институт палеонтологии позвоночных и палеоантропологии (Пекин); KGE – Капчагайская геологическая экспедиция; MPC, или MPD – Палеонтологический центр АН Монголии (Улан-Батор); NHMW – Естественно-исторический музей Университета Вены (Австрия); ZPAL – Институт палеобиологии Польской академии наук (Варшава).

К о с т и: *A* – угловая; *Bo* – основная затылочная; *Bsp* – базисфеноид; *C* – венечная; *D* – зубная; *Ej* – квадратно-скуловая; *Ео* – боковая затылочная; *Ерpt* – верхняя крыловидная; *Ерт* – наружная крыловидная; *F* – лобная; *J* – скуловая; *L* – слезная; *Mx* – верхнечелюстная; *N* – носовая; *Op* – заднеушная; *P* – теменная; *Pa* – предсочленовная; *Pd* – предзубная; *Pl* – небная; *Pmx* – предчелюстная; *Po* – заглазничная; *Pof* – заднелобная; *Prf (Prf 1)* – собственно предлобная; *Pt* – крыловидная; *Q* – квадратная; *Qj* – квадратно-скуловая; *R* – роstralная; *S* – слуховая; *Smx* – септомаксиллы; *Soc* – верхняя затылочная; *So* – надглазничная; *So 1 (Prf 2)* – надглазничная (внешняя предлобная); *So 2 (Pof)* – надглазничная (заднелобная); *Spl* – пластинчатая; *Sq* – чешуйчатая; *St* – надвисочная; *V* – сошник.

Остеологические структуры и элементы: *Ca* – альвеолярный канал; *Ch* – хоана; *Chr* – субгоризонтальный гребень; *Cla* – зубной гребень; *Cli* – лингвальный гребень; *Cm* – меккелев канал; *Csd* – субдентальный гребень; *Dn* – зуб; *Dpo* – предглазничная депрессия; *Ffn* – лобно-носовая фонтанель; *Fn* – носовое отверстие; *Fo* – глазница; *Fts* – верхнее височное окно; *Fti* – нижнее височное окно; *Fso* – суборбитальное окно; *Fsa* – переднее супраангулярное отверстие; *Fsn* – субнариальное окно; *Nc* – мозговая капсула; *O* – остеодермы; *Pa* – ангулярный отросток зубной кости; *Pc* – короноидный отросток зубной кости; *Pf* – теменное отверстие; *Pl* – лабиальный отросток венечной кости; *Pmo* – медиоокципитальный отросток венечной кости; *Pn* – пневматические отверстия; *Pod* – постдентальный блок; *Prm* – ростромедиальный отросток венечной кости; *Ps* – срединный шов теменной кости; *Psa* – супраангулярный отросток зубной кости; *Vt1–Vt6* – шейные позвонки.

Мягкие ткани: *Lqj* – квадратно-скуловая связка, *M. ame* – наружный аддуктор, *M. dm* – опускатель нижней челюсти, *M. lb* – подниматель глазного яблока, *M. lp* – подниматель крыловидной кости; *M. pp* – протрактор крыловидной кости; *M. ps* – ложновисочный мускул; *M. pt* – крыловидный мускул; ветви тройничного нерва: *V2* – верхнечелюстная, *V3* – нижнечелюстная.

Глава I

Основные конструктивные и типологические особенности черепа, нижней челюсти и зубной системы ящериц

Ящериц нередко считают архаичной группой пресмыкающихся. Этому распространенному представлению противоречат данные морфологии, указывающие на упрощенность трактовки эволюции группы. Одна причина такого подхода – морфологические параллелизмы. Их многочисленность затрудняет общую характеристику ящериц. При этом в поле внимания иногда остаются весьма противоречивые заключения и гипотезы. Параллелизмы также затрудняют палеонтологические исследования. В силу этого в главе уделено внимание тем структурным элементам, в основном краниологическим, которые, с нашей точки зрения, более всего значимы для филогенетических реконструкций и классификационных построений, а также для работы с ископаемым материалом.

Особенности фенестрации

Типы фенестрации височно-скуловой области крыши черепа у пресмыкающихся. Во второй половине XIX в. вместе с развитием эволюционных идей и увеличением числа фактических знаний возникла необходимость в филогенетической классификации наземных позвоночных на основе сравнительных данных о строении внутренних органов. Развитие морфологических исследований привело к появлению в начале XX века типологии фенестрации височно-скуловой области их черепа. Она позволила осмыслить накопленный к тому времени огромный массив данных по разнообразию современных и ископаемых тетрапод и фактически открыть новый этап в истории изучения последних. В указанном аспекте большое значение имеют пресмыкающиеся, поскольку, в отличие от других классов тетрапод, у них строение черепа подвержено значительным структурным вариациям.

Начало типологии фенестрации крыши черепа тетрапод положил Г. Осборн (Osborn, 1903a, b, 1904). По его представлению, одни наземные позвоночные животные являются носителями *диапсидного* типа, т. е. конструкции с двумя височными дугами и окнами (под ними подразумеваются крупные отверстия в заглазничной части крыши черепа, обычно обрамленные тремя или более костями), а другие – *синапсидного* типа, т. е. однооконной и однодужной конструкции. Обладателей выделенных типов предлагалось классифицировать в составе двух таксонов: Synapsida и Diapsida. Для синапсид допускалось существование безоконных вариантов, а для диапсид – возможность вторичной утраты одной из дуг.

Подход Осборна современники оценивали как эпохальный. Тем не менее он вызвал дискуссию о соответствии типологии фенестрации реальному ходу эволюции тетрапод, поскольку не преодолел многих противоречий

их классификации. Некоторые задачи оказалось легче решить с помощью посткраниальных данных. В ряде случаев, например, для черепах, большинство которых обладает безоконным черепом, логичнее предположить его вторичное преобразование (Goodrich, 1916). В похожем положении оказываются также и ящерицы. По строению черепа они сходны с гаттерией, но без нижней височной дуги (в качестве ее рудимента ошибочно указывалась квадратно-скуловая связка).

Несмотря на критику, ряд авторов посчитали типологию фенестрации перспективной. Далее всех продвинулся С. Виллстон (Williston, 1917, 1925), впервые введший *анапсидный* (височных дуг и окон нет) и *парапсидный* (наличие одного верхнего височного окна и одной верхней височной дуги) типы. В итоге он обосновал выделение новых таксонов: Anapsida и Parapsida. Кроме ряда архаичных групп, последний включал ихтиозавров и сквамат.

В дальнейшем фенестрационная типология породила у нескольких поколений систематиков, морфологов и палеонтологов иллюзию ее глубокого соответствия реальным филогенетическим процессам, даже вопреки данным конкретных исследований, которые довольно быстро привели к сомнению, например, в монофилетичности Parapsida. В результате скваматы вновь оказались сближены с Rhynchocephalia, известными по входящей в них гаттерии (*Sphenodon punctatus*, Sphenodontidae), в составе Diapsida. Отказ от Parapsida привел и к выходу из употребления соответствующего фенестрационного типа.

Дискуссия о типах фенестрации пресмыкающихся находит отражение в современности – например, в обсуждении «первичности» или «вторичности» типологической диапсидности (Reisz et al., 1984; Whiteside, 1986; Evans, 2003, 2008; Evans, Jones, 2010). «Вторичность» подразумевает возникновение нижних височных дуг после формирования верхних. В рамках обсуждения этой проблемы возникла гипотеза происхождения диапсид-

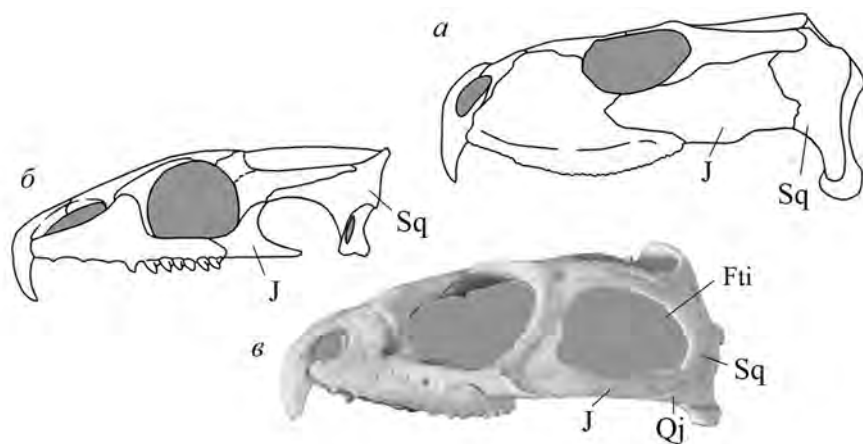


Рис. 1. Парапсидность (а, б) и диапсидность (в) у ринхоцефалов (череп, вид слева): а – *Priosphenodon avelesi* Apesteguia et Novas, 2003; поздний мел Аргентины (по: Evans, Jones, 2010, фиг. 2.2, b); б – *Palaeopleurosaurus posidoniae* Carroll, 1985 (Pleurosauridae); ранний мел Германии (по: Evans, Jones, 2010, фиг. 2.2, h), в – *Sphenodon punctatus* (Sphenodontidae).

ности у ринхоцефалов от парапсидного состояния (нижняя височная дуга при этом возникает как результат связи окципитального отростка скуловой кости с квадратно-скуловой костью), свойственного большей части их ископаемых представителей (рис. 1). Имеет место представление о возможной независимой утрате височных дуг (Gauthier et al., 1988), наличие которых рассматривается как плезиоморфия (Benton, 1985; Evans, 1988; DeBraga, Rieppel, 1997). Говорилось и о возможности неоднократной утраты и восстановления нижних височных дуг в филогенезе диапсид (Müller, 2003). Разнообразие точек зрения показывает, что однозначности в проблеме фенестрации черепа тетрапод и пресмыкающихся нет. Под вопросом остается и надежность использования признаков такого типа в классификации на фоне предположения о разделении продвинутых наземных тетрапод на два морфофизиологических типа (надкласса): Theropsida и Sauropsida (Goodrich, 1916, 1918).

Уверенность в соответствии типологии фенестрации реальному ходу эволюции пресмыкающихся ныне существенно поколеблена серией «революционных» работ по морфогенезу и филогенезу черепах. Некоторые из них опубликованы под парадоксальным, с точки зрения истории проблемы, названием: «Черепашки как диапсидные пресмыкающиеся» (Rieppel, de Braga, 1996; Rieppel, 2000a). Под диапсидностью типологически анапсидных черепах имеется в виду их филогенетическая связь с таксономическими диапсидами.

Неопределенность в данном случае, видимо, должна быть преодолена через признание гипотезы многократного формирования разных вариантов оконных конструкций из исходно анапсидного состояния.

Одна из слабостей типологии фенестрации заключена в том, что она не имеет общепринятого объяснения образованию окон и дуг. Обычно картина сводится к возможности перераспределения мускульных волокон челюстных аддукторов. Однако конструкции, близкие к оконным, способны возникать без фенестрации. Например, у некоторых черепах формирование вырезок височно-скуловой области сзади и снизу ведет к образованию перемычки, которая имитирует височную дугу оконного типа (рис. 2).

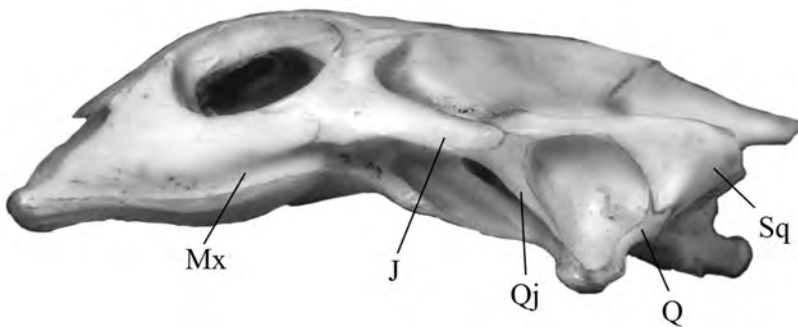


Рис. 2. Череп (вид сбоку) черепахи Pelodiscus sp. (Trionychidae).

Иногда вырезки могут соединяться, приводя к тому, что боковые стенки заглазничной части черепа формируются только мозговой капсулой, которая, правда, становится консолидированной и достигает сравнительно крупных размеров.

При обсуждении проблем фенестрации трудности вызывает сопоставление некоторых однотипных конструкций, поскольку устоявшихся или очевидных критериев для определения окна в качестве верхнего или нижнего нет. Заметим, что окна являются косвенной структурой и не могут быть охарактеризованы без характеристики обрамляющих их костей, особенно тех из них, которые формируют основание височных дуг. В их число входят надвисочная (*supratemporale*), чешуйчатая (*squamosum*) и квадратно-скуловая (*quadrato-jugale*) кости. В реальности все сразу они в черепе пресмыкающихся представлены редко. Например, у типологически диапсидной гаттерии надвисочные кости редуцированы (но представлены на ранних стадиях онтогенеза: Rieppel, 1992), а верхнюю и нижнюю височные дуги поддерживают чешуйчатая и квадратно-скуловая кости, соответственно. Для скват характерна утрата квадратно-скуловых костей, что ослабляет теоретически возможное допущение о наличии у них в прошлом нижней височной дуги.

Сложность в проблему гомологии названных костей вносит тот факт, что у архаичных тетрапод в височной области расположены две кости, получившие название «надвисочной» и «чешуйчатой» (в ранних работах надвисочная кость называлась также таблитчатой или чешуйчатой, а чешуйчатая – квадратно-скуловой, прочешуйчатой или параквадратной: Broom, 1924). Интересно, что у современных амфибий на месте единственной чешуйчатой кости обнаружены две сливающиеся закладки. Проблема гомологии последних подробно разбирала Н.С. Лебёдкина (1979), которая в итоге предложила именовать одну из костей «*squamosum*» (окаменение мозговой капсулы), а другую – «*praeperculo-squamosum*» (окаменение палато-квадратного хряща). Первый элемент, как можно предположить, гомологичен надвисочной кости лабиринтодонтот и пресмыкающихся, а второй – их чешуйчатой кости или преджабернокрышечной (*praeperculum*) кости рыб.

Для пресмыкающихся обсуждаемая тема позволяет обратить внимание на некоторые проблемы филогенеза. Например, она указывает на гомологичность верхних височных дуг у ящериц и ринхоцефалов, поскольку их основание сформировано одними и теми же костями. Однако верхняя височная дуга лепидозавров может быть негомологична верхней височной дуге птиц (у современных форм ее нет, но она выражена у *Confuciusornis dui* из раннего мела Китая: Hou et al., 1999). У последних чешуйчатые кости встроены в стенку мозговой капсулы и могут быть гомологичны надвисочным костям лепидозавров и многих других групп пресмыкающихся, у которых они имеют тенденцию к редукции. К числу последних, например, относятся текодонты, или базальные архозавры, считающиеся предками динозавро-птичьего ствола завропсид.

Варианты фенестрации черепа у ящериц. Морфологический интерес к ящерицам (*Lacertilia*) сформировался задолго до начала разработки типологии фенестрации, еще на рубеже XVIII–XIX вв. На старте он проявлялся в виде фиксации только внешних характеристик: общие размеры,

развитие конечностей, окраска, строение и расположение роговых чешуй. Позднее для реконструкции филогенеза ящериц учитывались все доступные для изучения морфологические данные. В этом отношении показательна классическая работа Ч. Кэмп (Camp, 1923), в которой было уделено внимание элементам черепа и посткраниального скелета, некоторым узлам мышечной системы, строению языка, покровам и данным палеонтологии.

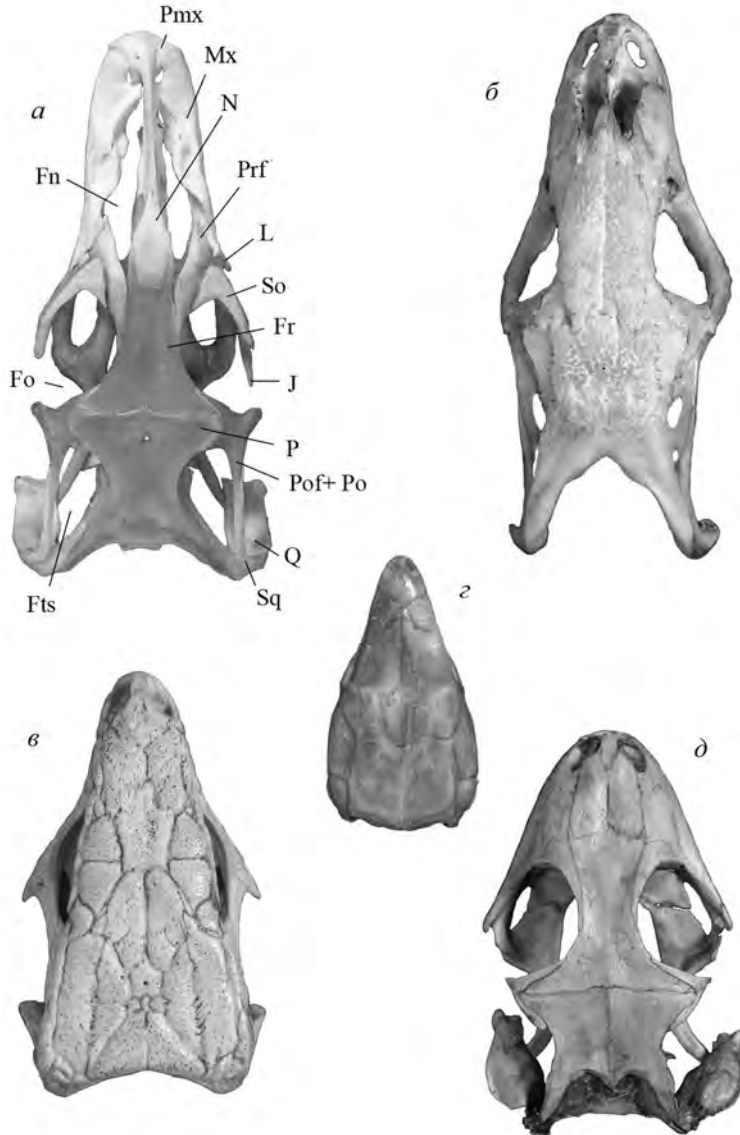


Рис. 3. Парапсидный (а, б), анапсидный (в, г) и, предположительно, исходно анапсидный (д) типы фенестрации заглазничной части крыши черепа (вид сверху): а – серый варан (*Varanus griseus*, Varanidae), б – желтопузик (*Pseudopus apodus*, Anguidae), в – прыткая ящерица (*Lacerta agilis*, Lacertidae), г – желтопятнистая лепидофима (*Lepidophyma flavimaculatus*, Xantusiidae), д – геккон токи (*Gekko gecko*, Gekkonidae).

Детальность параметров сравнения усилена в современных кладистических работах по филогенезу ящериц и Squamata в целом. Например, в одной такой публикации (Gauthier et al., 2012) число рассмотренных признаков превышает 600. Проблема фенестрации в подобного рода работах специально не разбирается, но по умолчанию признается гипотеза исходной диапсидности ящериц и сквамат в целом, судя по привлечению гаттерии в качестве внешней группы (т. е. группы сравнения для квалификации тех или иных признаков в качестве апоморфных и плезиоморфных).

В свете изложенных выше проблем интересны данные о состоянии фенестрации крыши черепа у современных ящериц. Они, кроме типичной парапсидности (рис. 3, *a*), демонстрируют также примеры отсутствия верхних височных окон при сохранении элементов височных дуг, т. е. анапсидный тип. Последний формально отмечен у некоторых Lacertidae (рис. 3, *b*) и у всех Feyliniidae, Cordylidae и Xantusiidae (рис. 3, *c*). Существуют также примеры утраты верхних височных дуг после формирования верхнего височного окна (установлено, например, у Acontias: Rieppel, 1981). Дуги теоретически могут терять целостность путем размыкания связи их элементов на дофенестрационном уровне. Такой вариант преобразования можно предположить у Gekkota (рис. 3, *d*), у представителей которых состояние с полной височной дугой точно не известно из-за редукции, видимо, еще на ранних стадиях эволюции заглазничных костей.

О наличии височных дуг у змей в настоящее время говорить трудно в силу отсутствия каких-либо содержательных морфологических и палеонтологических данных. Заметим, что предки этой группы пресмыкающихся, как и предки ящериц, не обязательно могли иметь фенестрированную крышу черепа. На этом фоне большой интерес представляют амфисбены, современные представители которых, как и змеи, полностью лишены элементов височных дуг. Для них проблема может быть обсуждена с помощью данных по *Sineoamphisbaena hexatabularis* Wu et al., 1993 из позднего мела Китая (Wu et al., 1993, 1996). Принадлежность этой формы к амфисбенам доказывается развитием характерных для группы костей «X» (сформированы на мозговой коробке в области сфенокципитальных бугорков). У синеоамфисбены выражены верхние височные дужки, переднюю часть которых составляют только заглазничные кости. Таким образом, у амфисбен изменения заглазничной части крыши черепа проходили как у ящериц.

На фоне дискуссии о первичности типа фенестрации височно-скуловой области черепа у ящериц интересно сообщение об открытии у *Tianyusaurus zhengi* (Gilmoretidae) из позднего мела Китая (Хэнань) двух височных дуг (Lü et al., 2008; Mo et al., 2010). Такая находка, как кажется, подтверждает гипотезу исходной диапсидности ящериц. Однако нижняя височная дуга *T. zhengi*, названная в первоописании «полной», не может быть воспринята в качестве таковой из-за отсутствия у этого вида квадратно-скуловой кости, которая во всех известных случаях формирует основу нижней височной дуги типологических диапсид. В этом случае позволительно говорить о вторичности обсуждаемого образования. Оно может быть интерпретировано только в качестве удлиненного окципитального отростка скуловой кости. Возможно, в такой «дужке» принимает участие фоссилизированная

квадратно-скуловая связка, о чем свидетельствует волокнистая поверхность заднего участка «нижней височной дуги» на одном из образцов (рис. 4, а). Сохранение мягких тканей (покров, соединительная ткань или фоссилизированные связки) у ископаемых позвоночных редки, но известны. У других представителей семейства *Gilmoretteiidae*, к которому принадлежит *T. zhengi*, длинного квадратного отростка скуловой кости нет (рис. 4, б).

В качестве вторично возникшей нижней височной дуги воспринимается также вытянутый окципитальный отросток скуловой кости у *Polyglyphanodon steinbergi* Gilmore, 1940 (*Polyglyphanodontidae*) из позднего мела Северной Америки (Simões et al., 2016). Вместе с тем у последнего вида наличие связи длинного окципитального отростка скуловой кости и квадратной кости демонстрирует только один образец из 30 известных (если указанная структура верно интерпретирована, поскольку, по нашему мнению, из-за плохой сохранности допущена принадлежность обсуждаемого элемента к всегда длинному квадратному отростку крыловидной кости).

Таким образом, в случае с лепидозаврами типология фенестрации, на которую делалась ставка в ранних работах по классификации пресмыкающихся, не вносит ясности в отношения их внутрigrуппового родства. При этом скват объединяют многие другие признаки, например, преимущественно процельное строение позвонков, а лепидозавров в целом – сходное строение таза, который, судя по ящерицам и гаттерии, отличается короткими подвздошными костями и обширными тироидными окнами. Интересно, что тип строения таза иногда используется для определения родства ископаемых пресмыкающихся (например, динозавров). В случае с лепидозаврами он противоречит гипотезе их филогенетической близости с ископаемыми ихтиозаврами или ящерицеобразными пролацертилиями, но не исключает связи с черепахами (Алифанов, 2001). Отметим также для черепа ящериц стабильность морфологического типа, который проявляется в сохранении его главных конструктивных особенностей. Здесь ключевую роль сыграл краниальный кинетизм.

Кинетизм черепа

История и методы изучения. Интракраниальная подвижность (кинетизм черепа) существует у ряда групп позвоночных, обеспечивая движение верхней челюсти наряду с движением нижней челюсти. Кинетизм черепа позволяет поддерживать упругость и прочность конструкции, гасить рывки жертвы, а также открывает возможность производить ее быстрый перехват для обеспечения оптимального приложения челюстей к добыче, подавления ее сопротивления и дальнейшего проглатывания (для ящериц установлена более высокая сила укуса по сравнению с гаттерией, что показывают измерения сопоставимых по размеру с ней форм: Shaerlaeken, 2008). Максимального развития среди пресмыкающихся кинетизм достиг у ящериц и змей. У них многие краниологические особенности могут быть поняты и объяснены только с точки зрения этой морфо-физиологической адаптации (Иорданский, 1971).

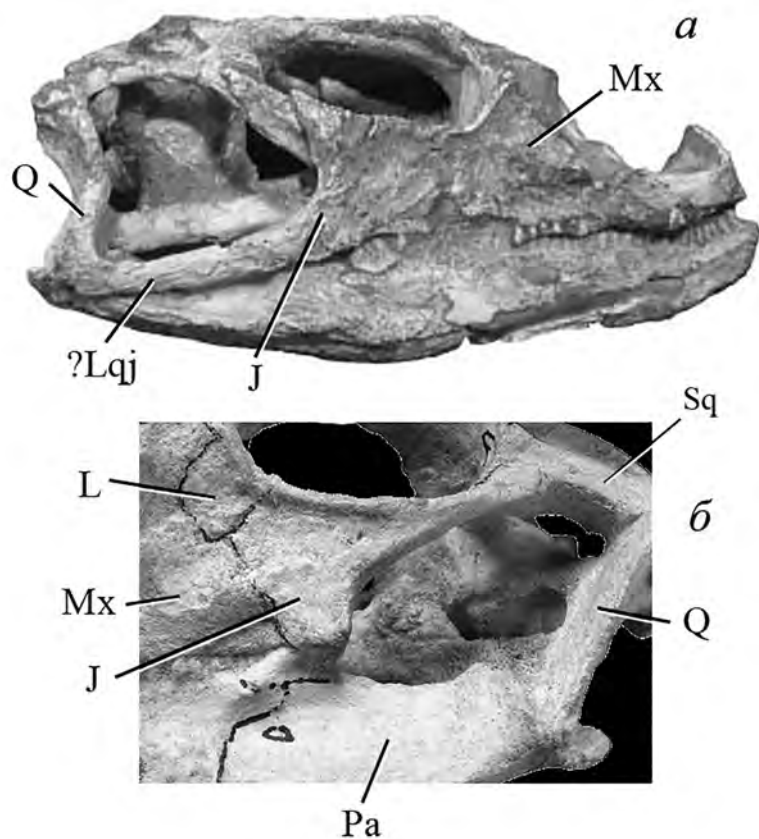


Рис. 4. Височно-скуловая область черепа (вид сбоку) у ящериц семейства Gilmoreteiidae: *a* – псевдодиапсидность *Tianyusaurus* sp., экз. NHMG 8502; поздний мел Китая (Mo et al., 2010, фиг. 1 а); *б* – парапсидность *Tuberocephalosaurus rompabilis* Alifanov, 2000; голотип ПИН, № 3142/328; поздний мел Монголии.

Однако данные о кинетизме черепа ящериц слабо отражены в современных филогенетических построениях. Отчасти это связано с недостаточной разработанностью и сложностью для осмысления и изложения данной проблемы по сравнению со сбором и анализом изолированных признаков.

Основу для современных исследований в области анатомии и функций челюстного аппарата ящериц заложили Я. Фершлэйс (Versluys, 1910, 1912), введший понятие «кинетизм черепа» для обозначения различных форм внутричерепной подвижности, и Т. Лякьер (Lakjer, 1926), уделивший внимание гомологии и деталям строения челюстной мускулатуры тетрапод, включая ящериц. Челюстная мускулатура отдельных видов ящериц с описательными, сравнительными, филогенетическими целями не раз ставилась в центр внимания более поздних авторов (например, Oelrich, 1956; Naas, 1960; Iordansky, 1970; Иорданский, 1973, 1985, 1987, 1997; Gomes, 1974; Rieppel, 1980a, b, 1981, 1984a; Daza et al., 2011).

Изучение челюстной мускулатуры нередко увязывалось с обсуждением проблем кинетизма черепа. Подробной и во многом новаторской стала работа Т. Фраззетта (Frazzetta, 1962), который построил свои выводы на результатах изучения 27 видов ящериц. Идеи Фраззетта получили подтверждение и развитие в работах Н.Н. Иорданского (1966, 1971, 1990а, б, 2011), рассматривавшего проблемы челюстного аппарата ящериц более широко и с учетом данных о кинетизме других групп тетрапод. Кинетизму черепа ящериц и его отдельным аспектам уделяли внимание и многие другие авторы (например, Robinson, 1967; Throckmorton, 1976, 1978; Throckmorton, Clarke, 1981; Rieppel, 1978a, b; Smith, 1980, 1982; Smith, Nylander, 1985; Borsuk-Białynicka, 1985a; Arnold, 1998; Алифанов, 2000; Metzger, 2002; Evans, 2003, 2008 и др.).

В фиксации факта наличия кинетизма черепа первичным является морфологический метод, который исследует структуры костно-мышечной системы головы, а также связи между разными отделами и звеньями этой системы. Данный подход подразумевает изучение анатомических деталей на макро- и микроструктурном уровне. Элементом морфологического метода является манипуляционный подход, который сводится к исследованию внутричерепной подвижности на влажных синдесмологических препаратах. Он позволяет оценить степень подвижности и взаимообусловленность движений тех или иных звеньев, хотя не доказывает реальности тех или иных внутричерепных движений. Экспериментальные методы включают данные кино- и рентгенокиносъемки, электромиографии, тензодатчиков и др. Приборная техника позволяет оценить движения черепа и зрительно, и количественно. На практике подходы такого рода фокусируют внимание только на функционировании отдельных звеньев и узлов черепного механизма. В признании кинетизма большую роль сыграл метод биомеханического моделирования. Он подразумевает создание физических или графических моделей, в которых подвижные зоны между разными отделами модели уподобляются шарниру. Модели позволяют представить челюстной аппарат в виде механизма, работающего под действием различных сил, подобных тем, что возникают в реальном челюстном аппарате. Анализ с помощью методов графической статики позволяет наглядно выявить основные принципы работы кинетического аппарата и зависимость его отдельных узлов друг от друга. Сравнительный и исторический взгляды на возникновение интракраниальной подвижности подразумевают широкий взгляд на кинетизм черепа тетрапод в целом, позволяя охарактеризовать его основные типологические варианты и стадии формирования.

А м ф и к и н е т и ч е с к а я м о д е л ь. С точки зрения кинетизма череп ящериц представляет собой два подвижных относительно друг друга сегмента: затылочный (укреплен на позвоночнике и включает кости мозговой капсулы) и максиллярный (небно-челюстные дуги, обонятельная капсула и дерматокраний). Сегменты связаны через метакинетическую ось, т. е. через зоны подвижных контактов затылочных отростков мозговой капсулы с чешуйчатыми, надвисочными и квадратными костями (к ним, кроме нижней челюсти, крепится задняя часть небных стержней) и базиптеригоидное сочленение через соединение с небными стержнями. Метакинетическая ось обеспечивает способность максиллярного сегмента в целом поворачиваться относительно затылочного сегмента.

Максиллярный сегмент внутри себя имеет специализированные зоны подвижности. Одна из них проходит по линии лобно-теменного шва (мезокинетическая ось). Мезо- и метакинетические оси составляют пару основных кинетических осей в крыше черепа ящериц, из-за чего конструкция типологизируется как амфикинетическая. При движении лобные и теменные кости, а также связанные с ними элементы изменяют угол своего соединения, которое способно смещаться дорсально по отношению к положению мозговой капсулы. При амфикинетизме подвижны также квадратные кости (стрептостилия). Они закреплены синдесмозом дорсально на парокципитальных отростках, а их вентральный конец смещается рострально или окципитально в зависимости от изменения конфигурации черепа или независимо. Небные стержни способны раздвигаться и сдвигаться поперечно при опоре на базиптеригоидные отростки. Небольшие сдвиги друг относительно друга присущи покровным костям ринального отдела.

Большой размах элементов, слагающих амфикинетическую конструкцию, развит у варанид и гекконид. Вместе с тем для ящериц отмечено подавление подвижности в мезо- и (или) метакинетических осях. Обычно отсутствие подвижности в крыше черепа выражено у многих игуаний, но не у их молоди (Hallermann, 1992).

Механически максиллярный сегмент черепа ящериц представляет собой четырехзвенный шарнирный механизм, способный деформироваться относительно мозговой капсулы одним определенным способом. При функционировании отдельные подвижные элементы совершают сложную траекторию движения, изменяя конфигурацию черепа.

Для амфикинетической конструкции выделяются два способа подвижности неба. Вариант с неподвижным типом (*фирмипалатинарность*) дополняется вариантом с поперечной (гипокинетической) осью подвижности небных стержней (*флексиопалатинарность*), проходящей через зоны соединения крыловидных и небных костей. Гипокинетическая ось позволяет ослабить деформации между элементами максиллярного сегмента и увеличить размах движений верхней челюсти с общим повышением манипуляционных возможностей. Преимущество флексиопалатинарного челюстного аппарата над несомненно более архаичными фирмипалатинарным вариантом сравнимо с преимуществом возможностей большого и указательного пальцев человеческой руки над пинцетом (Иорданский, 1966). При переходе к гипокинетическому амфикинетизму каких-либо морфологических преобразований челюстной мускулатуры не происходит.

Челюстные мускулы. Для успешного функционирования кинетический челюстной аппарат должен обладать упругостью, которая обеспечивается не только соединением его костных частей, но и системой мускулов головы и шеи. В этом отношении особая роль принадлежит специализированным челюстным мускулам (рис. 5, а-д).

У ящериц в составе челюстной мускулатуры отчетливо выделяется группа мускулов-протракторов, поднимающих верхнюю челюсть, и группа аддукторов, приводящих нижнюю челюсть. За опускание нижней челюсти в типичном случае отвечает соответствующий депрессор – *m. depressor mandibulae* (этот сравнительно небольшой мускул отходит от задней части

черепа и дорсальной шейной фасции и обычно крепится на окципитальном конце ретроартикулярного отростка нижней челюсти; рис. 5, д).

Протракторы – *m. levator pterygoidei* и *m. protractor pterygoidei* (производные I дорсального констриктора глотки рыб) – отходят от мозговой капсулы к крыловидной кости, занимая небольшой объем (рис. 5, д). У некоторых ящериц подниматель птеригоида отсутствует или значительно редуцирован.

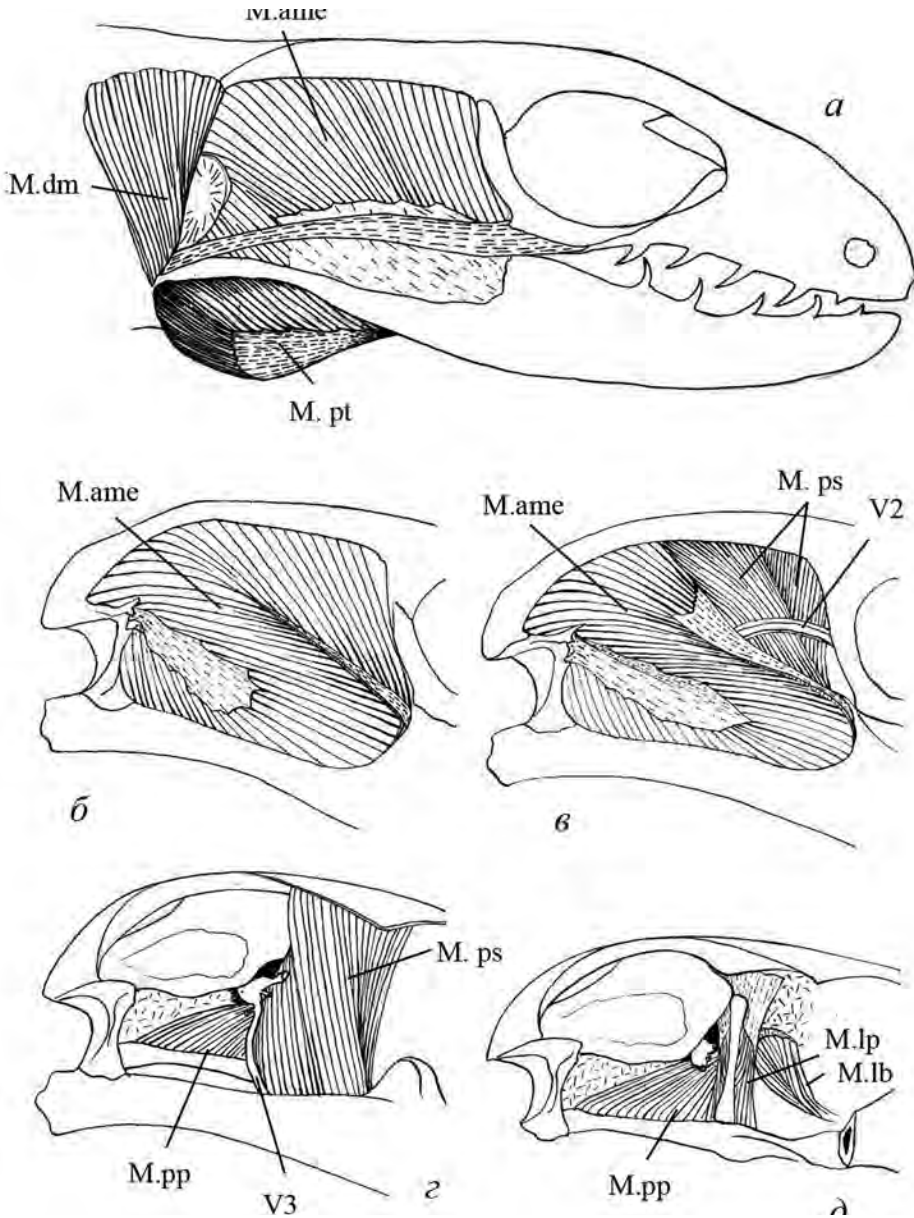


Рис. 5. Челюстная мускулатура веретеницы (*Anguis fragilis*, Anguinae) от поверхностных (а–в) до глубоких (г, д) слоев.

Наиболее крупными и сложно устроенными являются челюстные аддукторы. В их состав входят наружный аддуктор (*m. adductor mandibulae externus*; рис. 5, а–в), ложновисочный (*m. pseudotemporalis*) и крыловидный (*m. pterygoideus*) мускулы. По отношению к челюстным ветвям (V2 и V3) тройничного нерва аддукторы четко обособляются на наружный (*m. adductor mandibulae externus*) и внутренние (*m. pseudotemporalis* и *m. pterygoideus*; рис. 5, а).

Челюстные аддукторы снабжены сухожильным каркасом, который особенно сильно развит у наружного аддуктора. Самым мощным и сложным является венечный апоневроз. Он прикреплен к венечным костям и составлен из серии пластин, расходящихся веерообразно и в разных плоскостях. Квадратный апоневроз также может состоять из нескольких пластин. Сложный апоневротический каркас часто имеет крыловидный мускул.

У ящериц развита система сухожильных связок. Наиболее обычна квадратно-скуловая связка. В типичном случае она страхует от вывиха мандибулярный мышцелок квадратных костей, но иногда переходит с квадратных костей на ветви нижней челюсти.

Наружный аддуктор заполняет основной объем аддукторной ямы. Волокна этого часто сильно перистого мускула отходят от костей мозговой капсулы, квадратной кости, скуловой и височных дуг апоневрозами или непосредственно и сходятся на нижнюю челюсть прямо или через посредство венечного апоневроза (рис. 5, а–в).

Ложновисочный мускул расположен в антеромедиальной части височной ямы. Обычно он разделен на две порции: глубокую и поверхностную. Отходят порции мускула от латеральных стенок мозговой капсулы и фланга теменной кости, а крепятся к медиовентральной части ветви нижней челюсти (рис. 5, в, г).

Крыловидный мускул начинается апоневрозом и волокнами на ростолатеральной части крыловидной кости. Прикрепляются волокна мускула к ветви нижней челюсти вблизи области челюстного сустава. Его дорсальное разрастание латеральнее наружного аддуктора отмечено у шипохвоста (Throckmorton, 1978).

Графический анализ действия аддукторов в модели черепа сцинкового геккона. Функции челюстных аддукторов ящериц многократно обсуждались, однако выводы в отношении действия некоторых из них не всегда однозначны. Картина становится понятнее с учетом амфикинетической модели черепа.

Наружный аддуктор, помимо приведения нижней челюсти, имеет сильную ретракционную составляющую в силу его большого наклона. Данная составляющая напрягает верхнюю челюсть навстречу нижней челюсти. Расположенный вертикально ложновисочный мускул способен приводить нижнюю челюсть и оказывать на верхнюю челюсть в целом протракционный эффект. Крыловидный мускул занимает невыгодное с биомеханической точки зрения положение и, видимо, не имеет самостоятельной функциональной роли. Считается (Frazzetta, 1962; Иорданский, 1966), что этот мускул передает ретракционное усилие, производимое наружным аддуктором, с нижней челюсти на небо и верхнюю челюсть, страхуя прочную на разрыв квадратно-крыловидную связь.

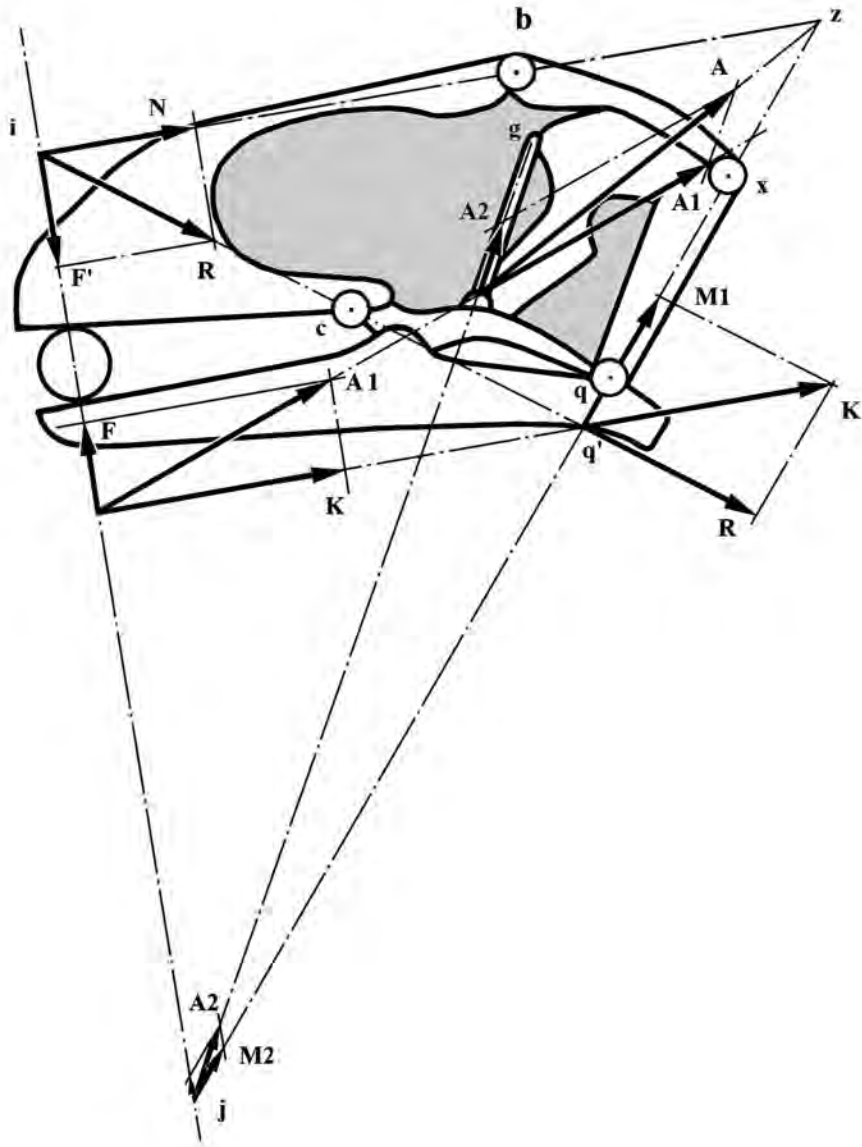


Рис. 6. Векторный анализ действия челюстных аддукторов в кинетической модели сцинкового геккона (*Teratoscincus scincus*, Scincidae) в состоянии равновесия (сила давления верхней и нижней челюсти равны). Объяснения см. в тексте.

Специфику амфикинетического черепа ящериц как сложного адаптивного комплекса иллюстрирует наш (Алифанов, 2000) графический анализ действия челюстных аддукторов в кинетической модели сцинкового геккона (*Teratoscincus scincus*) по методике, разработанной на примере челюстного аппарата птиц Ф.Я. Дзержинским (1966, 1972).

Основной прием – анализ стадии статического равновесия, когда челюсти неподвижно сжимают зажатый между ними объект (добычу), и оценка последствий нарушения этого равновесия (рис. 6). Например, для нейтрализации невыгодных деформаций под действием рывков и веса добычи необходимы дополнительные мускульные усилия. Произвольные смещения равновесия в пользу верхней или нижней челюсти могут быть связаны с поиском оптимального положения зажатой в челюстях добычи.

Если направление силы мускула, приложенной к нижней челюсти, проходит через точку пересечения линий ab и qx (точка z), то силы действия челюстей F и F' на зажатый объект равны. В случае, когда линия действия мускула отклоняется от точки z окципитально, то преимущество в силе получает верхняя челюсть, а роstralно – нижняя челюсть. Реально в черепе ящериц при любом наклоне квадратной кости (ось xq) и положении добычи в челюстях (ось aj), от которых зависит перемещение точки z в пространстве, за силу давления верхней челюсти отвечает наружный аддуктор (сила $A1$), а нижней челюсти – ложновисочный мускул (сила $A2$). Равновесие достигается суммарным действием обоих аддукторов, результирующая которых (A) из точки пересечения линий их действия должна быть направлена в точку z .

Таким образом, в черепе ящериц для манипуляций с добычей необходимо и достаточно двух дорсальных аддукторов. С точки зрения протракции и ретракции верхней челюсти они являются антагонистами, обеспечивающими произвольное смещение равновесия и возможность фиксации зажатой в челюстях добычи небольшого размера.

Анализ действия аддукторов в модели челюстного аппарата хамелеонов. У ряда видов ящериц (некоторые агамиды, игуаниды, ангвиды, макротейиды, лацертиды и др.) квадратные кости могут двигаться независимо от остальной части максиллярного сегмента. В отличие от зависимой стрептостилии (квадратные кости изменяют свое положение как элемент общего механизма), независимая стрептостилия по Н.Н. Иорданскому (2011) обеспечена рыхлостью соединительной ткани, участвующей в связи крыловидных и квадратных костей. Возникновение независимой стрептостилии оказалось подготовлено тем, что квадратные кости совершают довольно сложные движения, не сводящиеся только к качанию по типу маятника настенных часов. Для ящериц в целом характерна смешанная стрептостилия, в которой независимая стрептостилия – элемент общих возможностей кинетизма. Она позволяет корректировать положение нижней челюсти и облегчает выброс языка для захвата добычи при открытии пасти.

С точки зрения общего анализа кинетизма черепа у ящериц, интересны хамелеоны, специализация которых привела к формированию независимой стрептостилии, или *гиперстрептостилии*, на фоне подавления всех других внутричерепных движений (рис. 7). Тип кинетизма, свойственный хамелеонам, у других ящериц не установлен и, вероятно, является частной адаптацией челюстного аппарата. Забегая вперед, заметим, что изменения связаны не столько с характером обработки добычи, сколько со способом ее захвата.

У хамелеонов отмечена возможность быстрого (за 0.04–0.05 сек., т. е. с невидимой для глаза наблюдателя скоростью) и точного выбрасывания

длинного языка на значительное расстояние (примерно на длину тела) и возвращение его в пасть вместе с прилипшей добычей. Механизм обеспечивается работой модифицированного гиолингвального аппарата. Он сопровождается протракцией нижней челюсти (Altevogt, Altevogt, 1954; Иорданский, 1973, 1990б), что, как отмечалось, происходит при захвате добычи языком. Обратим внимание на то, что точность «выстреливания» языка должна быть согласована с минимизацией подвижности основания «пушки».

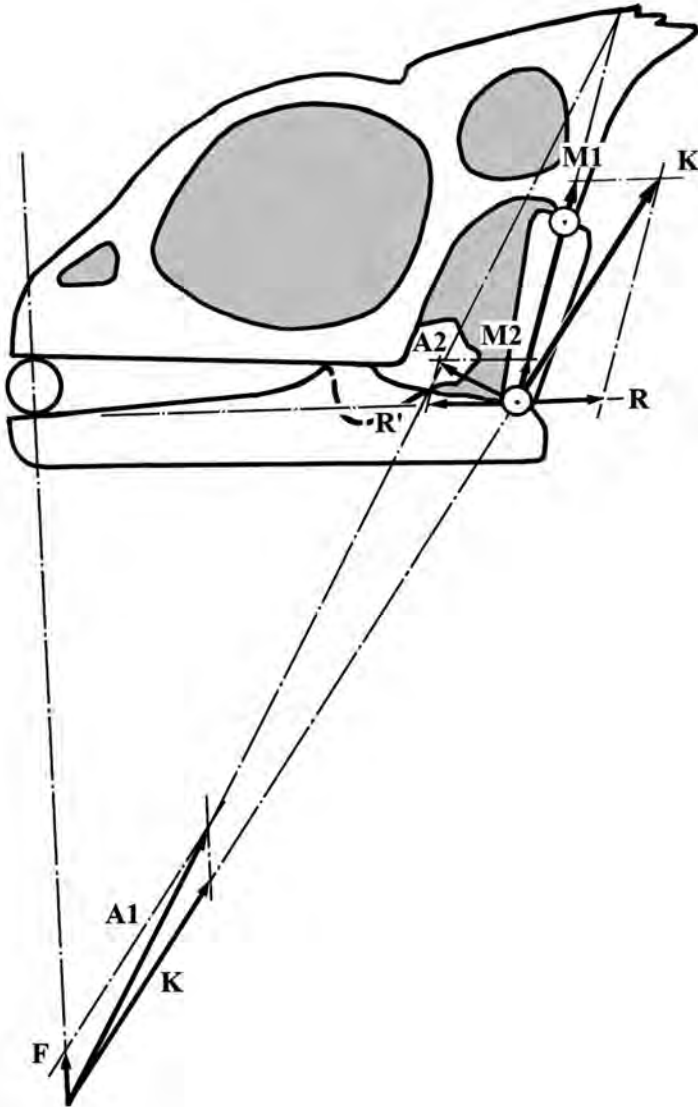


Рис. 7. Векторный анализ действия челюстных аддукторов в кинетической модели черепа хамелеона (*Chamaeleo* sp., Chamaeleonidae) в состоянии равновесия (сила ретракции дорсальных аддукторов и сила протракции крыловидного мускула равны). Объяснения см. в тексте.

В качестве ее «лафета» выступает не только нижняя челюсть или голова, но также, видимо, все тело. Фиксации последнего способствуют короткая шея и клешневидные конечности. Возможно, в стабилизации квадратно-мандибулярной системы принимает участие способная натягиваться при протракции мандибулярно-скуловая связка.

Укорочение крыловидных костей определяет значительную протракцию вентрального конца квадратных костей вместе с нижней челюстью. Протрагировать квадратно-мандибулярную систему могут крыловидные мускулы. Опускатель нижней челюсти, волокна которого отходят от квадратной кости, видимо, способен к блокированию квадратно-челюстных суставов и фиксации их во время «выстрела», а также снижает риск вывиха при внезапном переносе веса добычи с языка на нижнюю челюсть, чему также способствуют обширная мандибулярно-скуловая связка и включение в действие дорсальных аддукторов, приводящих нижнюю челюсть в ее в исходное положение.

Специфична у хамелеонов и большая высота двух дорсальных аддукторов. Ее обеспечивает высокая затылочная область черепа, т. е. формирование затылочного «шлема», который формируется при помощи выступающих вверх теменных и чешуйчатых костей. Удлинение волокон дорсальных аддукторов, видимо, связано с возможностью широкого распяливания челюстей при выбрасывании и возвращении длинного языка с потенциально крупной добычей.

Изменение принципа работы челюстного аппарата хамелеонов корректирует функции дорсальных аддукторов (рис. 7). В частности, наружный аддуктор и ложновисочный мускул приобретают сходство по всем своим функциям ($A1$), в том числе по ретракционному воздействию на нижнюю челюсть (R – результат разложения вектора k при реакции на опору). Функцию ее протракции (R'), как отмечалось выше, принимает на себя крыловидный мускул ($A2$), в том числе при сжимании челюстей. Иначе говоря, у хамелеонов аддукторы активно участвуют в протракционно-ретракционном антагонизме квадратно-мандибулярной системы, но не влияют на максиллярный сегмент, как в амфикинетической модели.

Кинетизм и филогенез сквамат. Гипотезе взаимосвязи стрептостилии с общей интракраниальной подвижностью, при которой у ящериц формируется четырехзвенный механизм и система управления специализированными челюстными мускулами для неподвижного удержания добычи или ее произвольного смещения, противопоставлена точка зрения П. Робинсона (Robinson, 1967), по которой возникновение стрептостилии произошло до появления общей интракраниальной подвижности (монострептостилия). Т. Фраззетта (Frazzetta, 1986), рассуждая в этом же ключе, связывает утрату у ящериц нижних височных дуг с развитием кинетизма, несмотря на то, что одно не является необходимым условием для другого (на это указывает пример высококинетичного черепа птиц).

Гипотеза исходной монострептостилии игнорирует амортизационную функцию кинетизма, а также наличие мускулов протракторов и крыловидного мускула. Допущение о повышении эффективности последнего благодаря только монострептостилии, как и допущение связи стрептостилии с широким раскрыванием пасти (Smith, 1980) или с заталкиванием добычи

внутри ротовой полости (Robinson, 1967), не содержит ясного причинного объяснения. Вместе с тем альтернативная точка зрения о первичности амфикинетизма плохо стыкуется с положением о базальности ящериц в составе скватат. Попытка адаптации, например, кладистической филогенетической схемы и данных о кинетизме черепа через гипотезу монострепто-стилии (Metzger, 2002) выглядит спорно (Arnold, 1998; Иорданский, 2011).

В отличие от амфикинетизма ящериц, облегчающего манипуляцию с легким и небольшим по размеру кормом, которым обычно являются насекомые и их личинки, у змей мезо- и метакинетической зон подвижности нет. Схема функционирования их челюстного аппарата несет в крыше черепа другие подвижные зоны – про- и ринхокинетическую. Змей, кроме этого, отличают наличие независимых продольных движений элементов небно-верхнечелюстного комплекса и более сложно развитые мускулы челюстей. В целом краниологический аппарат этой группы скватат, именуемый как «гиперкинетизм», нацелен на схватывание, удержание и проглатывание крупной добычи.

В связи с темой соответствия кинетизма черепа и филогенетических конструкций интересны также амфисбены. У них, по данным Н.Н. Иорданского (1984, 1990б), установлено отсутствие подвижности как в мезо-, так и в метакинетической оси, а ложновисочный мускул, без которого функционирование амфикинетизма представить невозможно, у амфисбен не обособлен. Плохо развит и крыловидный мускул. Эти данные, скорее, свидетельствуют о том, что челюстной аппарат амфисбен архаично акинетичен. Эти примеры требуют объяснения происхождения и связи форм кинетизма у скватат. Подробно тема обсуждалась Н.Н. Иорданским (1990б, 2011), который обобщил опыт изучения челюстного аппарата разных групп тетрапод.

По мнению последнего автора, основой внутричерепной подвижности у всех групп современных земноводных и примитивных пресмыкающихся является плеврокинетизм, вероятно, унаследованный от рыбных предков. Он предполагает пассивное латеральное отведение щечно-челюстных отделов черепа при захвате челюстями крупной добычи в целях амортизации, т. е. гашения рывков добычи и, таким образом, снижения риска травмирования челюстного аппарата и потерь при захвате подвижной добычи. На основе плеврокинетизма произошло усиление внутричерепной подвижности в некоторых филогенетических стволах, в частности у ящериц, змей и птиц. Переход от амортизационной функции кинетизма к его манипуляционным возможностям возник вместе с возможностью продольных движений элементов черепа и появлением новых зон подвижности, способных активизироваться при формировании наклонных линий действия протракторов и аддукторов. Возникновение таких мускулов сопряжено с началом развития механизмов продольной подвижности небно-максиллярной области путем разрыхления связей между мозговой коробкой и элементами дерматокrania. Формирование поперечных гибких осей в крыше дерматокrania, вероятно, было подготовлено облегчением черепа, в том числе путем его фенестрации (не только височно-скуловой области черепа). Важное место в этом процессе занимали изменения, сопровождавшиеся фетализацией, т. е. торможением морфогенезов скелетных структур на относительно ранних стадиях.

Иначе говоря, становление такой уникальной морфо-физиологической адаптации челюстного аппарата, как кинетизм черепа, было подготовлено долгим эволюционным процессом. Именно поэтому связать данные об амфикинетизме и текущие представления о филогенезе сквамат, допускающие происхождение змей и амфисбен от конкретных групп ящериц, трудно, поскольку за этим стоит необходимость принятия сомнительной гипотезы о многократном формировании у ящериц амфикинетизма. Кроме этого, при обсуждении гипотезы происхождения змей от тех или иных групп ящериц представить переход от амфикинетизма к гиперкинетизму можно только через стадию деспециализации первого. Принятие такой гипотезы равносильно предположению о независимом формировании двух названных форм кинетизма от неспециализированного состояния. Последнее положение означает возможность происхождения змей, ящериц и, видимо, амфисбен от общего и неспециализированного по типу кинетизма предка.

Морфология некоторых элементов черепа

Мозговая коробка. Строение мозговой коробки ящериц характеризуется недоокостенением ее передней части и консолидацией задней части, что, очевидно, связано с проявлением амфикинетизма. В первом случае устраняется препятствие для осуществления необходимых деформаций в максиллярном сегменте, особенно в области мезокинетической оси, где размах движений значителен, а во втором создана прочная основа для осуществления этих внутричерепных деформаций.

Консолидированная часть мозговой капсулы включает парные переднеушную (*os prooticum*) и боковую затылочную (*exoccipitale*) кости, а также непарные основную затылочную (*basioccipitale*) кость, базисфеноид (*basisphenoideum*) с отходящими от него рострумом парасфеноида и базиптеригонидными отростками. Для мозговой коробки ящериц характерны так называемые парокципитальные отростки, которые иногда достигают значительной длины. Их основу составляют необычно крупные боковые затылочные кости (рис. 8, *a*). У остальных пресмыкающихся значительную часть боковой и окципитальной поверхности мозговой капсулы и основную часть парокципитальных отростков, как правило, формируют заднеушные кости (рис. 8, *b–c*). Таким образом, можно отметить негомологичность парокципитальных отростков у ящериц и ринхоцефалов, а также обособленное положение ящериц и сквамат в целом от всех известных групп пресмыкающихся, включая таких ящерицеподобных пресмыкающихся, как эолацертилии (рис. 8, *e*).

Вместе с развитием крупной боковой затылочной кости у ящериц происходит преобразование заднеушных (*opisthoticum*) костей, которые обычно срастаются полностью с соседними костями. Исключение демонстрирует *Dibamus novaeguineae*, у которого парокципитальные отростки не выражены, а заднеушные кости крупные и формируют часть латеральной стенки мозговой капсулы, разъединяя переднеушную и боковую затылочную кости (Rieppel, 1984b). В близком положении заднеушные кости оказываются в эмбриогенезе остальных ящериц (Bellairs, Kamal, 1981). Однако затем они

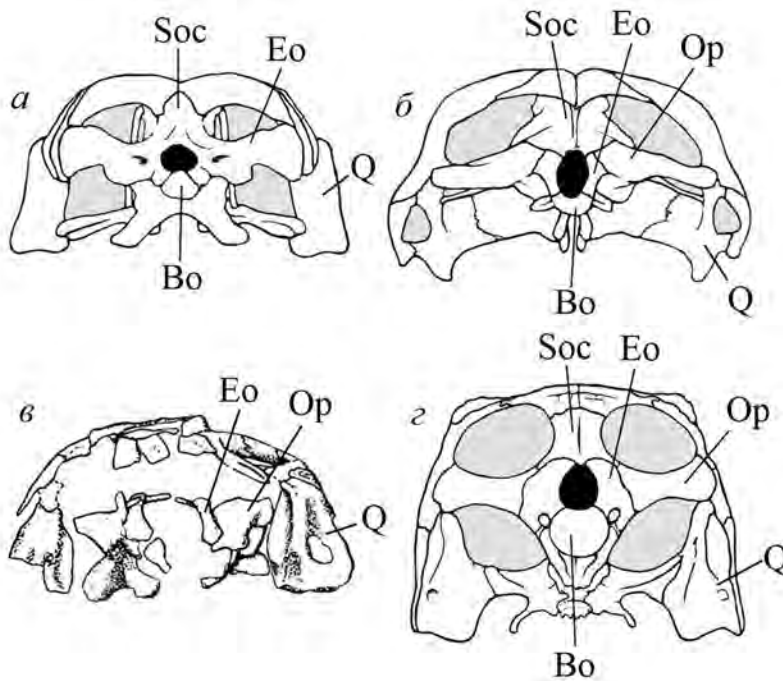


Рис. 8. Мозговая коробка (вид сзади) ящерицы (а), ринхоцефала (б), эолацертилии (в) и черепахи (г) (по: Romer, 1956, фиг. 53, а; 59 б, с для а, б и г; по: Carroll, 1988, фиг. 6 для в): а – *Varanus* sp. (Varanidae); б – *Sphenodon punctatus* (Sphenodontidae); в – *Paliguana whitei* Broom, 1903 (Paliguonidae), поздняя пермь – ранний триас Южной Африки; г – *Proganochelys quenstedti* Baur, 1887 (Proganochelidae); поздний триас Германии.

миниатюризируются, формируя часть стенки мозговой капсулы в области внутреннего уха (Jollie, 1960). Похожие процессы происходят в эмбриогенезе черепа змей. У них заднеушные кости занимают латероокципитальное или дорсоокципитальное положение (Rieppel, 2000b).

«Роющих» комплекс. Ряд групп сцинкогеккономорф обладает змеевидным телом и одновременно ведет специализированно роющий образ жизни (Dibamidae, Acontiidae, Feyliniidae, Anniellidae). Они также несут комплекс общих краниологических признаков: укрупнение затылочного отдела черепа, уменьшение размеров глазниц, сокращение площади мембранной части мозговой коробки, утрата барабанной перепонки, массивность слуховых костей и их обширное основание.

Похожие изменения имеют место у амфисбен, что позволяет говорить об амфисбенизации строения черепа у роющих ящериц. Не исключено, что современные амфисбены сами представляют собой измененную специализацией к роющему образу жизни эволюционную линию. На это предположение наводит упомянутая нами выше *Sineoamphisbaena hexatabularis* Wu et al., 1993 из позднего мела Китая, обладающая широким черепом и полными височными дугами. Сходство не означает потери признаков диагностичности всех названных групп ящериц, которые отличаются друг от друга типом неба и строением нижней челюсти. Для синеамфисбены, как и для современных

амфибсбен, также характерны так называемые «элементы X», расположенные на вентральной поверхности мозговой капсулы (варианты гомологий этих костей допускают, что они – элемент сложного парасфеноида или форма вторичного окостенения: Gans, 1978).

О с е в ы е к о с т и к р ы ш и ч е р е п а. Первично все осевые кости крыши черепа у тетрапод, как и у ящериц, парные, но имеют тенденцию к срастанию друг с другом. В некоторых случаях оба названных состояния могут совпадать с характеристиками таксонов высокого ранга, указывая на достаточно глубокие онтогенетические зависимости при формировании этих внешне простых признаков.

Нередкое у ящериц слияние парных осевых костей крыши черепа может быть сопряжено, кроме общей тенденции их консолидации, с амфикинетизмом. Обычная непарность теменных костей, возможно, обусловлена снятием напряжения по линии срединного шва при работе челюстного аппарата. Срастание носовых костей, напротив, коррелирует с ограничением подвижности в ринальном отделе. Для некоторых хамелеонид, ископаемых «прискагам» и «мозазавров» отмечены случаи разделения носовых костей контактом восходящего отростка верхнечелюстных и лобных костей. Трубоччатое (тубулярное) строение лобных костей, достигаемое смыканием нисходящих ольфакторных отростков (отмечается у современных *Varanidae* и *Gekkonidae*), – форма консолидации при большом размахе движений. Для всех современных игуаний характерна непарность лобных костей.

Т е м е н н о е о т в е р с т и е. Обычно сформировано на теменной кости или на лобно-теменном шве (современные игуании). У некоторых ископаемых форм иногда впереди теменного отверстия, расположенного в поле теменной кости, сохраняется медиальный шов – результат неполного срастания правой и левой половин теменной кости (рис. 9, а). Шов может щелевидно раскрываться рострально (рис. 9, б), иллюстрируя возможность вторичного смещения теменного отверстия на линию лобно-теменного шва.

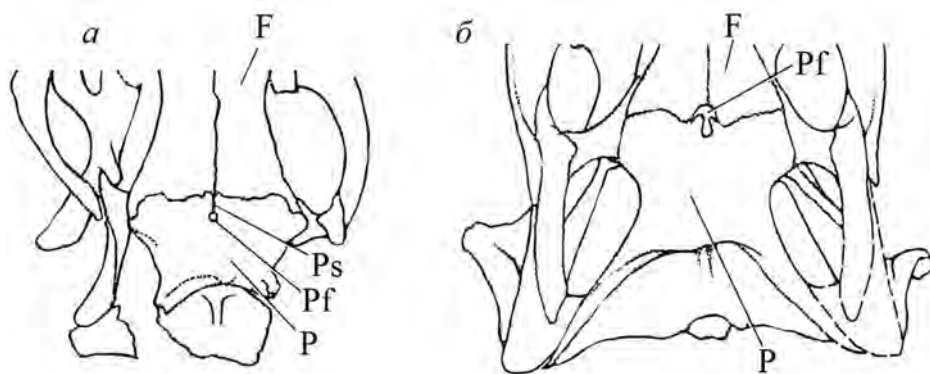


Рис. 9. Вторичное смещение теменного отверстия на лобно-теменной шов у ископаемых Macrocephalosauria в результате неполного срастания парной теменной кости: а – *Cyclurasia multidentata* Alifanov, 2000, Mongolochamopidae, б – *Aprisaurus bidentatus* Alifanov, 2000, Gilmoretidae; поздний мел Монголии.

Связь предлобных и заднелобных костей. Примеров связи предлобных и заднелобных костей среди игуаний нет (кроме редких видов хамелеонид), в отличие от некоторых сцинкогеккономорф, у которых такая связь нередко представлена (обычно у роющих форм и ряда групп современных и ископаемых платинот). Утрата указанной связи сопровождается включением лобных костей в обрамление глазниц, что фактически является признаком укрупнения последних.

Н а д г л а з н и ч н ы е к о с т и. Укрупненные глаза у ящериц обычно защищены сверху надглазничными остеодермами (*Anguinae*, *Scincidae*, *Gekkonidae* s.l., и др.), плотными складками кожи, иногда поддерживаемыми костными выростами (некоторые *Agamidae* s.str., *Iguanidae* s.l.) на предлобных и заглазничных костях. Интересен случай поддержания надглазничной складки кожи бумерангообразными по форме надглазничными костями (*os supraorbitale*) у *Varanidae* и *Xenosauridae* s.l. (рис. 10, а, б). Последние обнаружены нами в виде небольшого и примыкающего к предлобным костям элемента у желтопузика (*Pseudopus apodus*; рис. 11, а) и веретеницы (*Anguis fragilis*) под слоем надглазничных остеодерм (Алифанов, 2000). Кости установлены (Maisano et al., 2002) также у безухого варана (*Lantanothus borneensis*) и, видимо, свойственны всем *Anguimorpha*, кроме редких случаев вторичной утраты.

Гомология надглазничных костей у ящериц остается открытой. Более широкое обсуждение она получила при изучении птицетазовых динозавров (*Ornithischia*). У. Кумбс (Coombs, 1972) предположил, что первоначальное состояние надглазничных костей связано с их нависающим над глазницей положением, как у *Lesothosauridae*, *Hypsilophodontidae*, *Iguanodontidae*, *Psittacosauridae*, *Protoceratopidae*, и др. Однако надглазничных элементов у динозавров может быть несколько. В ряде работ (Barrett et al., 2005; Maidment, Porro, 2010) надглазничными костями называют внешние по отношению к черепу элементы, тогда как встроенные в орбитальный край дополнительные элементы считают костями верхнего века («palpebral»; название также использовалось в качестве синонима надглазничных костей: Romer, 1956). Гомология задних надглазничных и заднелобных костей также предполагалась (Gilmore, 1914). Чаще всего надглазничным костям приписывают остеодермальный генезис (Romer, 1956; Estes et al., 1988; Maryańska, Osmólska, 1974; Sereno, 2000).

На фоне проблемы гомологии надглазничных костей интерес представляют окостенения, отмечаемые у птицетазовых динозавров, но не известные у каких-либо групп наземных тетрапод. К некоторым из них остеодермальная гипотеза не может быть применена, как, например, в отношении костей «Х» в межорбитальной перегородке у пахицефалозавров (Maryanska, Osmolska, 1974). Гомологию ряда необычных окостенений можно определить с помощью данных, установленных у позвоночных более низкой степени организации. В частности, предзубная кость (*praedentale*), наличие которой является основной диагностической особенностью птицетазовых динозавров, может оказаться производной от *mentomandibulare* (переднее окостенение меккелева хряща) кистеперых рыб. Похожее объяснение возможно для роstralной кости (*rostrale*) рогатых динозавров, которая, не исключено,

гомологична передней роstralной (rostrale anterior) кости. У молодой особи *Pinacosaurus grangeri* Gilmore, 1933 выражено окостенение, напоминающее межлобную кость (interfrontale), определяемую в черепе ряда лабиринтодонтов (Maryanska, 1971).

К пониманию гомологии надглазничных костей ящериц нас приближают данные о строении костей орбитального края у птицетазовых динозавров (Ornithischia), у многих из которых нет примеров проявления остеодерм головы и туловища. Две (передняя и задняя) надглазничные кости отмечены, например, у *Agilisaurus louderbacki* Peng, 1990 (Hypsilophodontidae) из средней юры Китая (Barrett et al., 2005; рис. 10, в), *Mantellisaurus atherfieldensis* Hooley, 1925 (Iguanodontidae) из раннего мела Европы (Norman, 1980), некоторых форм *Ceratopidae* (Sampson, 1995) из позднего мела Северной

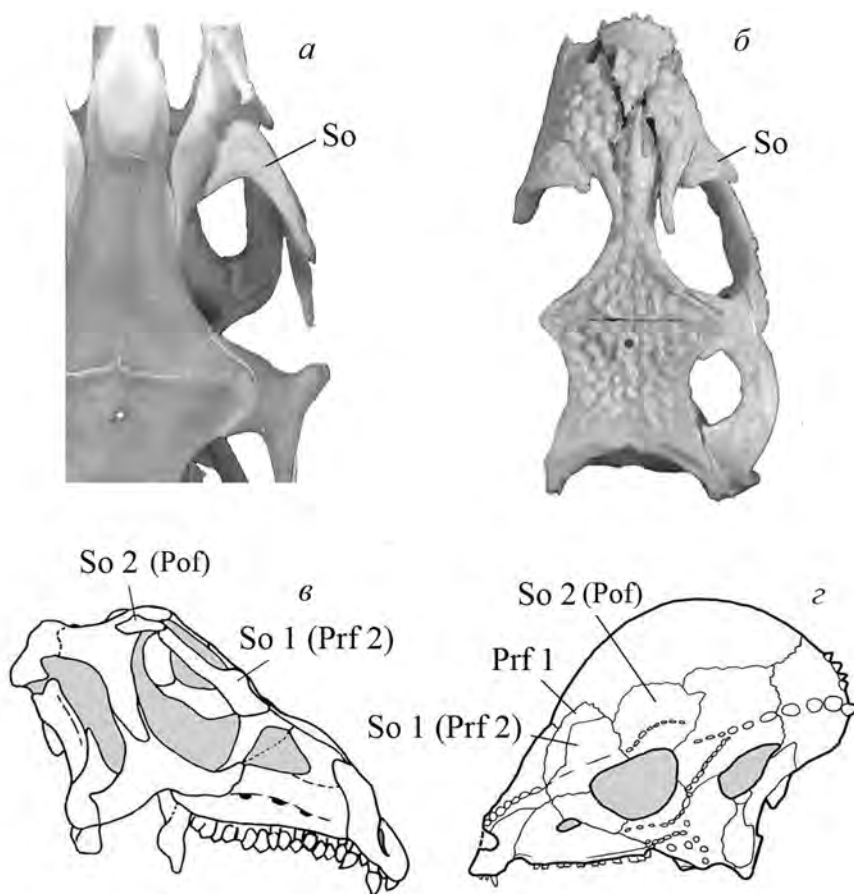


Рис. 10. Надглазничные кости у ящериц (а, б) и динозавров (в, з): а – околоорбитальный фрагмент черепа (вид сверху) серого варана (*Varanus griseus*, Varanidae), б – череп (вид сверху) большого ксенозавра (*Xenosaurus grandis*, Xenosauridae); в – реконструкция черепа (вид сбоку) птиценогого динозавра *Agilisaurus louderbacki* Peng, 1990 (Hypsilophodontidae) из средней юры Китая (по: Barret et al., 2005, фиг. 3, б), з – реконструкция черепа (вид сбоку) пахицефалозавра *Prenoscephale prenes* Maryańska et Osmólska, 1974 (Pachycephalosauridae) из позднего мела Монголии (по: Maryańska, Osmólska, 1974, фиг. 1, C2).

Америки и у *Saurolophus angustirostris* Rozhdestvensky, 1952 (Hadrosauridae) из позднего мела Монголии (Maryańska, Osmólska, 1981). У последних трех форм обсуждаемые элементы инкорпорированы в орбитальный край.

В отношении передней надглазничной кости интересен череп купологолового динозавра *Prenocephale prenes* Maryańska et Osmólska, 1974 (Pachycephalosauridae) из позднего мела Монголии. Как и у всех представителей данной группы, обсуждаемые кости встроены в орбитальный край (рис. 10, з). При этом у единственного образца монгольской формы, с дной стороны, они самостоятельны, тогда как с другой – имеют неполное срастание с собственно предлобными костями (обычно такое происходит с близкими по происхождению элементами). Отмеченные факты допускают гомологизацию передних надглазничных костей в качестве дополнительной закладки предлобных костей. Такой интерпретации соответствуют данные о костях текто-супраорбитальной серии (*tectale posterior* и *supraorbitale*) у кистеперых рыб, которые нередко сливаются в единый элемент (*tectosupraorbitale*). Их также указывают в качестве гомолога предлобной кости тетрапод (Воробьева, 1977).

Чешуйчатые кости. У представителей таксона *Iguania* окципитальный отросток чешуйчатых костей уплощен и формирует обычно широкий медиальный отворот (*игуаниевый тип*; рис. 11, б, в, ж), тогда как у остальных ящериц те же кости несут вентральный изгиб (*сцинкогеккономорфный тип*; рис. 11, а, г, е, з, и) при отсутствии медиального отростка. Происхождение различий формы чешуйчатых костей загадочно. Отчасти его можно объяснить разным исходным расположением верхних височных окон. Например, у некоторых сцинкогеккономорф небольшие окна расположены на шве между теменной, заглазничной и заднелобной костями без включения в их обрамление чешуйчатых костей (рис. 3, б; 11, а), тогда как у игуаний чешуйчатые кости всегда входят в обрамление височных окон и, как можно предположить, с самого начала формировали их внутренний край.

Заднелобные и заглазничные кости. Для ряда групп ящериц характерна утрата элементов передней части височных дуг, к которым относятся заглазничные и заднелобные кости. У ряда групп платинот заглазничные кости исчезают, видимо, на стадии, отмечаемой у желтопузика, т. е. после выпадения их из края глазниц (рис. 11, а) и до образования полноценного верхнего височного окна. Заглазничные кости нередко отсутствуют у некоторых сцинкогеккономорф, например, у геккот (рис. 3, д). Заднелобные кости могут редуцироваться в связи с разрастанием медиального отростка заглазничных костей (обычно характерно для игуаний: рис. 11, в).

При сохранении самостоятельности костей передней части височных дуг можно выделить три типа положения медиального отростка заглазничных костей, которые могут располагаться окципитальнее (рис. 11, а–в) или ростральнее (рис. 11, г–е) заднелобных костей. Еще один вариант предполагает положение медиального отростка заглазничной кости в ложбине, формируемой заднелобной костью (рис. 11, ж–и). Особенности строения передней части височных дуг важны для характеристики некоторых макротаксонов.

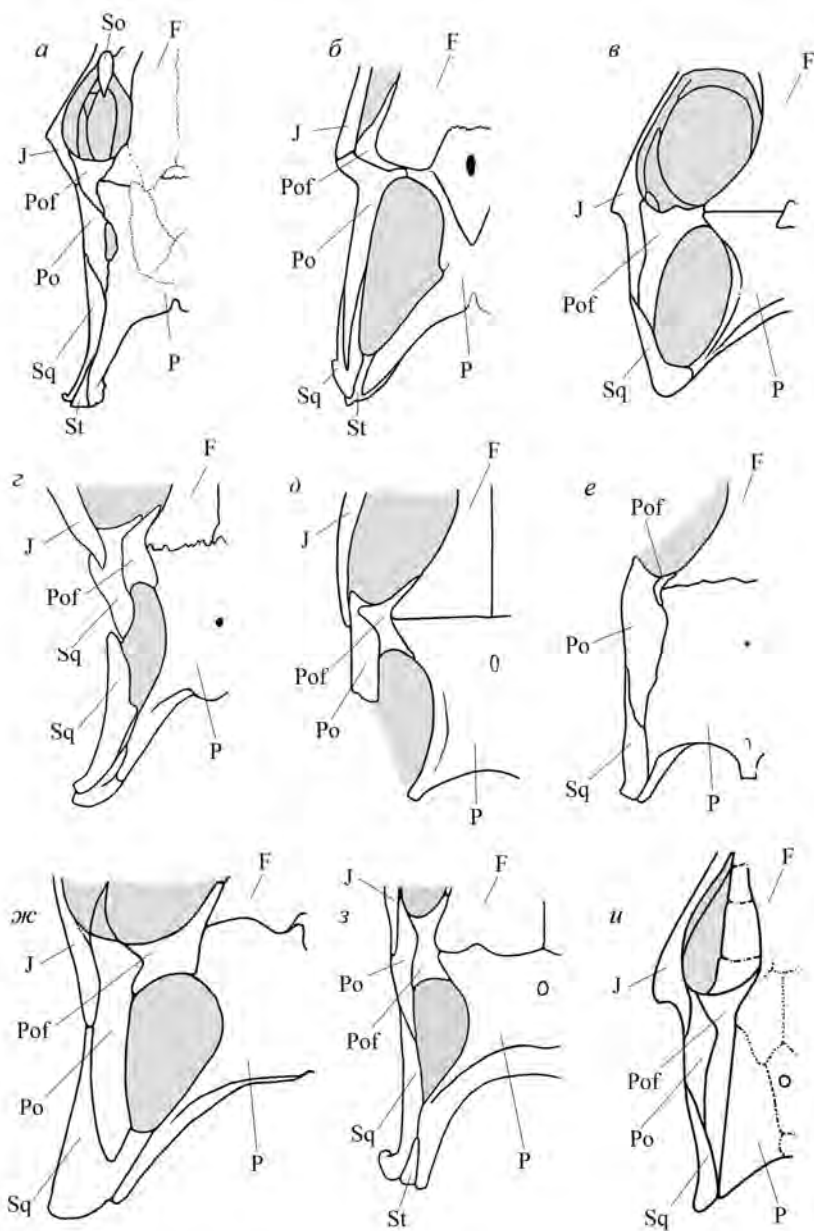


Рис. 11. Кости височных дуг ящериц: а – желтопузик (*Pseudopus apodus*, Anguillidae), б – клидаст (*Clidastes propython* Cope, 1869, Mosasauridae); поздний мел Северной Америки (по: Russell, 1967, текст-фиг. 83), в – кавказская агама (*Laudakia caucasica*, Agamidae), г – ардеозавр (*Ardeosaurus brevipes* Meyer, 1860, Ardeosauridae); поздняя юра Германии (по: Mateer, 1982, текст-фиг. 2), д – проплатинотия (*Proplatynotia longirostrata* Borsuk-Bialynicka, 1984, Parasaniwidae); поздний мел Монголии (по: Borsuk-Bialynicka, 1984, фиг. 8 А, часть), е – поясохвост (*Cordylus polyzonus*, Cordylidae (по: Estes et al., 1988, фиг. 26, часть), ж – апризавр (*Aprisaurus bidentatus* Alifanov, 2000, Gilmoretidae), з – славоица (*Slavoia darevskii* Sulimski, 1984, Slavoiiidae); поздний мел Монголии, и – зеленая ящерица (*Lacera viridis*, Lacertidae).

Типология небного комплекса. К преобразованиям, облегчающим череп, относится фенестрация небного комплекса путем образования инфраорбитальных окон (рис. 12, 13). Данная особенность широко представлена среди ящериц и четко характеризует филогенетические линии в составе крупных таксонов, что, как ни странно, в литературе не отражено. Виды фенестрации неба, включая безоконное (*проплатинотопалатинарность*) состояние (отмечается у некоторых современных Xantusiidae и ископаемых Gilmoretteiidae), и их распределение по таксонам говорят о том, что трансформация небного комплекса происходила в составе разных групп у ящериц независимо. При этом изменения ограничены несколькими типологическими состояниями. Два основных варианта фенестрации названы нами от несущих их традиционных таксонов Platyota и Diploglossa (Anguimorpha): «платинотопалатинарность» (рис. 12, а; 13, б) и «диплоглоссопалатинарность» (рис. 12, б; 13, е).

Для первого типа характерно образование инфраорбитальных окон с сохранением связи латеральных отростков наружной крыловидной и небной костей (рис. 12, а; 13, б) и без участия в их составе верхнечелюстных костей. Второй тип отмечается входением в состав инфраорбитальных окон верхнечелюстной кости (рис. 12, б; 13, е), сопровождающееся дополнительным преобразованием: налеганием на дорсальную поверхность ее супрадентального гребня медиальных отростков небных и наружных крыловидных костей, иногда с сохранением взаимной связи. Последняя особенность указывает на возможность того, что такой тип взаиморасположения костей сложился до формирования суборбитальных окон, т. е. до возникновения собственно диплоглоссопалатинарности.

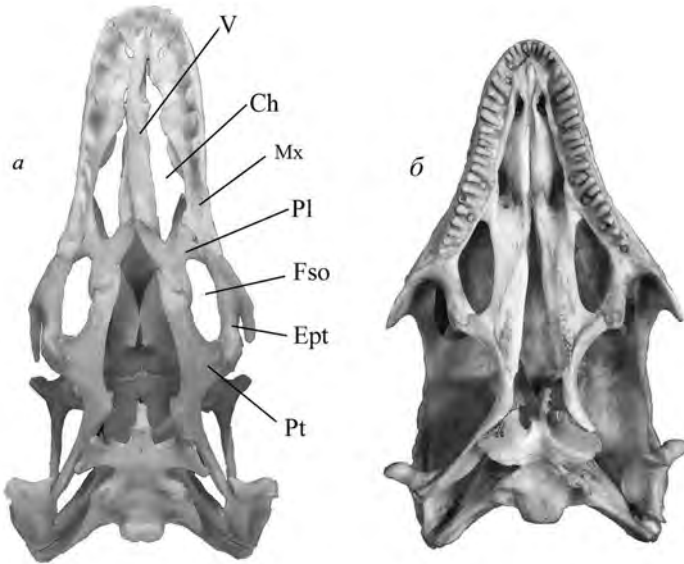


Рис. 12. Основные типы неба у ящериц (вид снизу): платинотопалатинарный (а), диплоглоссопалатинарный (б): а – серый варан (*Varanus griseus*, Varanidae), б – прыткая ящерица (*Lacerta agilis*, Lacertidae).

Платинотопалатинарность следует отличать от *постплатинотопалатинарности* (рис. 13, в), для которой устанавливается размыкание латеральных отростков небных и наружных крыловидных костей медиальнее супраденального гребня верхнечелюстных костей (свойственно некоторым Gekkonidae s.l. и Xantusiidae). Этот вариант, как можно предположить, является вторичным преобразованием от платинотопалатинарного состояния. Диплоглоссопалатинарности может предшествовать стадия *продиплоглоссопалатинарности* (рис. 13, д), которая иногда проявляется у ископаемых форм. Нефенестрированная продиплоглоссопалатинарность (рис. 13, з) – теоретическая реконструкция.

Таким образом, диплоглоссопалатинарной фенестрации неба у ящериц предшествовало изменение положения латеральных отростков небной и наружнокрыловидных костей. Важно также отметить, что платиното- и диплоглоссопалатинарность прямо не связаны друг с другом, поскольку оказываются стадиями разных сегогенетических линий.

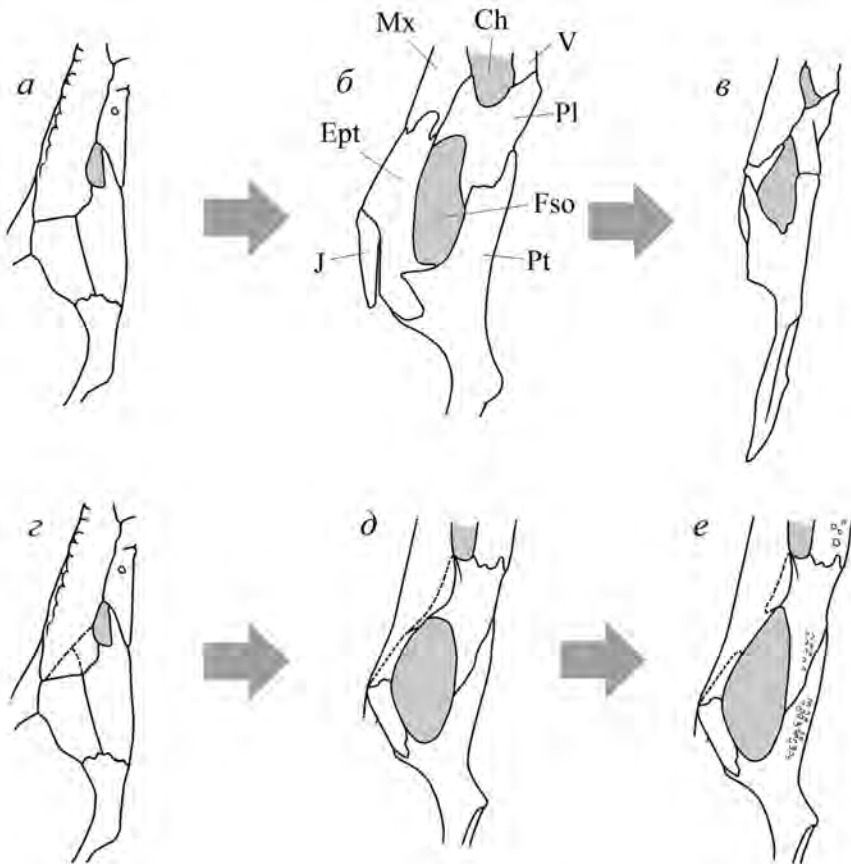


Рис. 13. Два типа преобразований небного комплекса у ящериц: а – проплатинотопалатинарность, б – платинотопалатинарность, в – постплатинотопалатинарность, з – нефенестрированная продиплоглоссопалатинарность, д – фенестрированная продиплоглоссопалатинарность, е – диплоглоссопалатинарность. Стрелки показывают направления изменений.

Нижняя челюсть

Основные конструктивные особенности. Ранее нами отмечалось (Алифанов, 2000, 2012б), что при построениях филогенетических гипотез в отношении ящериц недооцененным и практически неиспользуемым ресурсом признаков остается нижняя челюсть.

Ветвь нижней челюсти ящериц может быть представлена в виде стержня, сформированного из трех групп костей. В постдентальную группу входят обычно срастающиеся друг с другом сочленовная, предсочленовная и надугловая кости. К этому блоку прикрепляется значительная масса мускульных волокон челюстных аддукторов. Основу второй группы составляют зубная и пластинчатая кости. Связь двух отмеченных блоков укрепляет серия костей с промежуточным положением. Это венечная и угловая кости. У агамид и шипохвостов, а также у родственных им ископаемых ящериц угловые кости разрастаются рострально, занимая положение пластинчатых костей, которые редуцированы в размерах.

Особая роль в третьей группе принадлежит венечной кости. С ее высоким дорсальным отростком соединяется обширный венечный апоневроз, принимающий на себя значительную часть волокон наружного аддуктора. Высокий венечный отросток придает наклонную ориентацию результирующей действия последнего мускула для поддержания им необходимой силы ретракции (Иорданский, 1971). Одновременно повышается требование к укреплению самих этих костей на нижней челюсти. Оно происходит путем увеличения площади контактирующих поверхностей. При этом венечные кости нередко формируют лабиальный отросток (рис. 14, а) в дополнение к всегда развитым ростромедиальному и медиоокципитальному отросткам (рис. 14, б).

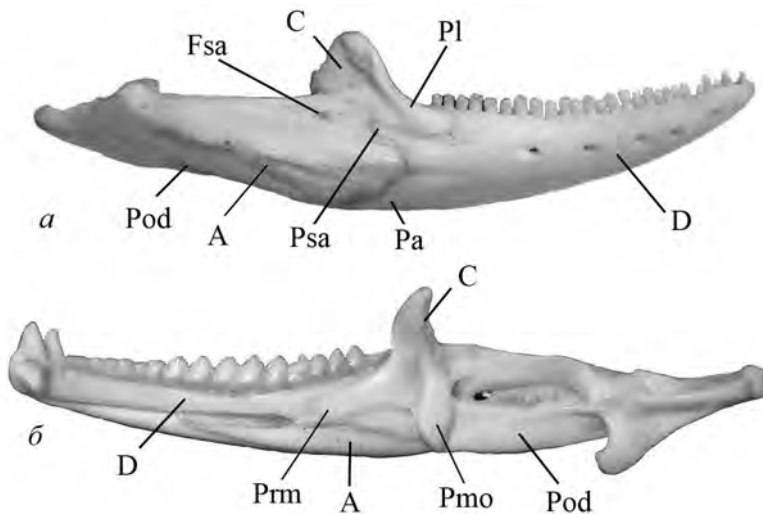


Рис. 14. Венечная и угловая кости, как элементы, связывающие зубной и постдентальный блоки ветви нижней челюсти: а – правая нижнечелюстная ветвь прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*, Lacertidae) лабиально, б – правая нижнечелюстная ветвь кавказской агамы (*Laudakia caucasica*, Agamidae) лингвально.

При интерпретации конкретных изменений весьма важно учитывать направление нагрузок, производимых аддукторами. Приложенные к разным зонам нижней челюсти, они способны не только вызывать ее аддукцию и ретракцию, но также производить крутящие напряжения подвижных друг относительно друга правой и левой ветвей. Поперечные составляющие мускульных сил аддукторов сопровождают характерную для современных варанов и ядозубов *стрептогнатию* – подвижность, возникающую между зубными костями и постдентальным блоком костей нижней челюсти в горизонтальной плоскости (иногда ошибочно предполагается вертикальная подвижность зубной кости: Russell, 1967). Стрептогнатия усиливает амортизационные возможности кинетического челюстного аппарата при рывках сильной позвоночной добычи. На примере нижней челюсти полосатого варана (*Varanus salvator*) мы видели связку, которая занимает положение между дорсоокципитальным краем зубной кости и передним концом лабиального отростка венечной кости и способна препятствовать вертикальному смещению двух блоков друг относительно друга при максимальных усилиях.

Коррелятивный характер конкретных изменений в зоне контактов двух нижнечелюстных блоков в нестрептогнатичных нижних челюстях можно показать на следующих примерах. У агамид и хамелеонид редукция пластинчатых костей компенсируется вытягиванием угловых костей вперед по нижней лингвальной поверхности зубных костей (рис. 14, б). У других ящериц редукция пластинчатых костей обычно сочетается со смыканием краев зубных костей вокруг меккелева желобка и/или сопровождается окципитальным удлинением зубных костей.

Типологические состояния. Окципитально зубные кости ящериц формируют три отростка (рис. 15): короноидный, ангулярный и супраангулярный (Roček, 1984). Не всегда они могут быть выражены одновременно. Обычно разрастание ангулярного и супраангулярного отростка. Их длину можно оценить по отношению к центру венечных костей или к переднему супраангулярному отверстию, расположенному примерно на уровне заднего края дорсального отростка последних. Значение имеет наличие лабиального отростка венечных костей. Учет всех деталей позволяет выделить серию основных вариантов строения нижней челюсти у ящериц.

Ангвиморфный тип (рис. 15, а; 16, а, б). На зубных костях выражены все три отростка. Супраангулярный и ангулярный отростки примерно равны или первый крупнее второго. Зубные кости в целом короткие, за центр венечной кости или переднего супраангулярного отверстия они обычно не распространяются. Лабиальный отросток венечных костей налегает на зубную кость сверху (часто в пространстве между ее короноидным и супраангулярным отростками). Варианты типа связаны с наличием или отсутствием глубокой вырезки между ангулярным или супраангулярным отростками.

Сцинкоморфный тип (рис. 15, б; 16, в, г). Супраангулярный отросток зубной кости короткий или отсутствует. Ангулярный отросток широкий в основании и часто удлиннен. Короноидный отросток зубной кости налегает сверху на латеральную поверхность дорсального отростка венечной кости и на лабиальный отросток этой кости, если он есть.

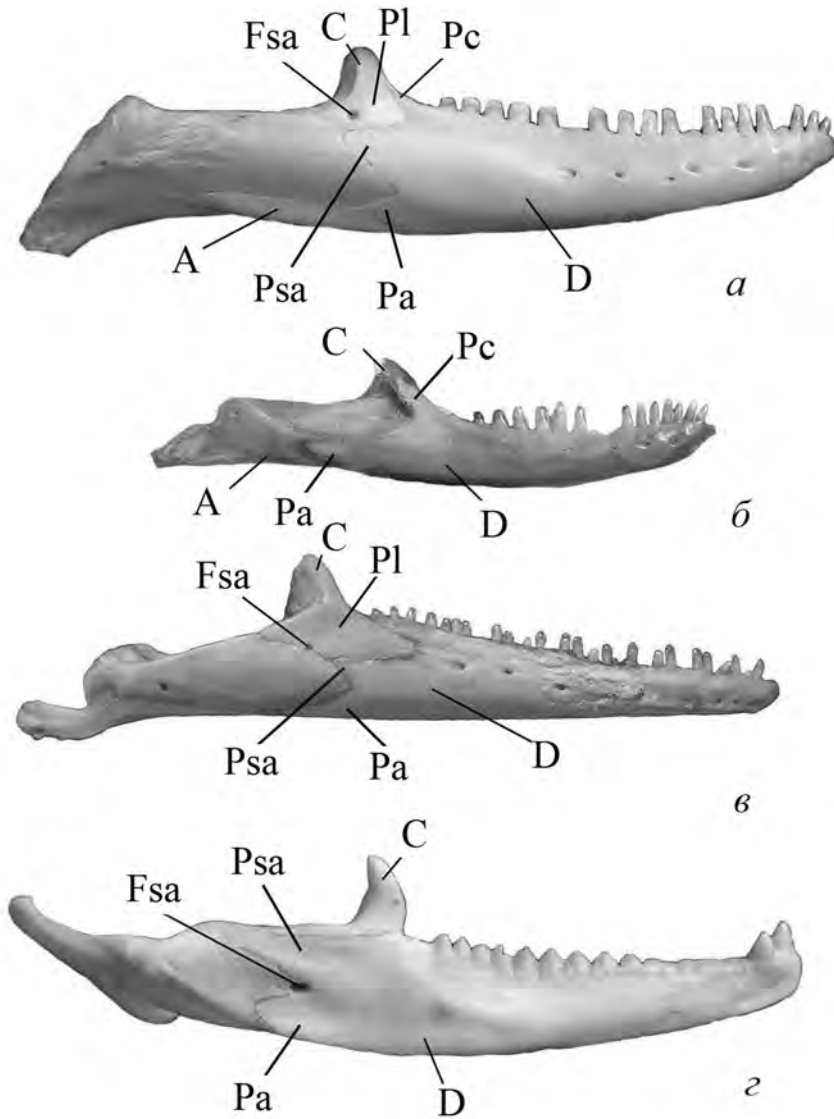


Рис. 15. Отростки зубных и венечных костей у разных форм ящериц: *а* – большой ксенозавр (*Xenosaurus grandis*, Xenosauridae), *б* – желтопятнистая лепидофима (*Lepidophyma flavimaculatus*, Xantusiidae), *в* – геккон токи (*Gekko gecko*, Gekkonidae s.l.), *г* – кавказская агама (*Laudakia caucasica*, Agamidae).

Лацерто-геккотовый тип (рис. 14, *а*; 15, *в*; 16, *д–з*). Характеризуется отсутствием коронаидного отростка и развитием ангулярного отростка зубных костей. Последний часто пересекает уровень переднего супраангулярного отверстия. Вырезка между ангулярным или супраангулярным отростками часто выражена. Лабиальный отросток венечных костей всегда крупный, широко налегает на лабиальную поверхность зубной кости.

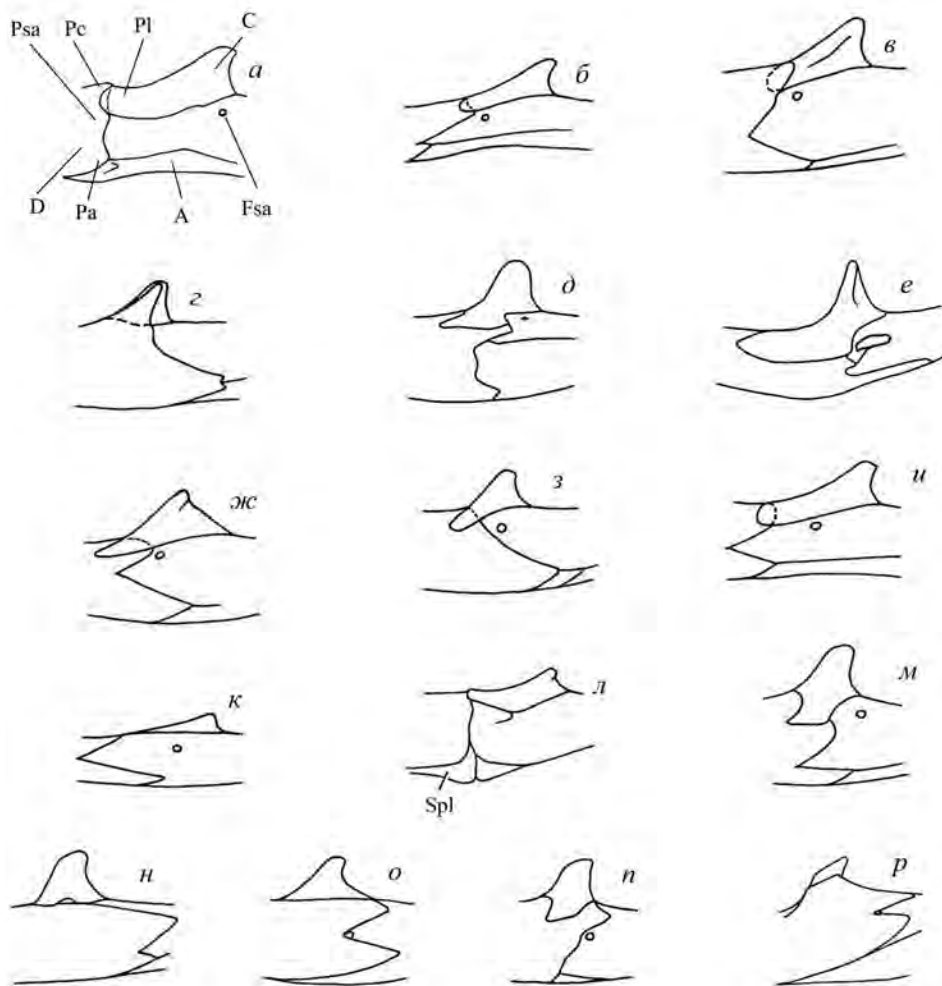


Рис. 16. Ангвиморфный (а, б), сцинкоморфный (в, г), лацерто-геккотовый (д-з), мозазавро-тейюморфный (и-л), игуаноморфный (м, н) и агамо-хамселеоморфный (о-р) типы строения нижней челюсти ящериц: а – серый варан (*Varanus griseus*, Varanidae); б – веретеница (*Anguis fragilis*, Anguidae); в – длинноногий сцинк (*Eumeces schreideri*, Scincidae); г – гигантский аконтиас (*Acontias plumbeus*, Acontiiidae; по: Rieppel, 1981, фиг. 1, а, часть); д – канарская ящерица (*Gallotia galloti*, Lacertidae; по: Barahona, Barbadillo, 1998, фиг. 4); е – северный гимнофтальм (*Gymnophthalmus speciosus*, Gymnophthalmidae; по: Estes et al., 1988, фиг. 24); жс – геккон токи (*Gekko gekko*, Gekkonidae); з – цейлонский сцинк (*Nessia layardi*, Feyliniidae; по: Rieppel, 1981, фиг. 17); и – амеива (*Ameiva* sp., Tupinambidae); к – параваран (†*Paravaranus angustifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984, Paravaranidae); поздний мел Монголии; л – платекарпус (†*Platycarpus tympaniticus* Cope, 1869, Mosasauridae; по: Russell, 1967, текст-фиг. 58); поздний мел Северной Америки; м – чаквелла (*Sauromalus obsus*, Iguanidae); н – торкват (*Tropidurus torquatus*, Tropiduridae); о – хамелеон (*Chamaeleo* sp., Chamaeleonidae); п – прискагама (†*Priscagama gobiensis* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984, Priscagamidae); поздний мел Центральной Азии; р – шипохвост (*Uromastix aegyptia*, Uromastycidae).

Мозазавро-тейюморфный тип (рис. 16, и–л). Зубные кости обычно короткие. Коронидный отросток не выражен. Ангулярный и супраангулярный отростки этих костей часто разделены глубокой вырезкой. Варианты предполагают наличие (макротейиды) или отсутствие (мозазавры) лабиального отростка венечных костей.

Игуаноморфный тип (рис. 16, м, н). Обычно тубуляризированные зубные кости всегда пересекают уровень переднего супраангулярного отверстия. Три основных подтипа отличны по степени удлинения супраангулярного отростка (в продвинутых вариантах всегда распространяются ниже переднего супраангулярного отростка): *укороченный* (обычно уровня переднего супраангулярного отверстия не пересекает), *нормальный* (по длине примерно равен ангулярному отростку) и *удлиненный* (значительно длиннее ангулярного, часто широкий в основании). Лабиальный отросток венечной кости отсутствует или выражен.

Агамо-хамелеоновый тип (рис. 15, з; 16, о–р). Определяется по положению супраангулярного отростка зубных костей дорсальнее переднего супраангулярного отверстия. Для типа можно выделить два варианта. Один из них определяет отсутствие коронидного отростка зубных костей (иногда сопровождается развитием лабиального отростка венечных костей; его нет у «хамелеонов»), а другой отличается наличием небольшого или высокого коронидного отростка («агамы») в сочетании с отсутствием лабиального отростка венечных костей.

Существуют примеры отклонения от основных вариантов типологии. Например, у варанид отростки заднего края зубной кости иногда практически не выражены. Этот же эффект наблюдается у мозазаврид. У некоторых неплатинотных ангиморф супрангулярный отросток иногда пересекает уровень переднего супраангулярного отверстия. Напротив, зубные кости ряда современных макротейид могут достигать уровня центра венечной кости и выглядят сходно с зубными костями Lacertidae, у которых ангулярный отросток может быть относительно короткий, т. е. равен по длине супраангулярному. Однако последние совпадения проверяются с помощью нетипологических признаков, например, по строению чешуйчатой кости.

Зубная система

Зубной системе ящериц уделяли внимание многие авторы. Существенное влияние на развитие некоторых направлений оказал Ч. Кэмп (Camp, 1923). Среди большого числа современных работ, прямо или попутно обсуждающих строение зубной системы пресмыкающихся, включая ящериц, особое место занимает монография А.Г. Эдмунда (Edmund, 1960), посвященная главным образом проблеме сменности зубов. Тема была переизучена на новом и более широком материале в ряде современных работ (Berkovits, Shellis, 2017b; Bertin et al., 2018). Проблема разнообразия строения зубов также рассматривалась не раз. Наиболее подробно она относительно недавно была обсуждена Б. Берковицем и П. Шеллисом (Berkovits, Shellis, 2017a). В русскоязычной литературе важным источником сведений является сводка Э.И. Воробьевой и Т.Ю. Чугуновой (1995), в которой уделено внимание разным аспектам морфологии зубной системы и питанию большого ряда современных видов.

Рост, развитие и замещение. Челюстные зубы ящериц по общему плану строения обладают типичным для большинства тетрапод особенностями: дентиновая основа несет внутреннюю пульпарную полость и наружный эмалевый покров. По форме зубы представляют собой исходно конусовидные образования, которые иногда разделяют на верхушечную (т. е. выходящую за край челюстной кости) и базальную (т. е. расположенную ниже челюстного края) части. Прикрепление зубов к челюстной кости у ящериц осуществляется с помощью окостеневающей соединительной ткани, или синостоза. Эмаль (высокоминерализованная бесклеточная ткань) обычно тонкая и однородная. Однако близ вершин зубов она часто бывает утолщена и может формировать складчатую поверхность. У *Uromastix* эмаль обнаруживает призматическую структуру (Cooper, Poole, 1973), как у млекопитающих. Для ящериц отмечается наличие отложений цемента, минерализованного слоя ткани, примыкающего к основанию зуба. Цементная ткань практически не иннервируется и не имеет сосудистой системы. В некоторых случаях ее отложения могут быть обширными, как это отмечается, например, у ископаемых *Mosasauroidea* или современных макротейид.

Зубы у ящериц значительно варьируют по форме и числу. По строению они могут быть однородными (изодонтными) или неоднородными (анизодонтными). В последнем случае зубы увеличены в размерах в роstralной, задней или средней частях ряда. Увеличение может быть одновременно и роstralным, и окципитальным. Гетеродонтия, сочетающаяся с выделением серий зубов, отличных по размеру, форме и прикреплению, выражена у *Agamidae*.

Рост, развитие и замещение зубов у ящериц – многократно повторяемый процесс. К моменту вылупления из яйца часть из них (пренатальная серия) уже сформирована. Количество зубов в постнатальный период меняется в сторону увеличения. После закладки новый зуб движется к наружному краю зубной пластинки, соединяясь с медиальной поверхностью челюстной кости. Он может оказаться или у основания действующего зуба (*игуанидный* тип), или в промежутке между основаниями соседних зубов (*варанидный*, или *интерстициальный* тип). Отмечается также смешанный тип, который характеризуется незначительным окципитальным смещением заменяющегося зуба (у некоторых *Anguinae* и макротейид). Такая сменность выражена у современных и ископаемых платинот, а также у ископаемых игуаний таксона *Priscagama*: Borsuk-Białynicka, 1996).

При смене старые зубы часто разрушаются у основания (процесс обычно начинается вокруг так называемой ямки резорбции). При этом челюсти покидает только верхушечная часть зуба. У платинот (вараниды, ядозубы и их родственники) резорбция происходит вокруг периметра основания, в результате чего старый зуб вываливается практически целиком. Активность замещения с возрастом падает, но может быть ограничена полностью в постнатальном периоде, например, у *Chamaeleonidae*.

Типология прикрепления зубов. Типология прикрепления зубов описывает варианты их связи с челюстными костями без учета особенностей строения или сменности. В сравнении с текодонтностью пресмыкающихся, при которой основания зубов расположены между лингваль-

ными и лабиальными зубными гребнями челюстных костей, у ящериц лингвальный зубной гребень отсутствует. Такой тип прикрепления получил название «плевродонтность», или «плевродонтия».

В практике морфологических и палеонтологических исследований разнообразие вариаций строения зубной системы ящериц обусловило возникновение большого числа дополнительных терминов (гиперплевродонтия, гиперакродонтия, субакродонтия, субплевродонтия, псевдотекодонтия, плевроакродонтия и т. д.). Обычно указанные названия вводились без формальных определений и при игнорировании основного свойства типологии прикрепления, который не должен быть связан со строением или особенностями смены зубов. По мнению Т. Бертина и др. (Bertin et al., 2018), умножение подкатегорий плевродонтии вносит в представление о ней только путаницу. Тем не менее последние авторы, вслед за другими (например, Berkovits, Shellis, 2017b), делают исключение для субтекодонтии, определяемой как развитие под основанием зубов неглубокой и несимметричной лунки.

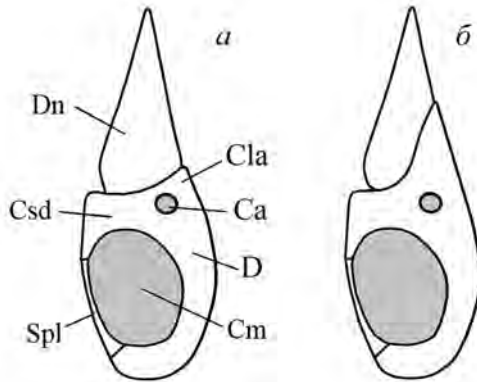


Рис. 17. Варианты плевродонтии: *a* – субплевродонтия, *б* – эуплевродонтия.

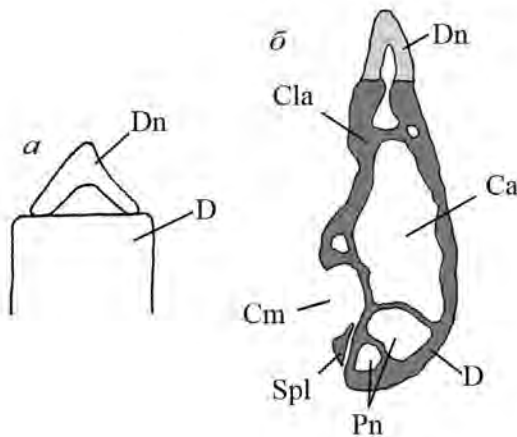


Рис. 18. Две интерпретации акродонтии: *a* – теоретическая (по: Presh, 1974, фиг. 1, b); *б* – «акродонтия» (гемиплевродонтия) у хамелеонид (по: Bertin et al., 2018, фиг. 3D, часть).

«Субтекодонтия» у ящериц обычно сопровождается также низким зубным гребнем и развитием цементных отложений (варьируют у разных групп ящериц).

С нашей точки зрения, некоторые термины все же удобны для характеристики вариантов плевродонтии, которые, как показывает практика палеонтологических исследований, носят не только описательный характер. Например, низкий зубной гребень соответствует типу, обычно называемому «субплевродонтия» (рис. 17, *а*), а очень высокий гребень – *гиперплевродонтия* (рис. 18, *б*). Первый тип обычно развит у современных макротейид и ископаемых мозазаврид, а второй характерен для хамелеонид или ископаемых *Carusiidae*. Для большинства ящериц зубной гребень выражен умеренно (*эуплевродонтия*; рис. 17, *б*), т. е. сравним по линейным размерам с субдентальным гребнем.

«Акродонтия» и гемиплевродонтия. Традиционная типологическая картина прикрепления зубов предусматривает существование, кроме плевродонтии, еще одного типа прикрепления – *акродонтного*, или *акродонтии*. Считается, что ее классическими носителями являются современные «агамы» и «хамелеоны».

Интересно, что строгого определения акродонтии найти нельзя, поскольку для исследователей долгое время исчерпывающим был сам термин, который несет смысловую нагрузку. В его отношении сделано много противоречивых высказываний. Например, еще Ч. Кэмп (Camp, 1923) подчеркивал вторичность этого состояния по отношению к плевродонтии. А. Ромер (Romer, 1956) видел в нем результат «миграции» зубов к краю высокого зубного гребня. П. Робинсон (Robinson, 1976) допускала многократное возникновение акродонтии, имея в виду зубную систему гаттерии и современных агамид. Р. Эстес и др. (Estes et al., 1988) предложили считать ее одним из нескольких трансформационных вариантов плевродонтии. Ряд авторов (Cooper et al., 1970; Gao, Fox, 1996) пытались связать акродонтию с нетипологическими признаками (например, с утратой сменности зубов). В. Преш (Presch, 1974) полагает, что акродонтные зубы располагаются на широком субдентальном гребне (рис. 18, *а*). Т. Бертин и др. (Bertin et al., 2018) истинную акродонтию видят только у хамелеонов (рис. 18, *б*). Нами сделано заключение об излишности введения обсуждаемого термина в рамках типологии прикрепления зубов (Алифанов, 1996, 2000). С отсутствием связи акродонтии и типологии прикрепления соглашаются и другие авторы (Smirina, Ananjeva, 2007).

Различия в трактовках отчасти связаны с двусмысленностью содержания термина. Например, можно предположить, что зубы формируются на торцевой части зубной кости в целом (рис. 18, *а*), т. е. дорсальнее субдентального (или супрадентального на верхнечелюстных костях) гребня. Такое понимание «акродонтии» у ящериц больше соответствует термину «субплевродонтия». В реальности зубы у хамелеонид и часть зубов агамид прикрепляются к высокому зубному гребню (маркируется альвеолярным отверстием в его основании), т. е. являются эу- и гиперплевродонтными (рис. 18, *б*). Следует обратить внимание на увеличение альвеолярного канала вместо потерявшего значение меккелева канала, что, видимо, связано с перераспределением нагрузок по поперечному контуру.

Заметим, что для агамид и хамелеонид, кроме высокого зубного гребня челюстных костей, который является признаком гиперплевродонтии, имеет место особенность, названная нами ранее (Алифанов, 2000, 2012б) «гемиплевродонтией». Термин подразумевает отрыв оснований части или всех зубов от суб- или супраденального гребня (рис. 19). В специализированных случаях, когда все или большинство зубов гемиплевродонтны, как, например, у *Agamidae* и *Chamaeleonidae*, допустимо использовать термин *гипергемиплевродонтия* (рис. 18, б).

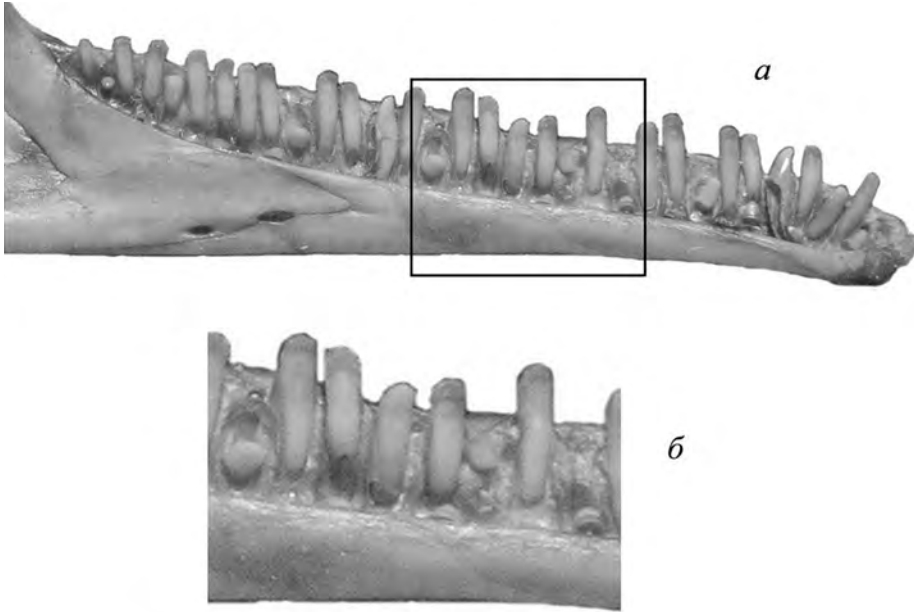


Рис. 19. Гемиплевродонтия у геккона токи (*Gekko gecko*, Gekkonidae): а – роstralная часть нижней челюсти лингвально, б – зубы (увеличено).

Гипергемиплевродонтия – прямое следствие раннего прекращения сменности и роста зубов при сохранении процесса роста челюстных костей по мере увеличения индивидуальных размеров в онтогенезе. Ее можно признать синонимом «акродонтии», а предпочтительность использования, с нашей точки зрения, определяется тем, что данный термин не связан с неудачным опытом применения в рамках типологии прикрепления. Нерегулярная гемиплевродонтия характерна для многих групп ящериц. Она сопряжена с отсутствием опоры оснований зубов на поперечный гребень (супра- или субденальный; выражены на верхнечелюстной и зубной костях, соответственно). Такая особенность характерна, например, для зубов гекконид, у которых мелкие зубы часто закреплены только на медиальной стенке зубного гребня (рис. 19).

То, что строение зубной системы «агам» и «хамелеонов» во многом связано с утратой сменности, демонстрируют данные палеонтологии. Они, кроме *Agamidae s.str.* (рис. 20, а), показывают на формирование похожего

типа строения зубной системы у хамелеоморф семейства Priscagamidae (рис. 20, *з*). Им предшествуют группы с негетеродонтной и негемиплевродонтной зубной системой (рис. 20, *б*, *д*) и даже с сохранением признаков сменности (рис. 20, *в*, *е*).

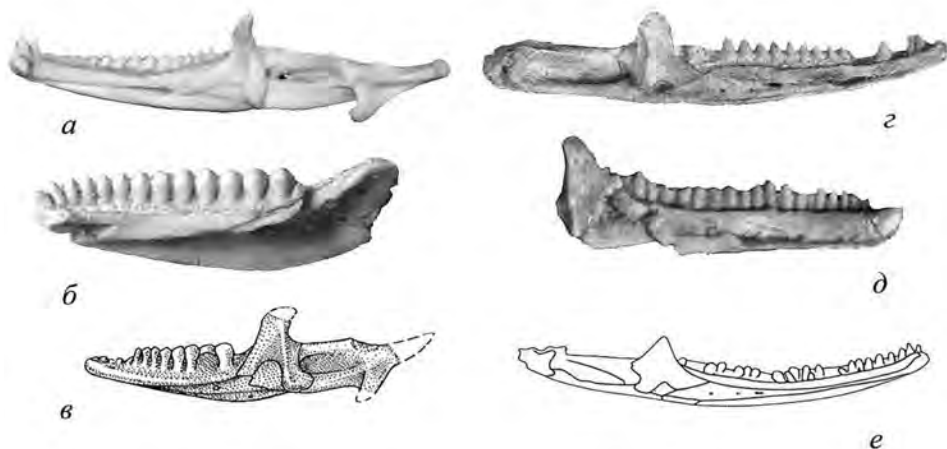


Рис. 20. Независимое формирование гетеродонтии и утраты сменности у Agamidae (*а*) и Priscagamidae (*з*) через определение сходства предшествующих этим таксонам стадий: *а* – правая ветвь нижней челюсти лингвально кавказской агамы *Laudakia caucasica* (Agamidae, Pachyglossa); *б* – правая зубная кость лингвально *Graminisaurus interruptus* Alifanov, 2009 (Changjiangosauridae, Pachyglossa); средний эоцен Монголии; *в* – правая ветвь нижней челюсти лингвально *Parauiromastix gilmorei* Alifanov, 2004 (Isodontosauridae, Pachyglossa); поздний мел Монголии; *г* – левая ветвь нижней челюсти лингвально *Priscagama gobiensis* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984 (Priscagamidae, Priscagamia); *д* – фрагмент левой ветви нижней челюсти лингвально *Gladidenagama semiplena* Alifanov, 1996 (*Gladidenagama* fam. nov., Priscagamia); *е* – левая ветвь нижней челюсти лингвально *Pleurodontagama aenigmatodes* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984 (Pleurodontagamidae, Priscagamia); поздний мел Монголии.

Признание акродонтии в рамках традиционной типологии прикрепления допускает теоретическую древность обсуждаемого состояния. Попытки проиллюстрировать ее с помощью палеонтологических находок приводят к зачислению в состав ранних агамообразных ящериц сфенодонтид плохой или неполной сохранности, например, *Bharatagama rebbanensis* из раннего мела Индии (Evans et al., 2002) и *Jeddaherdan aleadonta* из позднего мела Марокко (Apestiguía et al., 2016). «Агама» ‘*Tikiguania estesi*’ из «позднего триаса» Индии (Datta, Ray, 2006), скорее всего, представляет собой современную форму агамид (Алифанов, 2012б; Hutchinson et al., 2012; Jones et al., 2013).

Проблема первичности формы или типа прикрепления з у б о в. Препятствием для теоретического осмысления разнообразия строения зубной системы ящериц являются многочисленные параллелизмы, проявляемые в типах прикрепления и в форме зубов или зубной системы

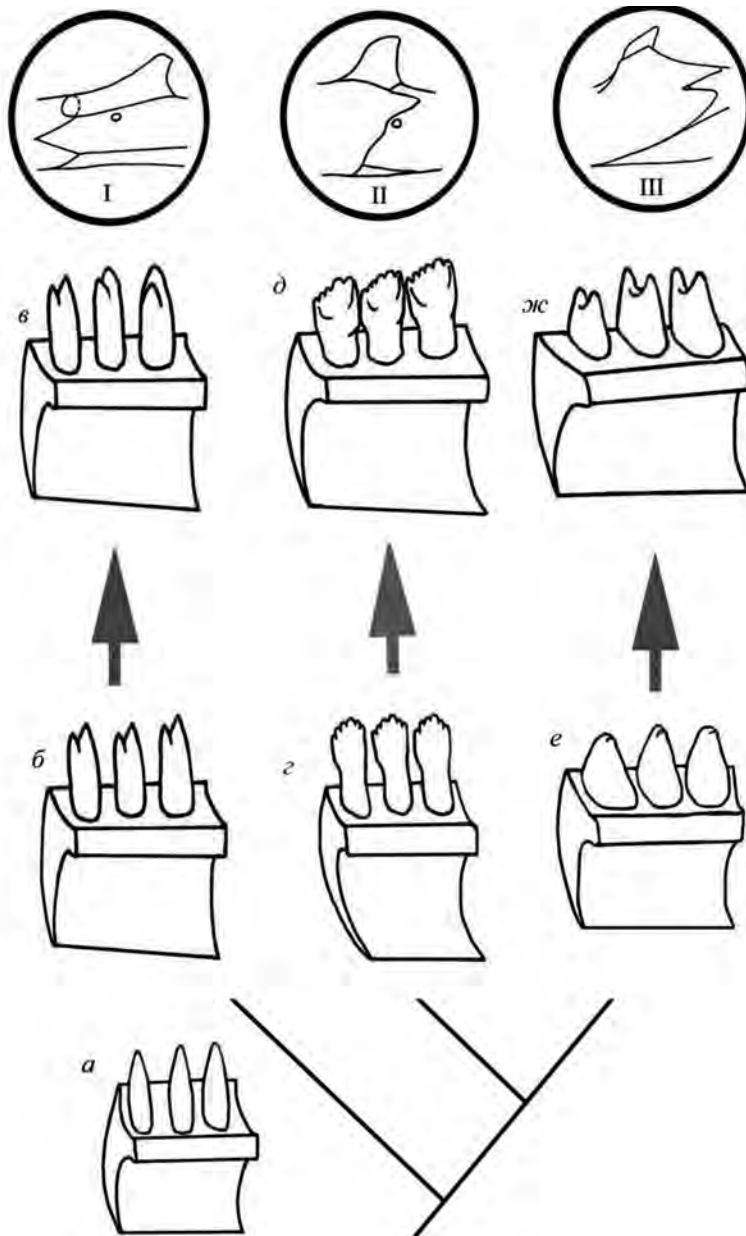


Рис. 21. Примеры формирования поперечного расширения зубов верхушечно (в, д) и в основании (е, ж), а также предшествующие им стадии (б, г, е) у макротейид (б, в) и ископаемых тейидообразных ящериц (г–ж): а – гипотетическое исходное состояние; б – кнутохвостая ящерица (*Сnemidophorus* sp., *Tupinambidae*); в – тейю (*Teius teyou*, *Teiidae* s.str.); г – *Gilmoreteius ferrugeneus* Gilmore, 1943, *Gilmoreteiidae*); д – *Cherminosaurus kozlowskii* Sulimski, 1975 (*Cherminosauridae*); е – *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972 (*Adamisauridae*); поздний мел Монголии; ж – *Polyglyphanodon sternbergi* Gilmore, 1940 (*Polyglyphanodontidae*); поздний мел Северной Америки; I–III – типы строения нижней челюсти, свойственные представленным формам: I – мозазавро-тейиоморфный, II, III – агамо-хамелеоморфный.

в целом. Несмотря на это, попытки поставить классификацию ящериц в зависимость от особенностей зубной системы, как у млекопитающих, все же были. Например, Э. Коп (Cope, 1864) для игуаний выделил таксоны *Pleurodonta* и *Acrodonta*, которые иногда используются современными авторами в качестве кладистических таксонов без определенного таксономического статуса.

Вопрос о первичности типа прикрепления или формы зубов в исследованиях современных форм прямо не ставится, а решение проблемы, как отмечалось выше, поддерживается на уровне произвольных интерпретаций.

Среди современных видов примат формы зубов иллюстрирует пример традиционного определения родства современных *Lacertidae* и *Teiidae* s.l., у которых отмечается асимметричная трехвершинность, сочетающаяся с разными вариантами прикрепления. На примате типологии прикрепления в то же время основана гипотеза родства тех же современных *Teiidae* s.l., обладающих субплевродонтией, и ряда ископаемых групп (*Polyglyphanodontia* и *Macrocephalosauria*), принимаемых в составе общего таксона, например, *Polyglyphanodontinae sensu* Estes, 1983. Сказанное, кроме отсутствия последовательности, позволяет обратить внимание на некоторые внешне малозаметные морфологические детали. Например, асимметричная трехвершинность зубов у макротейид, вероятно, возникает из первично двухвершинных зубов, которые всегда предшествуют трехвершинной серии. У специализированных форм макротейид *Teius* и *Dicrodon* (*Teiidae* s.str.) в ряду двухвершинных зубов передние вершинки постепенно разворачиваются лингвально (рис. 21, б, в), придавая верхушке наиболее задних зубов вид поперечной расширенности.

Такое же впечатление производят зубы у поздне меловых *Cherminosauridae* (*Macrocephalosauria*), но которым предшествует формирование многовершинности (рис. 21, г, д). А вот у представителей семейств поздне меловых *Polyglyphanodontia* (рис. 21, е, ж), судя по всему, исходным было поперечное расширение оснований зубов, которое дополняется вторичным усложнением строения верхушек в виде их расширения и многовершинности. Другой пример – поздне меловые макротейидообразные *Mongolochamoridae* (*Macrocephalosauria*). В отличие от собственно макротейид, они отличаются симметричностью плечей центральной вершинки, причем плечи не отделены от центральной вершины фасетками или вырезками, что присуще дополнительным вершинкам (рис. 22, з, д). Внешний характер сходства зубов макротейид и монголохамопид подчеркивает различие строения их зубных и венечных костей (рис. 21). Для последней группы характерен субплевродонтный тип прикрепления, который не представлен у других хамелеоморфных групп, например, у прискагам (рис. 22, е–д).

Важно отметить, что практика описательной палеонтологии указывает на отсутствие однообразия зубной системы у ящериц. Устойчивость признаков этого комплекса также имеет место. Она позволяет использовать одонтологические признаки в диагнозе некоторых макротаксонов, а также учитывать их для реконструкции филогенеза и построения классификации.

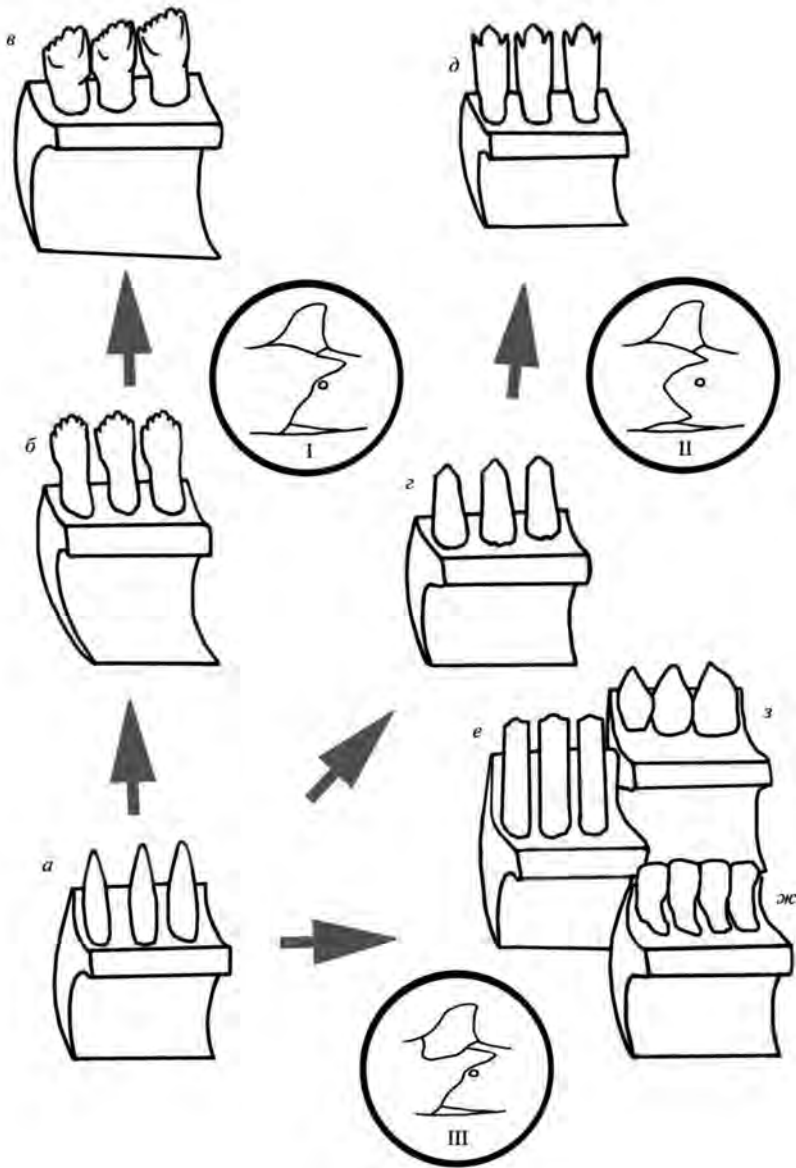


Рис. 22. Разнообразие формы и типов прикрепления зубов (*a, e-ж* – эу- и гиперплевродонтного; *б-д* – субплевродонтного) у таксонов *Macrocephalosauria* (*б-д*) и *Priscagamia* (*e-з*) из позднего мела Монголии, отличающих агамо-хамелеоновым типом строения заднего края зубных костей: *a* – гипотетическая исходная стадия, *б* – *Gilmoreteiidae*, *в* – *Cherminosauridae*, *г* – *Mongolochamoridae*, *д* – *Pyramiccephalosauridae*, *e* – *Hoplacercidae*, *ж* – *Pleurodontagamiidae*, *з* – *Priscagamidae*; I–III – типологические варианты агамо-хамелеонового типа строения заднего края зубных костей у семейств перечисленных таксонов (I – *Gilmoreteioidea*, II – *Mongolochamoroidea* и III – *Priscagamia*).

Остеодермы

Остеодермы могут иметь зерновидную, прямоугольную, округлую, полигональную, листовидную и промежуточного типа форму. Отличается и скульптура их поверхности: от гладкой до выемчатой, ребристой или бугорчатой. Существуют сложные остеодермы, составленные из нескольких мелких пластин. Необычные фигурные остеодермы описаны у *Anniella* (Bhullar, Bell, 2008). Для ископаемого семейства *Glyptosauridae* установлено несколько тканевых составляющих присущих им остеодерм, включая эмалеподобный поверхностный слой (De Buffrénil et al., 2011).

Обычно остеодермы туловища перекрывают друг друга, располагаются встык или на взаимном удалении. Они могут менять форму в зависимости от положения на теле, исчезать или группироваться на отдельных участках тела. Массивный остеодермальный панцирь, несомненно, выполняет защитную функцию.

У некоторых безостеодермных в целом групп ящериц на покровных костях черепа представлена скульптура, которая свидетельствует об исходном наличии кожных костей. Иначе говоря, у ящериц эти покровные элементы могут закладываться на ранних стадиях онтогенеза, но затем в области туловища недоразвиваются. Для первично безостеодермных ящериц скульптура покровных костей крыши черепа не характерна. Однако отсутствие ее не является строгим признаком, указывающим на отсутствие кожных костей вообще.

Скорее всего, исходными для ящериц были мелкие остеодермальные зерна, армирующие роговые чешуи бугорчатого типа (Camp, 1923). Такие отмечаются у современного *Varanus komodoensis* (McDowell, Bogert, 1954; Ericson et al., 2003) и у *Arretosaurus ornatus* из позднего эоцена Китая (Gilmore, 1943). Нет сомнений, что их слияние и превращение в пластины разной формы – закрепленный отбором результат эволюции.

Впечатление о мозаичном ходе формирования остеодерм ослабевает при удачной реконструкции филогенеза отдельных групп. В этом случае сведения по остеодермам приобретают особую ценность. Например, среди ангиморф, классификация которых выглядит в составе ящериц наиболее естественной, сплошной остеодермальный панцирь параллельно формируется у *Helodermatidae* (Platynota) и *Anguinae* (Diploglossa). Таким же образом происходила изоляция остеодерм в области головы и шеи (при утрате в области туловища) у *Lanthanotidae* (Platynota) и *Xenosauridae* s.l. (Diploglossa).

Более ясная картина распределения остеодерм характерна для скинкоморфных ящериц. Среди них представлены лишённые остеодерм группы, например *Xantusiidae*. Опыт изучения ископаемых родственников этого семейства показывает, что данная линия характеризовалась безостеодермностью исходно. Остеодермальные представители скинкоморф отличаются друг от друга по форме кожных костей: прямоугольной у *Cordylidae*, округлой (они также сложносоставные) у *Scincidae* и *Acontiidae*. Судя по палеонтологическим данным, особенности строения этих групп также были свойственны самым ранним стадиям их эволюционного развития.

У всех игуаний остеодерм в виде щитков нет.

Проблема полиморфизма у современных и ископаемых форм

Внутривидовой полиморфизм. Одна из его форм – половой диморфизм. У современных форм он определяет окраску, разную форму щитков или пропорции тела. Фиксируются также аллометрические изменения – в частности, по длине, высоте или ширине (Kaliontzoroulou et al., 2007) черепа. У самцов может быть выражена более обширная скульптура, крупные гребни и отростки (например, супракраниальный гребень у *Crotaphytidae*: Lang, 1989). Наиболее ярко половой диморфизм проявляется у хамелеона Джексона (*Triceros jacksonii*). У самцов этого вида выражено три костных рога (носовой и два надглазничных), которые отсутствуют у самок. Крупные выросты фиксируются на черепе самцов *Chamaeleo brevicornis* (Rieppel, Crumly, 1997). Однако у некоторых современных лацертид в Испании краниологических различий между полами обнаружить не удается (Barahona, Barbadillo, 1998).

В посткраниальном скелете ящериц половые различия также отмечаются. Однако многие из них проявляются лишь на стадии половозрелости (Терещенко, 1991).

В палеонтологии проблема полового полиморфизма ящериц обсуждалась редко. Относительно недавно она поднималась в связи с изучением уже упоминавшегося нами в начале главы *Polyglyphanodon sternbergi* Gilmore, 1940 из позднего мела Северной Америки. Вид представлен 30 образцами, включающими черепа, их фрагменты и почти полные скелеты. Особи разного размера демонстрируют различную форму лобно-теменного шва и отличаются по длине окципитального отростка скуловой кости. Кроме этого, черепа аналогичных размеров имеют различную по высоте форму. Более низкие из них, вероятно, принадлежат самкам, а высокие – самцам (Simões et al., 2016).

Кроме размеров, возрастной полиморфизм может быть выражен в преобразованиях скелетных элементов: в частности, в степени окостенения. В черепе она тем больше, чем старше возраст. Изменения могут касаться зубной системы. Например, у ювенильных лацертид зубы имеют простое коническое строение, тогда как у взрослых особей они становятся двух- или трехвершинными и даже способны моляризоваться (Evans, 2008). У некоторых видов африканских варанид с возрастом зубы переходят от заостренной формы к притупленной (Berkovits, Shellis, 2017a). На ранних стадиях развития могут меняться пропорции черепа и конфигурации швов. Иногда отдельные кости сливаются. Сложное строение теменной кости, характерное для некоторых ящериц (например, виды родов *Phrynosoma*, *Crotaphytus* или *Chamaeleo*), проявляется только с возрастом. Возрастная изменчивость иногда сопряжена с уменьшением кривизны квадратной кости с изменением размера структур мозговой коробки (например, алярные и базиптеригоидные отростки могут менять форму или становиться крупнее и массивнее) или со степенью открытости меккелева канала. Однако изменчивость проявляется у одних видов, но не выражена у других.

Современные исследования показывают, что изменения костей черепа не являются надежным критерием для определения возраста зрелости у ящериц, хотя такая корреляция может быть установлена для отдельных форм. Более универсальным показателем является слияние костей мозговой коробки. Полное слияние эпифизов длинных костей конечностей указывает только на то, что особь достигла не менее 20% от максимального размера, тогда как полное срастание костей таза или стопы может быть показателем того, что индивидуум имеет, по крайней мере, половину максимального размера от нормы вида (Maisiano, 2002).

Как и половой, индивидуальный полиморфизм изучен довольно поверхностно на примере черепа некоторых видов и групп. Однако даже небольшое количество работ на данную тему показывает на существование вариаций данного характера.

У ряда видов индивидуальный полиморфизм выражается в отличиях размеров и формы отростков костей черепа, наличии или отсутствии соединения некоторых из них. У некоторых видов игуан или лацертид могут иметь место вариативность числа челюстных зубов и степени озубления крыловидных костей. Могут наблюдаться отличия по количеству нервных и сосудистых отверстий или по форме роstralатеральных отростков лобной кости (Evans, 2008). Ряд изученных остеологически видов хамелеонид демонстрирует самостоятельные или сросшиеся надугловые кости, наличие или отсутствие связи скуловой и чешуйчатой, предчелюстной и лобной костей, разную длину зубного ряда и другие признаки (Rieppel, Crumly, 1997).

Межвидовой полиморфизм. Межвидовая изменчивость современных видов изучалась чаще, чем остальные виды полиморфизма, и касалась видов в составе того или иного рода или семейства, например, *Phrynoscephalus* (Ананьева, 1977; Ananjeva, 1998), *Lacertidae* (Barahona, Barbadillo, 1998), *Iguanidae* s. str. (Presch, 1969; Avery, Tunner, 1971; Lang, 1989), *Chamaeleonidae* (Rieppel, Crumly, 1997). Представленные ссылки – только небольшая часть литературы, посвященной этой теме. Однако вопрос все еще далек от полной ясности. Отчасти об этом говорит рост числа современных видов без их краниологического описания.

Отличия сводятся к установлению слияния костей, форме и пропорциям черепа, наличию или отсутствию тех или иных его элементов, различий в количестве зубов. В частности, для круглоголовок (*Phrynoscephalus*, *Agamidae*) из Средней Азии отмечаются разные углы между основной частью верхнечелюстной кости и ее дорсальным и премаксиллярным отростками, а также форма последних. Изменениям подвержена форма костей крыши черепа, размеры теменного отверстия и даже зубная формула (Ананьева, 1977; Ananjeva, 1998). Интересно, что, в отличие от многих других видов, у *Phrynoscephalus mystaceus* лобные кости несут четко выраженные роstralатеральные отростки, указывая, как минимум, на заметную морфологическую обособленность последнего вида в сравнении с другими.

Исследования некоторых других форм (Barahona, Barbadillo, 1998) показывают сходную картину. Так, например, виды галлотии (*Gallotia*, *Lacertidae*) отличаются строением вершин зубов, наличием озубления крыловидных костей, формой носового отростка премаксиллы, переднего

отростка крыловидной кости, развитием окципитального заднего отростка скуловой кости, размером и ориентацией ретроартикулярного отростка нижней челюсти, расположением остеодерм, формой септомаксилл, длиной окципитальных отростков теменных костей и др.

Детальное остеологическое сравнение 14 видов рогатых ящериц (*Phrynosoma*, *Phrynosomatidae* s.str.) указывает на различия скелета у разных видов рода (Presch, 1969). Они касаются элементов костей крыши черепа (например, разной степени развития роговидных выростов на чешуйчатых и теменных костях, размеров орбит, теменного отверстия и верхних височных окон) и неба (например, разная степень разделения сошников), нижней челюсти (различие размеров венечных костей, наличие или отсутствие пластинчатой кости) и деталей посткраниального скелета. Отличия в строении супракраниального гребня у *Crotaphytidae* сопряжено с таксономическим обособлением (Lang, 1989).

Изучение видов *Chamaeleo* (Rieppel, Crumly, 1997) также показывает на множественные краниологические различия видов, входящих в состав этого рода. Они касаются строения костей черепа, включая степень окостенения его разных элементов, а также нижней челюсти. Обращает на себя внимание отличие орбитальной области черепа по необычной для игуаний связи предлобной и заглазничной костей у некоторых видов, а также разное строение венечной кости, которая может формировать длинный медио-окципитальный отросток. С нашей точки зрения, различия подобного толка допускают таксономическое обособление их носителей более существенное, чем это традиционно принято. Однако строгого критерия соответствия рецентных видов определенному краниологическому типу в практике систематики пока не выработано.

Проблема вида в палеонтологии позвоночных. Проблема внутривидовой изменчивости обсуждаемой группы пересекается с проблемой вида в палеонтологии, в которой распознавание ископаемых таксонов связано с определенными затруднениями и более субъективно, чем в зоологии. Обычно значительную долю ископаемых находок относят к тому или иному виду с некоторой долей предположительности. Неполнота касается чаще всего экологических, географических и генетических данных.

Хотя зоологи определяют виды, основываясь на генетических соображениях, но выявляют их прежде всего по морфологическим критериям. Палеонтолог, который опирается только на морфологические различия, может судить о степени репродуктивной изоляции на основе допущения корреляции структурных и генетических различий. В то же время чисто морфологический критерий недостаточен из-за различий у экземпляров, относящихся к одному виду (возрастные, половые, экоморфы и пр.). Поэтому переоценка данного критерия ведет к выделению строго морфологических видов, которые способны оказаться внутривидовыми вариантами. Только применение морфологического критерия (включая изучение внутривидовой изменчивости) совместно с биогеографическими, палеоэкологическими и хронологическими (стратиграфическими) данными делает решение вопроса о видовом статусе ископаемых форм достоверным.

Следует подчеркнуть, что выявление размаха изменчивости отдельных признаков, в том числе в разных внутривидовых категориях одного вида, возможны в случае, если выполнена хотя бы элементарная статистическая обработка имеющихся данных (Невеская, 1988). Для позвоночных она применяется редко из-за преимущественной единичности находок, а также из-за проблемы полноты и качества их сохранности, включая деформацию, нередко имеющую место при захоронении структурно сложных скелетных остатков. Трудности возникают и в интерпретации того, каким образом происходила аккумуляция органических остатков в том или ином местонахождении. Представления о внутривидовой изменчивости среди позвоночных могут меняться в связи с разными подходами специалистов, среди которых существуют так называемые дробители и объединители. Это те причины, по которым полиморфизм ряда ископаемых видов ящериц остается недоизученным, хотя вопрос о нем не раз поднимался в отношении многих видов, в том числе для представленных массовыми материалами из мела и палеогена Монголии. Однако, по нашим данным, пока для них ни одна из возможных интерпретаций полиморфизма не может быть ни уверенно показана, ни полностью отброшена.

Ящериц трудно надежно охарактеризовать краниологически из-за развития у них параллелизмов. Осложняет характеристику группы допущение ее типологической диапсидности в прошлом. Однако несомненных диапсидных ящериц не известно, а переходных форм и групп не существует. Формально, с точки зрения типологии фенестрации, ящерицы демонстрируют парапсидно-анапсидный тип, что не перечеркивает их филогенетическую связь с другими группами типологических диапсид. Ключевой особенностью ящериц является амфикинетизм, который представляет собой сложную и уникальную морфо-физиологическую адаптацию челюстного аппарата. Для ящериц характерно два направления его преобразования. Одно из них связано с формированием гипокинетического кинетизма, ведущего к совершенствованию манипулятивных возможностей челюстей, а второе позволяет совершенствовать захват добычи языком (в специализированной форме представлен только у хамелеонид). Допущение происхождения змей и амфисбен от конкретных групп ящериц требует маловероятного предположения неоднократного возникновения амфикинетизма у последних. Ресурсом для краниологической характеристики таксонов высокого ранга и реконструкции филогенеза являются, главным образом, такие признаки комплексы, как детали строения небного комплекса, височных дуг и зубной системы. Важно заметить, что приписываемая ящерицам акродонтия данными морфологии и палеонтологии не подтверждается. Уникальные типы строения ящериц связаны со строением нижней челюсти.

Глава II

История и проблемы классификации ящериц

Основная задача главы – обоснование и демонстрация преимуществ разработанной нами классификации ящериц, которая позволяет систематизировать палеонтологический материал. Этому предпосланы краткие замечания общего характера, отражающие основные подходы, методические установки и общие проблемы систематики, при учете которых приняты собственные построения. Внимание уделено истории классификации основных макротаксонов ящериц.

Биологическая систематика и филогенетика: некоторые замечания

О задачах биологической классификации. Биологическая классификация, изучающая таксономическое разнообразие, на современном этапе должна быть естественной, а значит, учитывать и отражать филогенетические отношения организмов. Вместе с тем следует учесть, что систематика и филогенетика преследуют разные цели. Первая призвана найти форму системы с максимально прогностическими свойствами, тогда как вторая осуществляет реконструкцию конкретного хода эволюции организмов. Реконструкция филогенетических связей – это всегда гипотеза, которая не может быть ни строго доказанной, ни всесторонне проверенной, тогда как естественная биологическая классификация представляет собой теорию структуры входящей в нее совокупности объектов (Старобогатов, 1989).

В традиционных классификационных процедурах теория классификации складывается не сразу. Обычно первоначальный образ объектов исследуется по заметным свойствам, затем производится его проверка и объяснение сходства. Замена одних гипотез другими, более содержательными и точными, происходит благодаря тестированию предшествующей теоретической конструкции или ее базисных положений с помощью новых наблюдений и данных. Объем и рубрикация группы зависят от представлений об удобной и компактной системе. В зависимости от учета разных факторов, которые необходимо отразить, она может иметь разную основу и обоснование. Качество системы определяется диагностичностью таксонов, запоминаемостью и преемственностью в сравнении с прежними классификациями. Из возможных гипотез выбирают наиболее правдоподобные и способные развиваться с поступлением новой информации. Система работает как ресурс хранения и удобного извлечения информации. Эволюционная интерпретация морфологических рядов вполне способна представить содержательный результат в сочетании с морфофункциональным или эмбриологическим анализом значимых морфологических структур, а также с неморфологическими (например, зоогеографическими) данными, которые могут иметь филогенетический аспект.

Важно отметить, что классификация не способна привести к однозначному финишному решению и потому, что в ее условия всегда включен такой неформализуемый параметр, как индивидуальный опыт исследователя, что само по себе служит источником разнообразия классификационных подходов в рамках всех крупных течений (Павлинов, 2006). Более того, дискуссия между систематиками разных школ в истории таксономии часто оказывалась попыткой найти и утвердить некую теоретическую основу для результатов, полученных фактически на основании субъективного опыта (Simpson, 1961; Симпсон, 2006).

К л а д и з м и э в о л ю ц и о н н а я т а к с о н о м и я. Занимающая в современных направлениях систематики ключевое положение проблема филогенеза может рассматриваться как с точки зрения последовательности составляющих его событий, так и отражать изменения морфотипологических характеристик изучаемых таксонов. Эти два аспекта соответствуют двум составляющим: *генеалогической* и *семогенетической* (Павлинов, 2005). Первая является предметом преимущественного интереса кладизма (филогенетическая систематика), а вторая – эволюционной таксономии (филетики). Обе доктрины восходят к общим теоретическим корням геккелевской филогенетики и концептуально сформированы в 60-70-х годах XX столетия.

Кладистическая систематика развивалась в сторону формализации задач филогенетической реконструкции и последующего перевода ее результатов в таксономическую систему на условии подобия кладистических построений и классификации. Иначе говоря, классификации предшествует построение генеалогической схемы, а таксоны определены по точкам дивергенции. То есть придается значение реконструированным фактам истории, а не фиксируемым свойствам (примат определения степени родства придает сходству второстепенное значение). Формализация процесса построения филогенеза, свойственная кладизму и заключенная в ряде операционных правил, фактически сводится к отказу от процедуры реконструкции в сторону моделирования родства (т. е. к постулированию преимуществ формы системы). Указанные особенности кладистического подхода меняют логику классифицирования по сравнению с традиционной, но оказались удобными для применения в частных исследованиях.

Идеологически кладизм в значительной степени связан с синтетической теорией эволюции, которая сводит эволюционный процесс к отбору вариаций индивидуальной изменчивости на основе случайных мутаций. Организация живых организмов предстает комплексом признаков, сложившимся в результате равномерно-дивергентной эволюции (Расницын, 2002). Такое представление еще раз подчеркивает генеалогическую сущность кладизма.

Альтернативой синтетической теории эволюции на современном этапе служит эпигенетическая теория, отмечающая трудности переноса генных изменений на морфогенез. Последний рассматривают как системный фактор. При этом на развертывание индивидуального развития влияют не отдельные гены, а разные системы развивающегося организма, функционирующие как единое целое. Геном в таком представлении выступает в роли переключателя возможных вариантов (траекторий) развития, а не созда-

телем признаков, структур и свойств. Сложившийся эпигенотип дискретен и устойчив. В рамках данной теории он предстает сложным, а по сути адаптивным комплексом морфо-физиологических систем. Эволюция каждого из них и всех вместе имеет длительную историю, что доказывается палеонтологическими данными и наличием длительно существующих (персистирующих) таксонов.

Дискретность организации и устойчивость морфологических типов эксплуатируют традиционная систематика и ее продолжение в виде эволюционной таксономии, или филетики (Расницын, 2002). Для систематики этого направления сходство является несомненным отражением родства. Однако различия также принимаются в расчет для определения степени родства сравниваемых таксонов.

Сторонники кладизма видят в эволюционной таксономии ряд недостатков, из которых чаще указывается интуитивность принимаемых решений и приверженность к иерархической классификации Линнея, что изобличает, по их мнению, как минимум, научный консерватизм. Приверженцы эволюционной таксономии, в свою очередь, отмечают, что в основе большинства течений кладизма лежат ряд иррациональных, с точки зрения логики исследования биологических объектов, процедур (например, метод аут-группы, автоматизирующий определение полярностей признаков, но требующий специального обоснования сравнимого с обоснованием филогенеза самой исследуемой совокупности таксонов) и ряд антибиологических подходов, к числу которых можно отнести принцип экономности (парсимонии), минимизирующий число параллелизмов (конвергенций). Этот принцип вступает в противоречие со многими эмпирическими закономерностями эволюции: с правилами адаптивной радиации, происхождения крупных таксонов от неспециализированного предка, неравномерности темпов, мозаичности морфологических проявлений и др. Логическая идеализация увязана также с применением алгоритмизированных, а по сути однонаправленных компьютерных программ, результаты которых зависимы от переменных параметров (определения границ таксона, числа введенных в анализ таксонов и признаков, выбора внешней группы и т. д.), допускающих внесение в анализ субъективного опыта, влияющего на итоговые результаты. Опыт применения кладистических программ часто не удовлетворяет условию стабильности и прогностичности классификации.

В эволюционной таксономии (ее макротаксономическое направление подробно представил Дж. Симпсон: Simpson, 1961; Симпсон, 2006), сохраняющей традиционную основу, классификацию также выстраивают с учетом реконструкции филогенеза. Однако последний основан на предварительном анализе, который подразумевает выделение значимых структурных типов (морфотипов) и построение их сегоменезов.

Филогенез, кроме определения степени и вида родства, допускает изучение параллелизмов и изменение уровня организации. Монофилию в рамках эволюционной таксономии трактуют в классическом стиле: происхождение таксона одной или несколькими филетическими линиями от общего предка (широкое понимание; в кладизме монофилия принимается в узком смысле: каждый таксон имеет только одного предка). При построении системы

не исключается, что одни группировки таксонов могут быть связаны горизонтально (грады), другие – вертикально (клады). Выбор одного из этих решений – вопрос квалификации и опыта исследователя или сообщества систематиков. Например, такой общепринятой горизонтальной группой является таксон Reptilia. Подобными могут оказаться многие таксоны с неясной историей происхождения, включая, например, Archosauria и Dinosauria, и т. д. Эволюционно-таксономическая концепция осознает наличие эмпирического опыта исследователя и доли интуитивности принятия решений на фоне неустранимости неопределенностей, сопутствующих филогенетическим исследованиям.

Для выделения таксонов высокого ранга существенны критерии обособленности и масштаба дивергенции, которые должны быть подтверждены множественностью таксонов более низкого уровня. В подходах, опирающихся на палеонтологические данные, важно условие, согласно которому признаки тем более весомы, чем более они доступны на ископаемом материале. Можно также отметить критерий надежности признака в связи с определением его участия в адаптациогенезе.

Адаптациогенез соединяет идеологически эволюционную таксономию и морфобиологический (морфоэкологический) метод А.К. Юдина (1974), в котором значение придается сравнительной и функциональной морфологии, экологии и эмбриологии. Филогенетические аспекты морфобиологического анализа позволяют охарактеризовать отдельные линии развития содержательно даже в случае неопределенностей в связи с потенциально высоким уровнем параллелизмов морфофизиологических систем и неравномерностью темпа их эволюции (Потапова, 2013). Морфобиологический анализ выступает одним из важных способов оценки глубины хиатусов сравниваемых таксонов, что при построении естественных классификаций не менее важно, чем оценка родства по сходству. Хронологический аспект в исследованиях вносят данные палеонтологии.

Таким образом, в отличие от кладизма, который отказался от обсуждения содержательной стороны филогенеза в пользу реконструкции генеалогических событий, в филетике предлагается опора на выдвижение правдоподобных филогенетических реконструкций и таксономических гипотез, где важен анализ преобразования наиболее значительных морфологических признаков (т. е. определяющих активную дивергенцию таксона) и на квалификацию их в качестве унаследованных от общего предка или приобретенных в результате процессов параллельной эволюции. Филетика может удовлетвориться также первичным анализом сходств по наличным признакам (фенетический подход), если каких-либо других и более надежных свидетельств родства нет (Расницын, 2002).

Геносистематика (генофилетика). Отдельного упоминания заслуживает одно из направлений современных филогенетических исследований, которое связано с исследованием органических макромолекул. Та часть, которая анализирует молекулы или фрагменты ДНК митохондрий и хромосом, обычно называется геносистематикой. В исследованиях подобного рода используются митохондриальные ДНК (мтДНК)-маркеры, и/или различные маркеры ядерного ДНК (ядДНК). В рамках геносистема-

тики организмы сводятся к последовательностям аминокислотных оснований, а эволюция – к изменению этих последовательностей. Филогенез реконструируют по отдельным семогенезам нуклеотидных участков, которые принимают за деревья таксонов и переводят в классификацию так, как это принято в кладизме (геносистематика спровоцировала ассоциацию современного кладизма с морфологией, хотя речь может идти о выделении и анализе признаков, что лучше назвать фенокладизмом). Подход позволяет на единой фактологической основе исследовать в сравнительном аспекте организмы, которые по признакам морфологии трудно сопоставить или даже представить параллельную фенокладистической (она обычно характеризуется как охваченная кризисом) картину.

На начальных этапах развития геносистематики казалось, что в ней заложен гигантский резерв данных для выполнения многих общих и частных задач, включая реконструкцию эволюции отдельных таксонов. Рост числа работ с формальным анализом данных даже привел к перехвату инициативы выдвижения филогенетических гипотез новым направлением. Однако исследования в области геносистематики, как и любые филогенетические исследования, обладают определенными ограничениями (Павлинов, Любарский, 2011). Имеют место и субъективные факторы, которые проявляются на разных этапах анализа (Абрамсон, 2013). По отношению к ограничениям более общего порядка в среде самих геносистематиков сформировались два течения, которые по-разному оценивают перспективы развития всего направления.

Оптимисты апеллируют к немалому числу примеров положительного опыта применения данных, высоким темпам развития аналитического аппарата и методов определения последовательности нуклеотидов в молекулах ДНК (их насчитывается более десятка). Перспективы видят и в возможности интегративного подхода, который подразумевает изучение как фенотипических, так и молекулярных данных, с последующей перекрестной проверкой результатов при создании и тестировании филогенетической гипотезы (Wiens, 2004; Dayrat, 2005). Правда, декларируемая интегративность на деле к разрешению конфликта результатов не приводит, поскольку исходная база анализируемых данных очень различна.

Скептики отмечают, что нуклеиновые кислоты и белки имеют собственную филогению, которая не обязательно совпадает с филогенией фенотипов. На практике в генотипических исследованиях это обстоятельство обходится стороной, хотя теоретически оно признается, как и то, что общепризнанной теории преобразования генотипа в фенотип не существует (Антонов, 1999).

На результаты молекулярно-филогенетических исследований влияет неполнота таксономической выборки. Анализ касается исследования случайно возникающих мутаций, для которых допускается стабильность проявления, что довольно трудно проверить из-за исследуемых выборок, имеющих только неонтологическое происхождение. Другие ограничения в конечных итогах исследования, в том числе на примере сквамат (им посвящено достаточно большое число публикаций), показывают сомнительность результатов, полученных по мтДНК, которой еще недавно отдавалось предпочтение на основе предположения, допускающего ее информативность, подверженность быстрым изменениям и отсутствие рекомбинаций. В итоге оказалось,

что скорости мутирования могут сильно различаться даже у близких видов. При этом глубокая молекулярная дивергенция может быть обусловлена не географическими барьерами, а различными условиями обитания (Edwards, Melvill, 2011). Для мтДНК внутри отдельных клеток одной особи отмечены большие вариации генома (Shtolz, Mishmar, 2019). Известно также явление *гетероплазмии* (вариативность гаплотипов в разных тканях одного организма). Эти данные противоречат многим исходным посылкам и гипотезе молекулярных часов (датирование филогенетических событий при допущении постоянной скорости нуклеотидных замен), которая считается спорной даже среди специалистов (Ней, Кумар, 2004; Shtolz, Mishmar, 2019; Aryaman et al., 2019). Параллелизмы при мутировании также отмечены. Например, сопоставление ряда мтДНК и яДНК маркеров обнаруживает совпадения у агамид и змей, которые никогда ранее не сближались (Albert et al., 2009).

В практике построения деревьев нередко неконгруентность (несогласованность) топологий, полученных одновременно по митохондриальным и ядерным маркерам, и внутри каждой из этих групп (по разным маркерам) при том, что разные топологии практически одинаково поддерживаются статистически. Попытки найти причины, как кажется, парадоксальных несоответствий в разных наборах данных осложняются, кроме того, неизвестными событиями гибридизации и интрогрессии или возможностью горизонтального переноса генетического материала (Гречко, 2013). В таксономии успехи геносистематики, несмотря на название, по существу, ограничены выдвиганием филогенетических версий, поскольку при диагностировании новых таксонов возникают сложности поиска для них морфологических признаков.

При анализе филогенетических деревьев названные особенности не учитывают и не обсуждают, хотя многие из них рассмотрены или упомянуты в обзорных работах разных лет. Некоторые геносистематики считают, что фокус исследований, особенно с использованием митохондриальных маркеров, следует сместить в сторону биохимии и экологии, если вообще оставлять эти исследования как инструмент изучения истории популяций (Ballard, Whitlock, 2004; Гречко, 2013).

Развитие представлений о макроклассификации ящериц

М о р ф о - ф и л е т и ч е с к и е к л а с с и ф и к а ц и и. В конце XIX и начале XX вв. появилось сразу несколько классификаций ящериц и скват в целом. Их положительный и отрицательный опыт попытался учесть Ч. Кэмп (Camp, 1923), система которого стала основой для всех более поздних работ подобного ряда. В собственном исследовании этот автор использовал данные по строению скелета (черепа, зубной системы, осевого скелета, конечностей), мускулатуры, языка, покровов и желез. Учитывал Кэмп и данные палеонтологии, которых тогда было немного.

Среди своих предшественников Ч. Кэмп упоминал Э. Копа, начавшего морфологическое изучение скелета ящериц и создавшего одну из первых морфологических классификаций этой группы. В изданной посмертно работе последнего автора (Cope, 1900) ящерицы (Sauria) классифицированы в составе подкласса Squamata вместе со змеями (Ophidia) и

мозазаврообразными формами (Pythonomorpha). Собственно, ящерицы разделены на девять крупных таксонов (подотрядов и надсемейств). Одним из них являются амфисбены (Annulati). Коп предполагал связь «гекконов» (Nyctisaura и Uroplatoidea) и Diploglossa (сложная группа, основу которой составляют Xenosauridae и Anguidae) и происхождение от последних варанов (Thecoglossa), сцинков (Leptoglossa) и амфисбен. Особого внимания потребовали хамелеоны (Rhiptoglossa), которых удалось связать родством с Pachyglossa (Agamidae и Iguanidae).

Ч. Кэмп, выделив для ящериц несколько новых таксонов и задействовав ряд используемых прежде, представил классификацию ящериц в максимально сложном для своего времени виде. Он разделил сквamat на подотряды, противопоставив ящериц (Sauria) и змей (Serpentes).

Ящерицы были разделены на два дивизиона (отдела) и несколько секций (инфраотрядов): Ascalabota (Iguania, Rhiptoglossa и Gekkota) и Autarchoglossa (Scincomorpha и Anguimorpha). Первый из них представлен в качестве предкового для второго через Gekkota (рис. 23, а). Последний таксон филогенетически связан с аутархоглоссами, но таксономически объединен с игуаниями. Секция Anguimorpha разделена на подсекции Platynota (мозазавры и вараны) и Diploglossa (Zonuridae, Pygopodidae, Xenosauridae, Helodermatidae, Anniellidae и Anguidae). Амфисбены включены в состав сцинкоморф, а змеи связаны родством с платинотами.

Отклики на классификацию Ч. Кэмпa и попытки ее реформирования появились только во второй половине прошлого столетия. Достойны внимания представления А. Ромера (Romer, 1956), который отказался от таксона Ascalabota, а также объединил ряд таксонов, например, геккот и пигоподид, сцинкоморф и Zonuridae (Cordylidae). Амфисбены были обособлены в отдельном инфраотряде вместе с допущением их независимости от ящериц.

Из других работ, внесших существенный вклад в изменение представлений на классификацию Ч. Кэмпa, примечательна публикация В.Б. Суханова (1961). Этот автор использовал данные по строению мускулатуры плечевого пояса и показал правильность филогенетического сближения геккот и аутархоглосс, объединив их в таксоне Scincogekkonomorpha, одного из двух стволов ящериц (рис. 23, б).

Во всех послекэмповских морфoфилетических работах игуаний часто представляют одним из двух стволов ящериц. Позднее А. Ромер (Romer, 1956) значительно упростил схему Кэмпa, идущую от представлений Э. Кoпа (1864, 1900) и М. Фюрбрингера (Fürbringer, 1900), и представил эту группу инфраотрядом с тремя семействами: Iguanidae, Agamidae и Chamaeleonidae. Такой вариант классификации надолго закрепился. Однако попытки поставить под сомнение непосредственное родство Agamidae s.l. и Chamaeleonidae (Northcutt, 1978; Hallerman, 1998), а также обособить последнюю группу от остальных ящериц вообще (Witten, Moody, 1997) все же имели место.

Довольно сложным и противоречивым для классификации стало определение родственных связей геккот, которых Ч. Кэмп (Camp, 1923), как отмечалось выше, включил в состав Iguania, но филогенетически связал с аутархоглоссами. Непосредственное родство геккот и игуаний также предполагалось (Underwood, 1957, 1971).

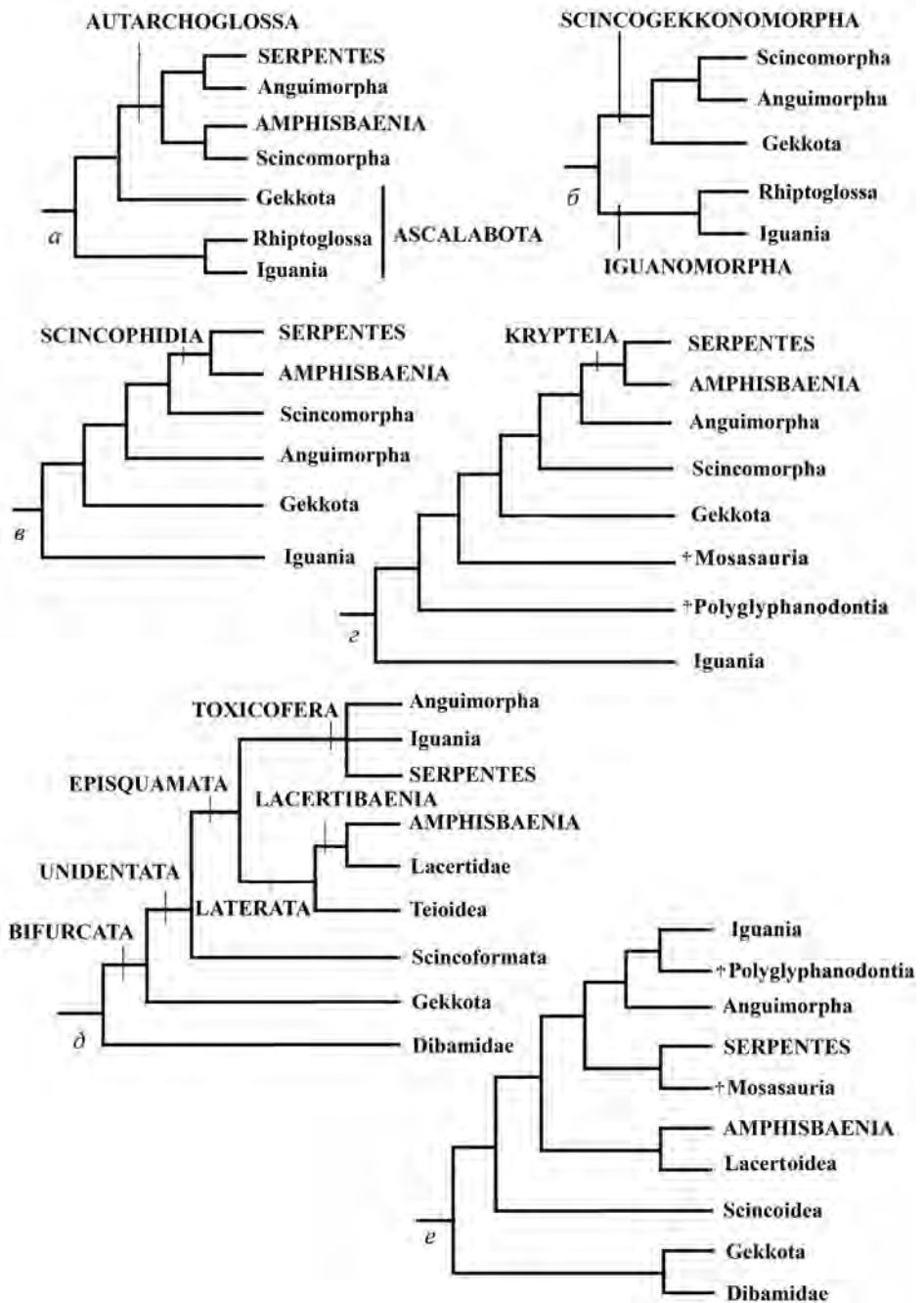


Рис. 23. Интерпретация родственных связей основных таксонов ящериц и сквамат в целом по морфофилетическим (α , β), фенокладистическим (γ , δ) и генотипическим (δ , ϵ) данным (приведены с упрощениями): α – Ч. Кэмп (Camp, 1923), β – В.Б. Суханов (1961), γ – Дж. Конрад (Conrad, 2008), δ – Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012), δ – Н. Видал и С. Хеджес (Vidal, Hedges, 2009); ϵ – Т. Ридер и др. (Reeder et al., 2015).

Интересно, что Ч. Кэмп не связывал друг с другом геккот семейств *Rugopodidae* и *Gekkonidae* s.l. (Camp, 1923). Позднее из-за краниологического подобия они оказались в составе общего инфраотряда (Romer, 1956). Начиная с работ А. Клюге (Kluge, 1967, 1976, 1987), *Gekkonidae* s.l. стали подразделять на подсемейства и вновь на семейства, что позднее поддержали фенокладисты.

Центральное место в классификации ящериц Ч. Кэмп занимает инфраотряд *Scincomorpha*, выделенный для объединения *Leptoglossa* в системе Э. Копа (Cope, 1900) и амфисбен. Без амфисбен, которые в настоящее время выведены из состава ящериц, сцинкоморфы остаются сложной для анализа группой. Ч. Кэмп разделял их на три надсемейства: *Scincoidea* (*Scincidae*, *Anelytropsidae*, *Feyliniidae*, *Dibamidae*), *Xantusioidea* (*Xantusiidae*) и *Lacertoidea* (*Gerrhosauridae*, *Lacertidae*, *Teiidae*). За исключением изменений таксономического ранга *Gerrhosauridae* и *Anelytropsidae*, которые иногда рассматривали как подсемейства в составе *Cordylidae* (McDowell, Bogert, 1954) и *Dibamidae* (McDowell, 1972) соответственно, такая схема во многом стала основой для многих последующих филогенетических работ.

При обсуждении сцинкоморф большое внимание уделялось проблеме родства семейства *Dibamidae*. В отличие от Ч. Кэмп, Г. Андервуд (Underwood, 1957, 1971) допускал связь этой группы с *Gekkota*. Ж.-П. Гаск (Gasc, 1968) предложил классифицировать дибамид в особом инфраотряде *Dibamia*, а Р. Эстес рассматривал их сначала подсемейством в *Scincidae* (Estes, 1983a), а затем включил в состав *Scleroglossa incertae sedis* (Estes et al., 1988).

В 1970 г. Э. Грир обособил в *Scincidae* четыре подсемейства: *Scincinae*, *Lygosominae*, *Acontiinae* и *Feyliniinae* (Greer, 1970). Наибольшее сомнение вызывает таксономический статус двух последних групп. Ранее Э. Коп (Cope, 1900) и Ч. Кэмп (Camp, 1923) квалифицировали их в качестве отдельных семейств. Из современных авторов О. Риппель (Rieppel, 1981, 1984b), обсуждая возможность параллельных преобразований в черепе ящериц в связи с роющим образом жизни, допускал возможность родства *Feyliniidae* с геккотами и *Acontiidae* – со сцинкоморфами, а также определил большое число сходств последних с дибамидами.

Следует отметить попытку создать надсемейство *Cordyloidea*. Сначала Р. Хофштеттер (Hoffstetter, 1955, 1962), как и Г. Андервуд (Underwood, 1957), поддержал сближение С. МакДоуэллом и Ч. Богертом (McDowell, Bogert, 1954) семейств *Cordylidae* и *Gerrhosauridae* (рассматриваются также подсемействами *Cordylidae*). Затем Р. Эстес (Estes, 1983a) использовал обсуждаемый таксон для объединения типового семейства с юрско-меловыми *Paramacellodidae*.

По Ч. Кэмп, семейство *Xantusiidae* обладает переходными чертами от *Gekkota* к *Scincomorpha*, но филогенетически примыкает к последним. Позднее его геккотовые связи пытался отстаивать ряд авторов (McDowell, Bogert, 1954; Underwood, 1957, 1971; Hoffstetter, 1962; Northcutt, 1978 и др.). Тем не менее возобладало представление о сцинкоморфном положении *Xantusiidae*. При этом последнее семейство рассмотрено в родстве с *Lacertidae* (Rieppel, 1984a).

Особенно дискуссионным оказываются Teiidae s.l. Первые представления об этой группе восходят к Г. Буланже (Boulenger, 1885), который предложил на основе внешних признаков представить ее в виде «макротейид» и «микротейид». Впоследствии при выявлении существенных морфологических и биологических различий обе группы были классифицированы как отдельные подсемейства Teiinae и Gymnophthalminae (MacLean, 1974; Presch, 1974), соответственно.

В дальнейшем В. Преш (Presch, 1983), ориентируясь на собственный опыт и ряд ранних сообщений, указал на возможное родство макротейид с Iguania, а микротейид – с Lacertidae. До этого на игуаноподобность макротейид обратил внимание Ф. Нопча (Nopcsa, 1928). Сходные представления возникли у Р. Этериджа (Etheridge, 1967) при изучении хвостовых позвонков и у Р. Эстеса (Estes, 1983a) – при изучении черепа у представителей двух сравниваемых групп.

В рамках обсуждаемой гипотезы обретают определенный смысл разобщенные миологические сведения. Например, еще Ч. Кэмп (Camp, 1923) отмечал сходство сложного взаиморасположения *m. intermandibularis* и *m. genioglossus* у макротейид и игуанид, что позднее подтвердил О. Риппель (Rieppel, 1980a). Г. Норткатт (Northcutt, 1978) по результатам изучения строения головного мозга ящериц разместил макротейид вблизи игуаний (вместе с варанами) и обособленно от Lacertidae, которые, по его представлениям, связаны со Scincidae, Dibamidae и змеями.

Инфраотряд Anguimorpha традиционно характеризуется продвинутой группой ящериц, родственной сцинкоморфам. Представления о системе таксона осложнены обсуждением его родственных связей со змеями и вымершими несомненно водными Mosasauria. Во многом современные взгляды на филогенез ангиморф заложила работа С. Макдоуэла и Ч. Богерта (McDowell, Bogert, 1954). Эти авторы ревизовали состав группы в целом, удалив из числа диплоглосс чужеродные элементы (например, Rugopodidae и Cordylidae) и введя в рамки платинот ядозубов вместе с загадочным и редким безухим вараном (*Lanthanotus borneensis*, Lanthanotidae). Для последней формы была предложена гипотеза о ее близкой филогенетической позиции с ископаемыми мозазавридами и родственными им группами.

К л а д и с т и ч е с к и е к л а с с и ф и к а ц и и. Во второй половине 80-х годов прошлого века распространение получает кладистический метод анализа родственных связей. Последний фактически породил новую парадигму классификации сквамат. В итоге дихотомическое изображение филогенеза сменяют схемы, моделирующие эволюцию группы в виде древа с последовательным ветвлением в соответствии с предустановками метода. Первые итоги применения нового подхода представили О. Риппель (Rieppel, 1988) и Р. Эстес и др. (Estes et al., 1988). Невзирая на различия методов анализа, авторы последней работы подчеркивали преемственность их классификации с представлениями Ч. Кэмп (Camp, 1923).

Уже в первых публикациях была принята дивергенция Autarchoglossa и Gekkota. Iguania представлены одним из четырех инфраотрядов, которому отведена позиция наиболее базальной группы в составе ящериц. Такая точка зрения закрепились во всех последующих фенокладистических исследо-

ваниях. Итоговая картина филогенеза сквамат О. Риппеля (Rieppel, 1988) отличается от схемы Р. Эстеса и др. (Estes et al., 1988) отношением к проблеме филогенетического положения змей и амфисбен. Если Р. Эстес и др. классифицируют эти группы в составе *Autarchoglossa incertae sedis* (одновременно отказавшись от признания собственно ящериц, которые интерпретированы как парафилетический таксон), то О. Риппель посчитал вопрос недостаточно изученным. В целом гипотезы родства змей и амфисбен с теми или иными группами ящериц каких-либо строгих доказательств не получили, но тем не менее привели к тому, что в составе *Squamata* за ящерицами закрепился статус неспециализированной и немонофилитичной группы. Вместе с этим предложенный ранее для обозначения ящериц таксон *Lacertilia* оказался практически всеми исследователями изъят из употребления.

Кладистический анализ также выявил сомнительность монофилитичности *Autarchoglossa*. Например, к гипотезе сестринского родства *Scincomorpha* и *Gekkota* склонялись К. Швенк (Schwenk, 1988), изучавший морфологию языка, и В. Преш (Presch, 1988), анализирувавший родственные связи сцинкоморф по разным морфологическим признакам. В одной из работ допущена филогенетическая связь *Gekkota* и *Anguimorpha* (Gao, Norell, 1998).

В последних работах на основе кладистического метода определения родства змей сближены с амфисбенами через допущение происхождения предков двух групп от аутархоглосс (например, Evans, Barbadillo, 1998, 1999; Evans, Wang, 2005). Гипотеза возникла как альтернатива платиновой версии, также имеющей поддержку среди систематиков-фенокладистов (например, Lee, 1998; Lee, Caldwell, 2000). Предположение детализировано в двух публикациях, выполненных Дж. Конрадом (Conrad, 2008) и Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012). Их итоговые реконструкции в самом общем виде совпадают со схемой Р. Эстеса и др. (Estes et al., 1988), но отличаются более высокой детальностью и различиями в частностях. В работах максимальное значение придается остеологическим данным.

Вариант Дж. Конрада (Conrad, 2008; рис. 23, в) использует 222 вида и 363 морфологических признака. В нем традиционные *Iguania* представлены частью кладистического таксона *Iguanomorpha* вместе с несколькими проблематичными ископаемыми формами, а геккоты – такого же таксона *Gekkomorpha* (наряду с ископаемыми проблематиками, в основном сцинкоморфами, составляющими и базальную, и продвинутую его части). Ангвиморфы традиционно включают мозазавров в составе платинок. Среди сцинкоморф рассмотрено ископаемое семейство *Polyglyphanodontidae*. Как отмечалось выше, последняя группа была обособлена Р. Эстесом (Estes, 1983a) в виде подсемейства в семействе *Teiidae s.str.* (макротейиды), в которую вошли проблематичные формы из позднего мела Северной Америки и Центральной Азии. Одновременно значительная часть типичных сцинкоморф оказалась в составе не только геккот (геккономорф), но и ангвиморф, что практически перечеркивает многие прежние достижения систематики ящериц. Не удивительно, что в диагнозе сцинкоморф почти нет краниологических признаков (это свойственно чуть ли не всем ключевым таксонам итоговой системы Конрада). Кроме амфисбен и змей, *Scincophidia* включают такие семейства роющих ящериц, как *Acontiidae*, *Dibamidae* и *Feyliniidae*.

Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012; рис. 23, з) использовали в анализе данные по почти 200 видам (из них около 50 ископаемых) и более 600 признаков (почти все они проиллюстрированы изображениями, полученными с помощью компьютерного томографа). В отличие от схемы Р. Эстеса и др. (Estes et al., 1988), последняя классификация использует опыт изучения палеонтологических материалов и два крупных ископаемых таксона. Это выделенные или возобновленные нами ранее (Алифанов, 2000) Polyglyphanodontia и Mosasauria. Оба они поставлены в положение, более базальное по отношению к большинству групп ящериц, кроме Iguania. Таксон Krypteia, объединяющий амфисбен и змей, включает также Dibamidae (показаны в родстве с амфисбенами). По сравнению с предыдущей, данная схема отличается заметной умеренностью, проявляемой внешне в сохранении преемственности по отношению к использованию традиционных таксонов, за которыми в значительной степени оставлены привычные названия и состав.

Исследования в области систематики и филогении привели к тому, что разнообразному по родо-видовому составу традиционному семейству Iguanidae s.l. стали придавать статус парафилетического таксона, требующего пересмотра его внутрigrупповых филогенетических связей (Estes et al., 1988; Etheridge, de Queiroz, 1988). Это обстоятельство побудило Д. Фроста и Р. Этериджа (Frost, Etheridge, 1989) к разделению данного таксона на восемь самостоятельных (Corytophanidae, Crotaphytidae, Hoplocercidae, Iguanidae, Opluridae, Phrynosomatidae, Polychrotidae, Tropiduridae; рис. 24, а). Позже к ним были добавлены Leiocephalidae, Leiosauridae, Liolaemidae, Dactyloidae (Frost et al., 2001; Shulte et al., 2003; Pyron et al., 2013; рис. 24, б). Такое дробление принято во многих современных работах. Иногда семействам придается подсемейственный ранг (Gauthier et al., 2012). Усложняющим обстоятельством стало привлечение в филогенетический анализ обсуждаемой группы новых ископаемых данных, в частности, из позднего мела Центральной Азии (рис. 24, в). В их отношении существуют исключительно противоречивые мнения.

Одновременно с разделением игуанид на серию подгрупп Д. Фрост и Р. Этеридж объединили семейства Agamidae и Chamaeleonidae в одно, что впоследствии не получило поддержки. Еще раньше С. Муди (Moody, 1980) предложил, напротив, обособить от остальных Agamidae семейство Uromastycidae. Агамо-хамелеоновый ствол игуаний иногда обособлен в таксоне Acrodonta (Estes et al., 1988; Conrad, 2008; Zheng, Wiens, 2016), а Iguanidae s.l. – в таксоне Pleurodonta (Conrad, Norell, 2007; Zheng, Wiens, 2016) или Iguanomorpha (Алифанов, 2000).

В феноклаdistических работах таксон Gekkota рассматривают в составе Scincogekkonomorpha (Scleroglossa), обычно базальным членом этой группы, либо в родстве с ангиморфами (Gao, Norell, 1998). Предполагалось также родство геккот с амфисбенами (например, Lee, 1998; Presh, 1988) и змеями (например, Wu et al., 1996).

При рассмотрении разнообразия геккот современными клаdistическими и молекулярными работами (например, Conrad, 2008; Gamble et al., 2008 a, b; Daza et al., 2013; Pyron et al., 2013; рис. 25, а) принято разделе-

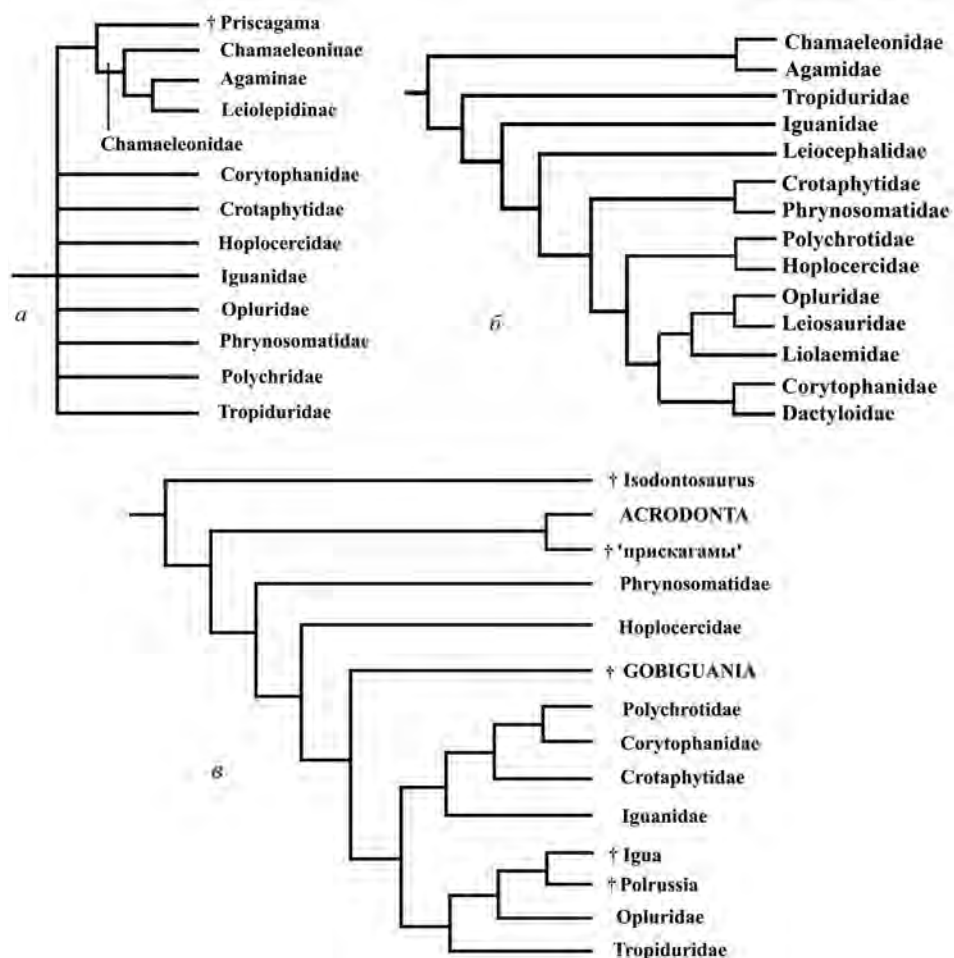


Рис. 24. Родственные связи семейств Iguania по данным некоторых фенекластических (а, в) и геносистематических (б) работ (приведены с упрощениями): а – Д. Фрост и Р. Этеридж (Frost, Etheridge, 1989); б – А. Пайрон и др. (Pugon et al., 2013); в – Дж. Конрад и М. Норелл (Conrad, Norell, 2007).

ние Gekkonidae s.l. на шесть самостоятельных семейств: Carphodactylidae, Diplodactylidae, Eublepharidae, Phyllodactylidae, Sphaerodactylidae и Gekkonidae. При этом часть из них (Carphodactylidae и Diplodactylidae), как предполагается, может быть связана с Pygopodidae в составе Pygopodoidea (Gamble et al., 2008 a, b) или Pygodomorpha (Hedges, Vidal, 2009; Vidal, Hedges, 2009). Особое положение Pygopodidae обусловлено тем, что представители этой группы обладают комплексом признаков специализированно роющих форм, включая утрату конечностей. Несмотря на такие представления, морфологически промежуточных форм между чешуеногами и каким-либо другим семейством gekkot не существует. В кладистических работах иногда выделяется таксон Gekkomorpha для объединения Gekkota и ряда проблематичных ископаемых форм (Kluge, 1976; Lee, 1998; Conrad, 2008; рис. 25, б).

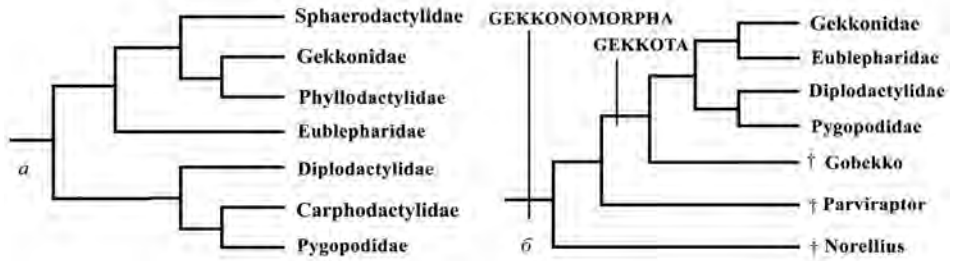


Рис. 25. Родственные связи семейств Gekkota по данным разных авторов (приведены с упрощениями): *a* – А. Пайрон и др. (Puyon et al., 2013); *b* – Дж. Конрад (Conrad, 2008).

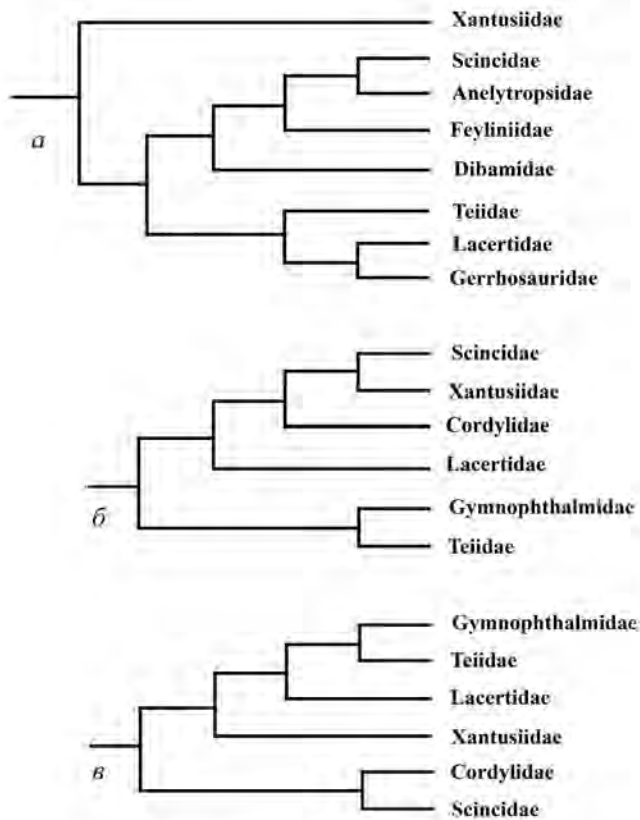


Рис. 26. Фенокластические интерпретации родственных связей семейств Scincomorpha по данным разных авторов (приведены с упрощениями): *a* – Ч. Кэмп (Camp, 1923); *b* – У. Преш (Presch, 1988); *v* – Р. Эстес (Estes et al., 1988).

В рамках фенокладистических исследований общая классификационная схема Scincomorpha осталась на уровне представлений Ч. Кэмпса, хотя из трех предложенных надсемейств таксона (рис. 26, *a*) монотипичное надсемейство Xantusioidea (Xantusiidae) было выведено из употребления. При этом семейство Xantusiidae либо считали самостоятельным стволом в рамках сцинкоморф (Rieppel, 1988), либо сближали со Scincidae (Presch, 1988; Gauthier et al., 2012; рис. 26, *б*) или Lacertoidea (Estes et al., 1988; рис. 26, *в*). Активно обсуждалось положение в системе роющих групп ящериц, особенно Dibamidae. Некоторые авторы отмечали возможность их непосредственного родства со змеями (например, Evans, Barbadillo, 1998) или амфисбенами (например, Lee, Caldwell, 2000; Gauthier et al., 2012), или и теми и другими (Conrad, 2008). На представления о филогенезе сцинкоморф большое влияние оказали данные палеонтологии, о чем речь пойдет ниже.

Повышенное внимание было проявлено к ангвиморфам в связи с гипотезой их родства со змеями и ископаемыми мозазаврами. Наибольшее сходство с последними группами проявляют платиноты. Несмотря на обширную литературу, которая посвящена данной проблеме, их родственные связи не получили однозначного разрешения. Вероятно, сходство платинот с мозазаврами и змеями (например, развитие заостренных зубов, удлинённых носовых отверстий, стрептогнатия, а в отдельных случаях формирование ядопроводящих борозд) имеет вторичный характер и обусловлено активными способами охоты и (или) питанием позвоночными животными, обладающими большими возможностями для сопротивления, чем членистоногие. На представления об эволюции платинот большое влияние оказали ископаемые материалы. Однако три современных семейства этой группы (Helodermatidae, Lanthanotidae, Varanidae) не имеют докайнозойских представителей (безухие вараны не представлены палеонтологически вообще).

Связи современных семейств платинот друг с другом также выглядят противоречиво. Например, гипотеза Ч. Кэмпса о родстве ядозубов (Helodermatidae) с диплоглоссами данными морфологии не подтверждается (McDowell, Bogert, 1954; Romer, 1956; рис. 27, *a*). Однако филогенетические связи последних внутри платинот неочевидны, как неочевидны филогенетические связи безухого варана, которого, кроме мозазавров (McDowell, Bogert, 1954), сближали также с ядозубами (Romer, 1956; Caldwell, 1999; рис. 27, *б*) и варанами (Estes et al., 1988; рис. 27, *в*). Последняя точка зрения, сформированная на основе фенокладизма (например, Pregill et al., 1986; Estes et al., 1988; Conrad, 2008; Gauthier et al., 2012), надолго закрепилась. Забегая вперед, отметим, что она в целом оказалась принята и геносистематиками (Hedges, Vidal, 2009; Vidal, Hedges, 2009; Puryon et al., 2013).

На фоне проблем изучения типичных платинот необычным выглядит сближение с ними современного Shinisaurus (Conrad, 2006, 2008), который ранее был классифицирован в семействе Xenosauridae (Diploglossa). Фактически последнее представление указывает на немонофилетичность традиционных Diploglossa. В то же время монотипичное семейство

Anniellidae, сочетающее в себе признаки Anguimorpha и специализированно роющих сцинкоморф, нередко рассматривают в составе Anguinae (Gauthier, 1982; Conrad, 2008). Иногда его также классифицировали вне диплоглосс (Gauthier et al., 2012). Близость этой группы с Xenosauridae также предполагалась (рис. 27, *a*).

Классификации по данным молекулярной систематики. Первоначальные молекулярные филогении скватов были основаны только на исследованиях мтДНК. Теперь, как отмечалось выше, они считаются сомнительными при рассмотрении их финальных результатов. В частности, значительные вариации в составе нуклеотидных последовательностей определяют обособленность змей и амфисбен от собственно ящериц.

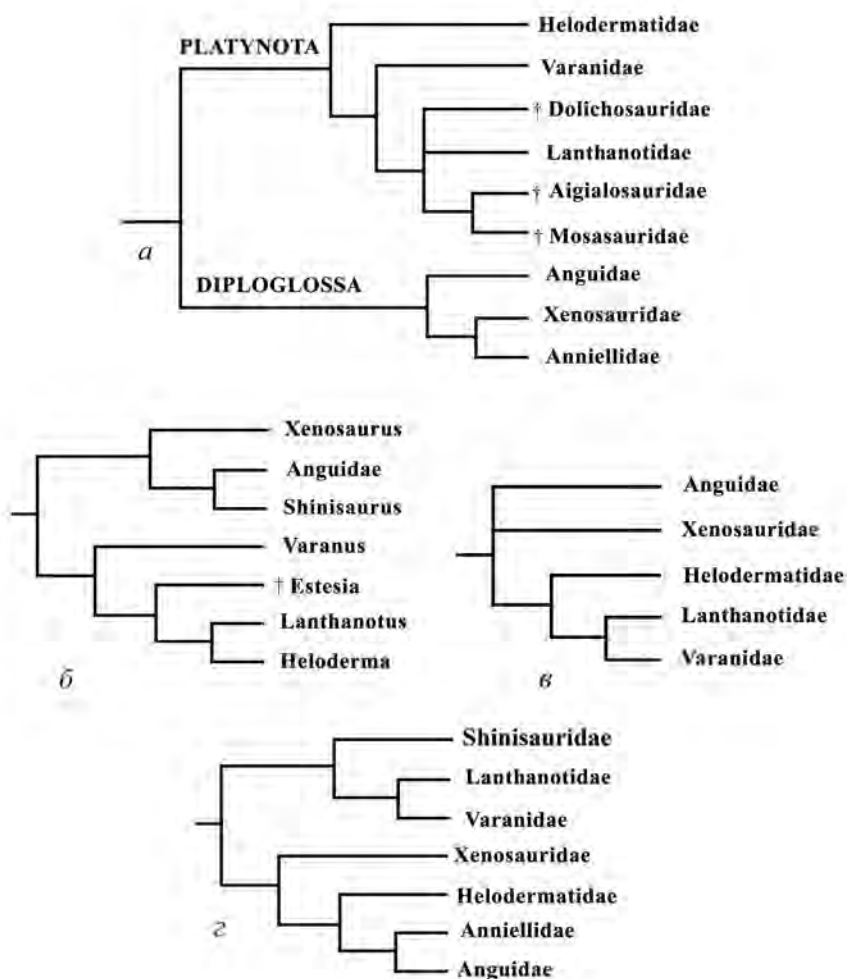


Рис. 27. Родственные связи семейств Anguimorpha по данным морфофилиетических (*a*), фенокластических (*b*, *в*) и геносистематических (*г*) работ (приведено с упрощением): *a* – С. Макдоуэлл и Ч. Богерт (McDowell, Bogert, 1954); *b* – М. Кэлдуэлл (Caldwell, 1999); *в* – Р. Эстес (Estes et al., 1988); *г* – А. Пайрон и др. (Pyron et al., 2013).

Как утверждается в некоторых работах, внесение в анализ ядерных участков генов и более широкий таксономический охват позволили поставить под сомнение большинство классических представлений на филогенез чешуйчатых (Hedges, Vidal, 2009; Vidal, Hedges, 2009). Например, базальными группами ящериц становятся Dibamidae и Gekkota, тогда как игуании, монофилию которых отчетливо поддерживают, оказываются таксоном, сестринским ангиморфам. Змеи не являются родственниками платинот, а амфисбены группируют вместе с настоящими ящерицами, которые не связаны прямым родством с типичными сцинкоморфами. Сцинкоморфы в сокращенном объеме (Scincidae, Cordylidae и Xantusiidae) заняли положение более продвинутое, чем Gekkota. Результаты геносистематики указывают также на немонафиличность платинот из-за, например, возврата к гипотезе связи ядозубов с диплоглоссами (Townsend et al., 2004; Hedges, Vidal, 2009; Vidal, Hedges, 2009; Pyron et al., 2013; Reeder et al., 2015; рис. 27, з).

Новым филогенетическим реконструкциям удалось подобрать новые морфологические признаки. Поскольку все семейства сквамат, за исключением Dibamidae, имеют раздвоенный язык, то клада, включающая остальных ящериц, была названа Bifurcata. Наличие одного яичного зуба определяет кладу Unidentata, которая исключает дибамид и геккот. Клада, объединяющая сцинкоморф в новом составе, обозначена под собственным названием – Scincoformata, а клада для лацертид и амфисбен обозначена как Lacertibaenia (Hedges, Vidal, 2009; Vidal, Hedges, 2009; рис. 23, д). Lacertibaenia и Teioidea (Teiidae и Gymnophthalmidae) классифицированы в таксоне Laterata, большинство представителей которых имеет перекрывающиеся друг друга брюшные чешуи.

Далеко не все перечисленные таксоны закрепились в более поздних работах, кроме клады из трех терминальных групп (игуаны, ангиморфы и змеи), у представителей которой установлены потенциальная способность (т. е. речь о конкретном признаке или свойстве не идет) к производству яда (Fry et al., 2006). Но еще до этого она получила название «Toxicofera» (Vidal, Hedges, 2005). Первые расчеты времени предполагаемых дивергенций показали, что эволюция сквамат интенсивно происходила в течение триаса и юры (Hedges, Vidal, 2009; Vidal, Hedges, 2009).

Далее развитие молекулярной парадигмы шло в сторону увеличения данных анализа и роста числа используемых маркеров и таксонов. Одна из работ (Pyron et al., 2013) включала филогенетическую оценку Squamata по 4161 виду с использованием 12 маркеров (семи ядерных и пяти митохондриальных). По утверждению авторов, оно подтвердило филогенетические результаты предыдущих лет и уточнило ряд частных версий, основанных на молекулярных и морфофилогенетических данных. Число ядерных маркеров довольно значительно увеличено в более поздних работах (Zheng, Wiens, 2016; Reeder et al., 2015; Streicher, Wiens, 2017), однако общая картина результатов остается неизменной.

И н т е г р а т и в н ы й э т а п. Об интегративном подходе отчасти сказано выше. Он подразумевает комбинирование данных морфологии и молекулярной систематики, а также выяснение причин несоответствия. Опыт показывает (первые сопоставления осуществил М. Ли: Lee, 2005, 2009), что несоответствие не может быть разрешено только сравнением итоговых деревьев.

Однако на практике соединение результатов двух направлений приводит лишь к поглощению одного их типа другим. При этом морфологическим данным отводится довольно скромная роль, заключенная в адаптации итогов молекулярных и палеонтологических исследований. В итоге многие фенокладисты перешли на применение удивительной схемы. В основе своей она молекулярная, но может быть произвольно дополнена данными палеонтологии.

Одна из попыток интеграции результатов такого рода (Reeder et al., 2015) преподносит новое и неожиданное, как подчеркивается в работе ее авторами, определение положения двух ископаемых клад, которые в современности не представлены (рис. 23, *e*). Речь идет о *Mosasauria* и их связи со змеями, а также *Polyglyphanodontia sensu Gauthier et al., 2012* и их связи с игуаниями (заметим, что обе версии ранее были высказаны в литературе). В последней работе утверждалось, что морфологические данные вводят филогенетический сигнал в заблуждение в связи с наличием параллелизмов (конвергенций). О тех же свойствах молекулярных данных также сообщается, но без принципиальных выводов.

До этого свой протест выразили фенокладисты Дж. Конрад (Conrad, 2008) и Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012), подчеркнувшие отсутствие сходства результатов их анализа и опубликованных к тому времени филогенетических реконструкций по данным молекулярной систематики. При этом Конрад даже охарактеризовал молекулярные таксоны «бесполезными и бессмысленными» (Conrad, 2008, с. 144). Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012) пишут о невозможности подтвердить результаты молекулярной филогении морфологическими данными, особенно учитывая привлечение в их работе нового и беспрецедентно обильного фенотипического материала. Больше всего сомнений относится на счет таких генотипических гипотез, как базальное положение дибамид, связь ядозуба с ангвиодными (а не с вараноидными) ангвиморфами или амфисбен с лацертоидами. По Готье и др. (Gauthier et al., 2012), эти несоответствия «меркнут» вместе с реконструкцией терминального положения игуаний на древе сквамат. Найти доказательства фенотипического характера, которые смогли бы поддержать такое их положение, не удастся. Допущение верности молекулярной гипотезы требует также допущения большого числа морфологических реверсий, т. е. эволюции вспять.

Хотя интегративный подход призван снизить конфликт двух направлений, он не исчезает, поскольку обвинение в склонности к параллелизмам (конвергенциям) фенотипических признаков, в том числе и тех, что были использованы для классификации сквамат, не означает их непригодности для использования. Следует все же учесть направленность такого рода претензий. Последняя только на словах адресуется к фенотипическим признакам, но, по сути, может быть перенесена на метод анализа (осознание этого факта подчеркивает непреходящее значение традиционной морфологии: Ананьева, 2013), поскольку он же заложен в интерпретацию молекулярных данных. Имеет значение и специфичность исходных данных. Это значит, что картина эволюции сквамат, полученная с помощью геносистематики, может оказаться такой же малосостоятельной, как та, что геносистематики предполагают для итоговых деревьев фенокладизма. Именно в таком положении находятся сейчас результаты, полученные по митохондриальным данным.

Морфофилетическая классификация макротаксонов

Закономерности эволюции и классификация. Конфликт результатов фенокластических и геносистематических исследований, о котором говорилось выше, поднимает на принципиальную высоту проблему параллелизмов и адекватность итогов реконструкции филогенеза реальным процессам, происходившим в эволюции ящериц. При этом важно иметь в виду то обстоятельство, что общность свойств может быть унаследована не только от ближайшего предка, но и приобретена в рамках тенденций эволюционного развития родственных групп. На эту особенность биологических систем обратил внимание еще Ч. Дарвин, сформулировав представление об аналогичных изменениях. Фактически концепция ставит проблему закономерного хода морфологических преобразований, которая является предметом интереса многих дисциплин в биологии. В эволюционистике эта тема иногда представлена в виде эмпирического правила «направленной эволюции», под чем имеется в виду не только прогресс или регресс, но и нейтральная повторяемость морфологических изменений (рефрены) в тех или иных таксонах, которая может иметь интересный с филогенетической точки зрения генезис. Обусловленность макроэволюции канализацией развития, или однонаправленным изменением признаков (в рамках эволюционной интерпретации находит объяснение с точки зрения структурной инерции, ограничивающей направления развития биологических систем: Раутиан, 1988), не раз использовалась для классификации отдельных групп организмов, например, в виде таблиц. Из них вытекает возможность неоднократности структурных изменений. Такие таблицы составлял еще Э. Коп, в частности для классификации ящериц, а идея периодичности отчасти нашла отражение в его концепции гомологических и гетерологических рядов. Если повторяемость отдельных морфологических признаков реальна (она иногда находит также объяснение в рамках закона гомологических рядов Н.И. Вавилова), то реальна возможность построения классификаций, основанных на элементах независимого воспроизводства структур. По данным И.Ю. Попова (2008), такого рода попытки в биологии происходили не раз за последние 150 лет.

Вспомним также, что в зоологии достаточно давно изучают проблему видов-двойников, или сходных морфологически видов, отличимых только с помощью экологических, этологических или генотипических методов. В палеонтологии установить их не удастся, если речь не идет о доказанных случаях итеративной эволюции. Примеры параллельного развития целых признакововых комплексов допускают сочетания, которые все вместе или дополненные ключевым фактором позволяют повысить уровень организации. Примеры хорошо известны в виде таких устоявшихся представлений, как «маммализация териодонтов», «орнитизация динозавров» и «ангиоспермизация голосеменных». Среди сквамат также отмечается похожая комплексная параллелизация. Наиболее яркая из них имеет, скорее, дегенеративный характер в виде формирования роющего комплекса признаков (см. главу I), который отмечен у всех современных амфисбен. «Амфисбенизация» выражена у роющих змей (*Scolecophidia*) и некоторых сцинкогеккономорфных

ящериц (например, Acontiidae, Dibamidae, Feyliniidae). Для ящериц, кроме того, характерны образование верхних височных окон или утрата связи костей височных дуг, удлинение костей предглазничной области черепа, утрата парности ряда осевых костей, небного озубления, связи сошников и крыловидных костей, срастание костей мозговой капсулы, формирование остеодермальных щитков и т. д.

Подчеркнем, что альтернативой направленности морфологических изменений является восходящее еще к Ч. Дарвину представление о случайности отдельных эволюционных преобразований. При этом бесконечного разнообразия жизненных форм все же не возникает. Каковы бы ни были причины параллелизмов, тем не менее нельзя не согласиться, что их широкая распространенность свидетельствует о большем значении внутренних факторов в определении хода эволюции, чем это обычно принимается (Тартинов, 1987).

У ящериц, кроме простой мозаичности или комплексной параллелизации, нами установлен еще один примечательный тип параллелизма, который связан с регулярным воспроизведением тех или иных структур в рамках всех основных таксонов. Такие параллелизмы нами отмечены у птицетазовых динозавров. В последнем случае имеется в виду независимое укорочение бедренных костей наряду с удлинением метатарсального отдела стоп, за которым стоит тенденция к совершенствованию бипедальной локомоции. Эти особенности, в частности, были использованы в диагнозах трех крупных ветвей Ornithopoda (Алифанов, 2012ж), каждая из которых распадается на две линии, прогрессирующие в одном случае на основе преобразований черепа, а в другом – на основе совершенствования локомоции и связанными с этим изменениями строения конечностей. Подобные процессы происходили также у некоторых групп теропод (Алифанов, Савельев, 2015).

По нашим представлениям, регулярные параллелизмы – следствие интенсивной радиации, ограниченной рамками ключевой морфо-физиологической адаптации. Для ящериц такой является амфикинетизм. Не связанные с этой адаптацией признаки могут быть подвержены большему спектру изменений, чем конструктивно зависимые элементы. Некоторые регулярные параллелизмы оказываются полезными для определения числа макротаксонов ящериц.

Проблема числа основных таксонов ящериц. Поиск числа основных подгрупп ящериц проводился до и после Кэмпса. В его классификации их было установлено пять (рис. 23, а). Редукцию числа инфраотрядов (секций, по Кэмпсу) до четырех произвел А. Ромер (Romer, 1956). В кладистических схемах для современных ящериц также сначала было установлено четыре группы. Однако они – не реальное число основных направлений эволюционного разнообразия, а минимизация противоречий анализа, результаты которого могут видоизмениться с введением в него переменных данных: методических установок, новых признаков или таксонов. В качестве последних могут выступить ископаемые таксоны, для которых систематический ранг может быть определен не сразу. Например, в фенокладистической работе Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012) число

макротаксонов ящериц увеличено до шести вместе с введением двух ископаемых групп: *Mosasauria* и *Polyglyphanodontia* s.l. (рис. 23, *г*). Их высокий ранг до этого был установлен нами (Алифанов, 2000). В молекулярно-генетических исследованиях классификация потеряла четкую форму вместе с выводом о немонофилетичности традиционных *Scincomorpha* и неопределенности таксономических рангов обособленных частей этой группы.

Вопрос о числе основных стволов ящериц в нашей личной исследовательской деятельности вошел в практическую плоскость в связи с интересом к довольно необычному морфологически и разнообразному таксономически ископаемому таксону *Macrocephalosauria* (Алифанов, 2000). Предшествующие авторы противоречиво сближали представителей этой группы то с игуаниями (Gilmore, 1943), то со сцинкоморфами вообще (Sulimski, 1975) или с макротейидами в частности (Estes, 1983a). Поиск объективных доказательств в пользу той или иной точки зрения обнаруживает сходство макроцефалозавров с игуаноморфами по строению чешуйчатых костей (игуаниевый тип) и нижней челюсти: например, по отсутствию параартикулярного отростка и заостренного ретроартикулярного отростка. Отличия существенны и не позволяют включить эту группу в состав игуаний без каких-либо других изменений.

Введение в систему таксона высокого систематического ранга, на что макроцефалозавры могут претендовать, нарушает сложившуюся на тот момент кладистическую классификационную конструкцию в виде четырех инфраотрядов, ставя вопрос о соответствии реальной эволюции обсуждаемой группы и представлений на ее филогенез. В частности, сближение макроцефалозавров с игуаниями допускает потенциальную дихотомичность общего филогенетического ствола ящериц, как это представлялось еще в ранних морфологических классификациях Ч. Кэмп (Camp, 1923) или В.Б. Суханова (1961), от которых фенокладисты отошли.

Ценность тех или иных признаков в качестве диагностически значимых для характеристики макротаксонов ящериц при использовании ископаемых находок подтверждается далеко не всегда. В результате сложилась практика замены одних признаков на другие, более надежные. Наш опыт показывает, что выявить их возможно при сравнении черепов современных форм, например, специализированно роющих ящериц из таксонов *Anguimorpha* (*Anniellidae*), *Scincomorpha* (*Dibamidae*, *Acontiidae*) и *Gekkota* (*Pygopodidae*). У представителей этих групп параллельно сформировался комплекс сходных преобразований черепа (он обсуждался подробно в главе I), тогда как среди отличий обращают на себя внимание детали строения височных дуг, небного комплекса, нижней челюсти, наличие и форма остеодерм.

Для дальнейших рассуждений интересен также опыт изучения ящериц инфраотряда *Anguimorpha*, в основе диагноза которого лежит интерстициальный тип замены зубов (ныне открыт у других групп ящериц). В этом таксоне довольно рано были выделены подгруппы *Platynota* (*Varanoidea*) и *Diploglossa* (*Anguioidea*), отличные по строению зубов (заостренные у платинот и, преимущественно, притупленные у диплоглосс). Однако опыт изучения ящериц требует подкрепления этих признаков другими: например, из числа тех, которые обращают на себя внимание при сравнении роющих групп.

При этом оказывается, что оба таксона сходны по строению нижней челюсти, но отличны по двум основным типам неба, о которых говорилось в предыдущей главе. Эти данные высвечивают исключительную ценность остеологических данных, без которых изучение ископаемых групп невозможно.

Как отмечалось выше, принятая нами филогенетическая гипотеза о связи макроцефалозавров и игуаний также ставит вопрос о стабильности ключевых диагностических признаков последних (непарность лобной кости, положение теменного отверстия на границе лобно-теменного шва и редукция заднелобной кости с одновременным развитием медиального отростка заглазничных костей), которые, возможно, сложились в результате параллельной эволюции. В этом случае весомость приобретают признаки, которые появились в филогенезе ящериц раньше и имеют высокую стабильность. Если перейти к конкретной задаче определения родства макроцефалозавров, то у них комплекс признаков игуаний дополняется чертами, свойственными хамелеоморфным ящерицам: кроме положения супраангулярного отростка выше переднего супраангулярного отверстия, отмечено развитие скульптуры на покровных костях крыши черепа и отсутствие короноидного отростка зубных костей. Отличия также касаются строения небного комплекса. Иначе говоря, более древние структурные признаки для классификации могут быть предпочтительнее и надежнее внешне ярких, но недавно возникших сходств.

Если гипотеза в отношении макроцефалозавров и хамелеонов справедлива, то аналогичные предположения могут быть выдвинуты и в отношении диплоглоссопалатинарных «агам» и «игуан». Поиск для них родственных групп с платинотопалатинарным типом строения неба оказался успешным. Для агам альтернативное направление представляют *Polyglyphanodontia* s.str. (таксон принимается нами в его первоначальном объеме, с включением в него *Polyglyphanodontidae* s.str. и *Adamsauridae*: Алифанов, 2000). Для «игуан» в качестве платинотопалатинарной группы могут быть определены макротейиды (*Teiomorpha*). Фактически нами в составе игуаний зафиксировано трехкратное изменение типов строения неба как в сторону платиното-, так и в сторону диплоглоссопалатинарности, что может быть отражено в классификации в виде выделения в составе *Iguania* трех инфраотрядов: *Iguanota* (ветви *Teiomorpha* и *Iguanomorpha*), *Chamaeleomorpha* (*Macrocephalosauria*, *Rhoptoglossa*) и *Agamognatha* (*Polyglyphanodontia*, *Pachyglossa*).

Перенос опыта изучения игуаний на другие оставшиеся группы ящериц также оказывается удачным. В составе сцинкоморф по платинотопалатинарности могут быть сближены *Xantusiidae* и *Dibamidae*, а по диплоглоссопалатинарности *Scincidae* и *Cordylidae*. Для в целом платинотопалатинарных *Gekkota* удастся подобрать диплоглоссопалатинарных родственников – *Lacertia* (*Lacertidae*, *Gymnophthalmidae*, *Feyliniidae*). Последние сходны по особенностям строения зубной кости. В итоге, с точки зрения наших данных, разнообразие *Scincomorpha* оказалось переоцененным (это показано также данными геносистематики), а разнообразие *Iguania* сразу оценить не удалось. Всего в рамках представления о монофилии ящериц

в их составе удастся выявить два ствола и шесть инфраотрядов. Все они представлены в современности. Фактически на основе ряда новых краниологических признаков оказалось возможным получить данные для коррекции текущей классификации. Прототип такого варианта нами был опубликован (Алифанов, 2000).

Развитие морфо-филетической системы. В последующей версии классификации ящериц (Алифанов, 2012б) акцент перенесен с игуаний на остальные группы. В связи с этим ранги некоторых из них были уточнены и пересмотрены. Изменения коснулись и такой частности, как отказ от рассмотрения амфисбен в общей классификации ящериц. В составе игуаний нами был выделен новый микроотряд – *Priscagamia* (*Chamaeleomorpha*), который предстает сестринской группой современных *Rhoptoglossa* (*Chamaeleonidae*). Пересмотрена филогенетическая связь ископаемых *Mosasauria* в пользу их непосредственной близости с игуаноморфами из-за общего для них типа строения неба.

В отношении *Scincogekkonomorpha* изменения более всего коснулись инфраотряда *Scincomorpha*, который удастся разделить на два микроотряда, отличающихся друг от друга типом неба. Платинотопалатинарную линию эволюции группы представляют *Xantusiomorpha*, а диплоглоссопалатинарную – *Leptoglossa*. Было подтверждено существование еще одного инфраотряда сцинкогеккономорф – *Lacertognatha*. Оба его микроотряда – *Gekkota* и *Lacertia* – сходны по строению нижней челюсти и отличны по типу строения небного комплекса. Таким образом, все основные макротаксоны ящериц приобретают состав и структуру, сходные с инфраотрядом *Anguimorpha* (*Platynota* и *Diploglossa*).

Представленная ниже новая модификация классификации ящериц (рис. 28) призвана устранить недостатки двух предыдущих. Если на первом этапе нововведения были продиктованы трудностями определения ископаемых форм в рамках текущих представлений, которые сложились постепенно на основе данных по, главным образом, рецентным формам, то последняя версия исходит из верности предшествующего подхода (монофилетичность ящериц, их дивергенция на два ствола с разделением каждого на две три ветви, в рамках которых повторяются основные конструкционные типы неба), но более точно увязывает друг с другом гипотезы родственных связей всех макротаксонов. В новом варианте строже задействованы данные о комплексных и регулярных параллелизмах, которые позволяют содержательно подойти к классификации не только общей, но и ее отдельных узлов.

В частности, в новой версии ревизовано положение и таксономические ранги ряда трудноотличимых друг от друга форм и групп. Особенно наглядно они проявляют себя среди специализированно роющих ящериц, у которых большую значимость при реконструкции филогенеза имеют, например, признаки неба, а не мозговой коробки. Практика показывает, что для других групп позвоночных таксономическое значение этих структур может быть другим. Более последовательно учтены данные по остеодермам, отсутствие или наличие которых позволяет более точно установить родство для ряда таксонов. Иначе решена проблема филогенетических связей инфраотрядов в составе *Scincogekkonomorpha* в пользу неочевидной сестринской

связи Scincomorpha и Lacertognatha, пересмотрены и уточнены детали филогенеза таких таксонов, как Iguanomorpha (Iguania) и Anguimorpha (Scincogekonomorpha), а также ряда ископаемых групп. Общая классификация нами может быть дополнена реконструкцией филогенезов всех принятых микроотрядов. Подробные остеологические диагнозы таксонов и некоторые частные детали изучения последних приведены в главе III.

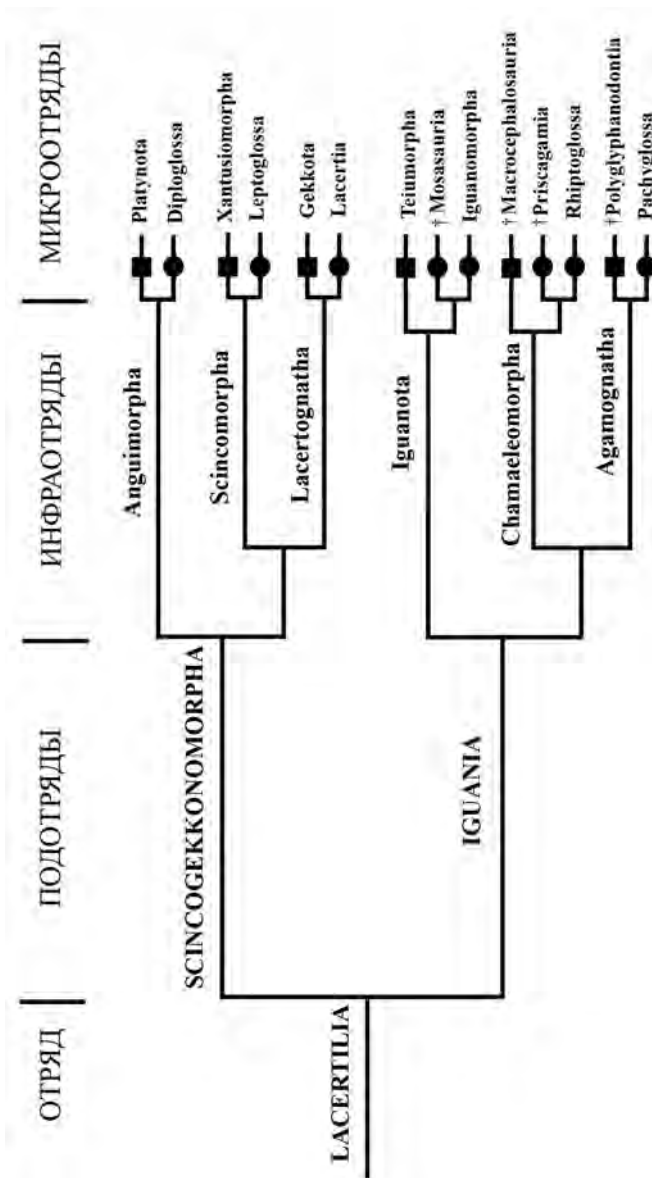


Рис. 28. Морфодилетический вариант классификации макротаксонов ящериц, построенный с учетом регулярных параллелизмов. Квадратом обозначены обладатели платинотопалатинности, а кружком – диплоглоссопалатинности.

Филогенетические связи инфраотрядов. В рамках Iguania данная задача давно решена признанием несомненного родства между семействами Chamaeleonidae и Agamidae s.l. Однако понятно, что эти группы имеют большую предысторию. Нами принята классификация данных семейств в таксонах Chamaeleomorpha и Agamognatha, родство которых несомненно, но не может быть подтверждено только сходством зубной системы или, добавим, присущего современным представителям группы рострального разрастания угловых костей (судя по всему, эти признаки сложились параллельно). Признак, объединяющий два инфраотряда, – положение супраангулярного отростка зубных костей дорсальнее супраангулярного отверстия. Среди ящериц он представляется уникальным.

У других групп игуаний зубные кости остаются либо укороченными (мозазавро-тейюморфный тип), либо разрастаются окципитально ниже переднего супраангулярного отверстия (игуаноморфный тип; рис. 29, а). Разнообразие Iguanota поглощает носителей архаической и одного из двух вариантов продвинутой стадии строения нижней челюсти. В сравнении с ними агамо-хамелеоновая линия игуаний достигает большого таксономического разнообразия на фоне однообразия обсуждаемой морфологической системы.

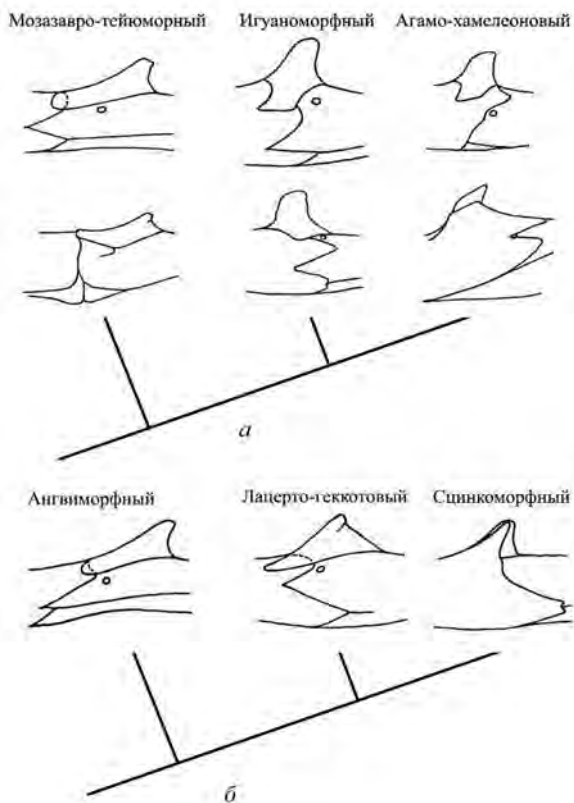


Рис. 29. Семофиетические связи типов нижней челюсти в составе Iguania (а) и Scincogekkonomorpha (б).

Если удлинение зубных костей принять за ключевой признак, то развитие короноидного отростка или глубокой вырезки между супраангулярным и ангулярным отростками зубных костей, а также формирование лабиального отростка венечных костей – признаки второго порядка. Именно это подтверждает разная степень развития длины и способов разрастания зубных костей в рамках разных таксонов игуаний. Данная закономерность может быть перенесена и на схему, относящуюся к Scincogekkonomorpha (рис. 29, б). В таком случае базальной частью последнего таксона следует считать Anguimorpha, у представителей которого зубная кость за уровень центра венечных костей или переднего супраангулярного отверстия обычно не распространяется. Его филогенетическое положение в Scincogekkonomorpha аналогично положению Iguanota в Iguania.

Продвинутый тип строения нижней челюсти позволяет говорить о сестринской связи Lacertognatha и Scincomorpha на фоне архаичности по строению зубной кости у Anguimorpha.

A n g u i m o r p h a. В этом традиционном инфраотряде, с характерным для его представителей строением нижней челюсти, платинотопалатинарностью обладает микроотряд Platynota, а диплоглоссопалатинарностью – Diploglossa (рис. 30).

Платиноты представлены такими современными семействами, как Helodermatidae, Lanthanotidae и Varanidae. Всех их характеризуют обычно удлиненные носовые отверстия, острые верхушки зубов, наличие складок дентина в их основании и субплевродонтия. Морфологически семейства платинот различаются наличием или отсутствием остеодерм, а также височных дуг. Для некоторых групп характерно вхождение в обрамление носовых отверстий лобных костей, связь предлобных и заднелобных костей, тубулярность лобных костей (последние два признака отмечаются только у современных Helodermatidae и Varanidae) и другие признаки.

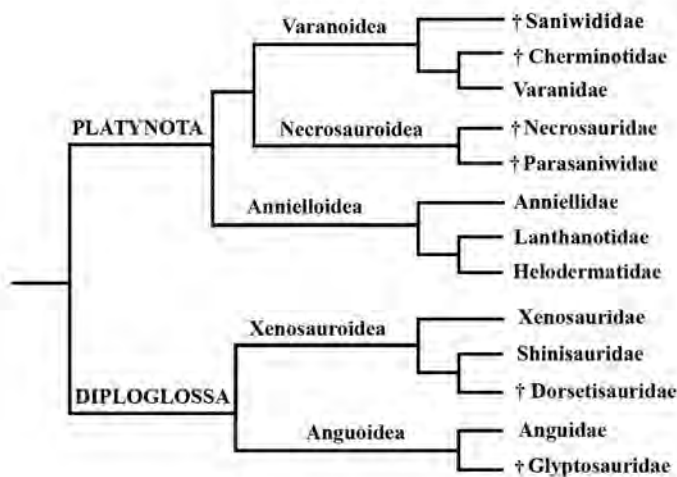


Рис. 30. Родственные связи и классификация семейств в инфраотряде Anguimorpha.

Значительное сходство демонстрируют современные Helodermatidae и Lanthanotidae. Оно проявляется в наличии остеодерм (у ядозубов они покрывают все тело сплошным панцирем, а у безухих варанов развиты в области головы и изолированы: Maisano et al., 2002), связи предлобных и заднелобных костей, а также в утрате заглазничных костей и височных дуг (рис. 31, *a–e*). К двум последним семействам по указанным признакам примыкают проблематичные Anniellidae, которых обычно классифицируют в составе Diploglossa, но, в отличие от последних, они обладают платинотопалатинарностью. Это семейство (рис. 31, *ж–и*) продвинуто по утрате конечностей и укрупнению мозговой капсулы, хотя по сравнению с другими платинотами отличается архаичностью черепа из-за небольших носовых отверстий, слабого развития нисходящих отростков лобных костей и отсутствия складок дентина в основании зубов.

Еще одну линию платинот представляют Varanidae, для которых характерно отсутствие остеодерм и наличие височных дуг. Для них, как и для ядозубов, отмечают вхождение лобных костей в состав обрамления носовых отверстий (рис. 2, *a*) и наличие стрептостилии. Однако эти особенности (как и тубулярность лобных костей), видимо, приобретены данной группой независимо. Об этом говорят ископаемые материалы, о которых речь пойдет подробнее в следующей главе. Предварительно отметим, что архаичными членами надсемейства Varanoidea являются позднемеловые семейства Cherminotidae и Saniwididae (рис. 30). Есть еще одна группа ископаемых платинот. Это семейства Parasaniwididae и Necrosauridae (рис. 30), которые представляют собой ящериц, обладающих остеодермами, как Helodermatoidea, и височными дугами, как Varanoidea.

В составе Diploglossa нами рассмотрены надсемейства Xenosauroidea и Anguioidea (рис. 30). Основу первого составляют Xenosauridae s.str. и выделяемые в последнее время из их состава Shinisauridae (Bever et al., 2005; Conrad, 2006, 2008). Оба семейства известны в современности и древности. Для них характерна непарная лобная кость, крупные надглазничные кости, диплоглоссопалатинарность, развитие остеодермальной скульптуры покровных костей черепа (рис. 31, *к–м*), наличие изолированных остеодерм головы и безостеодермность туловищной области. Фактически по ключевым признакам строения черепа Shinisauridae и Xenosauridae str. сходны, но отличаются друг от друга строением зубов. Первые всегда обладают коническими (иногда ланцетовидными по форме) зубами, а вторые чаще несут конические или отчетливо двухвершинные челюстные зубы. Значение одонтологических отличий проявляется только с привлечением ископаемых находок, которые относятся как к представителям этих семейств непосредственно, так и к промежуточным формам и группам.

В отличие от Xenosauroidea, для всех представителей Anguioidea (Anguidae и Glyptosauridae) характерен сплошной остеодермальный панцирь. Оба названных в составе надсемейства семейства подразделены на подсемейства с выраженными отличиями. Для Anguidae выделяют три таких подсемейства, из которых типовое характеризуется округлой формой остеодерм, изолированностью заглазничных костей от края глазниц, а также

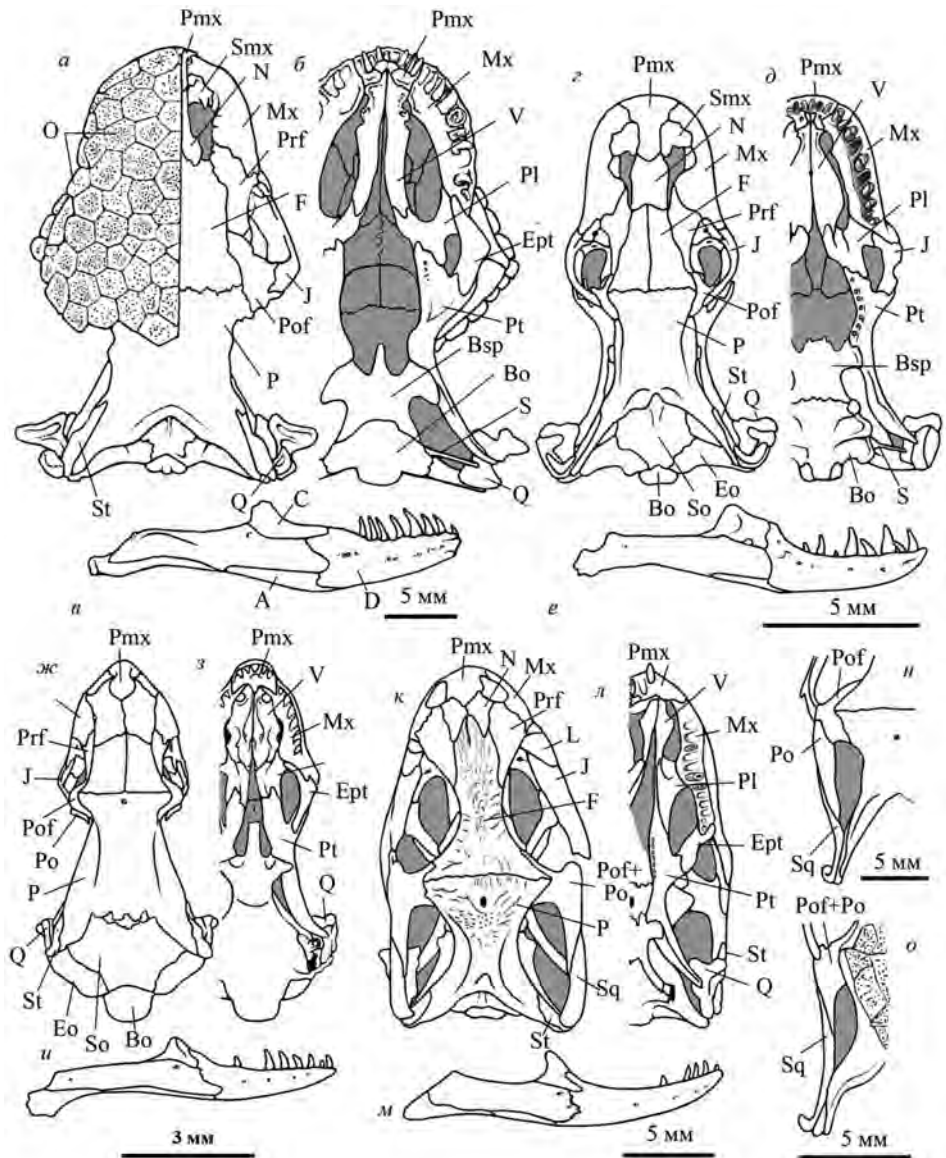


Рис. 31. Краниологическое разнообразие современных ящериц инфраотряда Anguimorpha: а-в – череп дорсально (а), вентрально (б) и правая ветвь нижней челюсти лабиально (в) ядозуба (*Heloderma suspectum*, *Helodermatidae*; по: Rieppel, 1980b, фиг. 23), г-е – череп дорсально (г), вентрально (д) и правая ветвь нижней челюсти лабиально (е) беззубого варана (*Lanthanotus borneensis*, *Lanthanotidae*; по: Rieppel, 1980b, фиг. 24), ж-и – череп дорсально (ж), вентрально (з) и правая ветвь нижней челюсти лабиально (и) калифорнийской безногой ящерицы (*Anniella pulchra*, *Anniellidae*; по: Rieppel, 1980b, фиг. 22), к-м – череп дорсально (к), вентрально (л) и правая ветвь нижней челюсти лабиально (м) крокодилового шинизавра (*Shinisaurus crocodilurus*, *Shinisauridae*; по: Rieppel, 1980, фиг. 20), н, о – типы строения височной дуги у *Anguinae* (н – *Gerrhonotus multicarinatus*; *Gerrhonotinae*; по: Rieppel, 1980b; фиг. 15; о – *Diploglossus lessonae*, *Diploglossinae*; по: Rieppel, 1980b; фиг. 18).

контактом заднелобных и скуловых костей. По строению височных дуг к нему близки *Gerrhonotinae* (рис. 31, *н*), у которых также выражены прямоугольные остеодермы. Такие же представлены и у *Diploglossinae*. Однако это подсемейство демонстрирует срастание заднелобных и заглазничных костей и связь последних с обрамлением глазниц (рис. 31, *о*).

S i n o m o r p h a. Платинотопалатинарные сцинкоморфы включены нами в микроотряд *Xantusiomorpha*, а диплоглоссопалатинарные – в *Leptoglossa* (рис. 32).

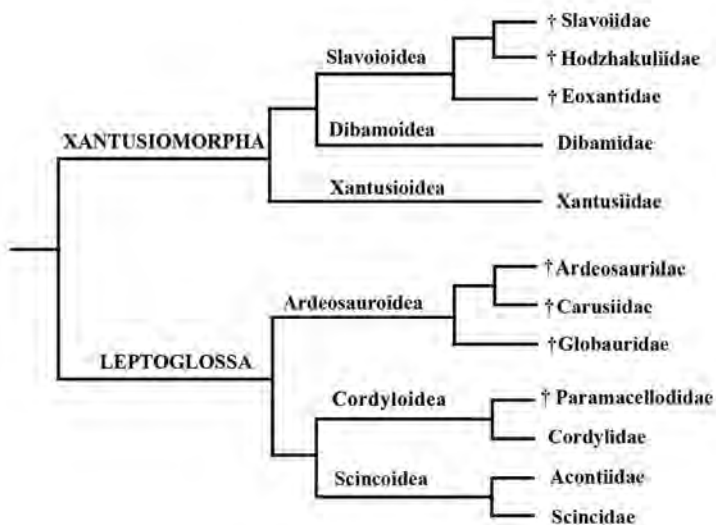


Рис. 32. Родственные связи и классификация семейств в инфраотряде Scincomorpha.

Платинотопалатинарность отмечена, кроме *Xantusiidae*, у современных *Dibamidae* и у ископаемых семейств *Eoxantidae*, *Hodzhakuliidae* и *Slavoioidae* (обсуждены в следующей главе). Наиболее архаичными в составе микроотряда являются *Xantusiidae*, обладающие анапсидным черепом, а иногда палеопалатинарностью (рис. 33, *а–в*). *Dibamidae* – наиболее специализированная и, видимо, рано уклонившаяся в составе ксантузиоморф группа, у которой нет элементов височных дуг и которая несет роющий комплекс признаков (рис. 33, *г–д*).

В составе *Leptoglossa* наиболее разнообразно и многочисленно надсемейство *Scincoidea* и его семейство *Scincidae*. В отличие от последних, распространение представителей семейства *Acontiidae* ограничено Южной Африкой и Мадагаскаром. Они также обладают роющим комплексом признаков (рис. 33, *ж–и*).

Для всех сцинкоидных ящериц характерен сплошной остеодермальный панцирь из перекрывающихся сложносоставных остеодерм, имеющих округлую форму. Морфологически *Scincidae* отличаются наличием височных дуг и так называемого вторичного неба, при котором медиальная и латеральная части небных костей приобретают разное по высоте положение, а латеральные части правых и левых сторон сближаются или смыкаются друг с другом медиально.

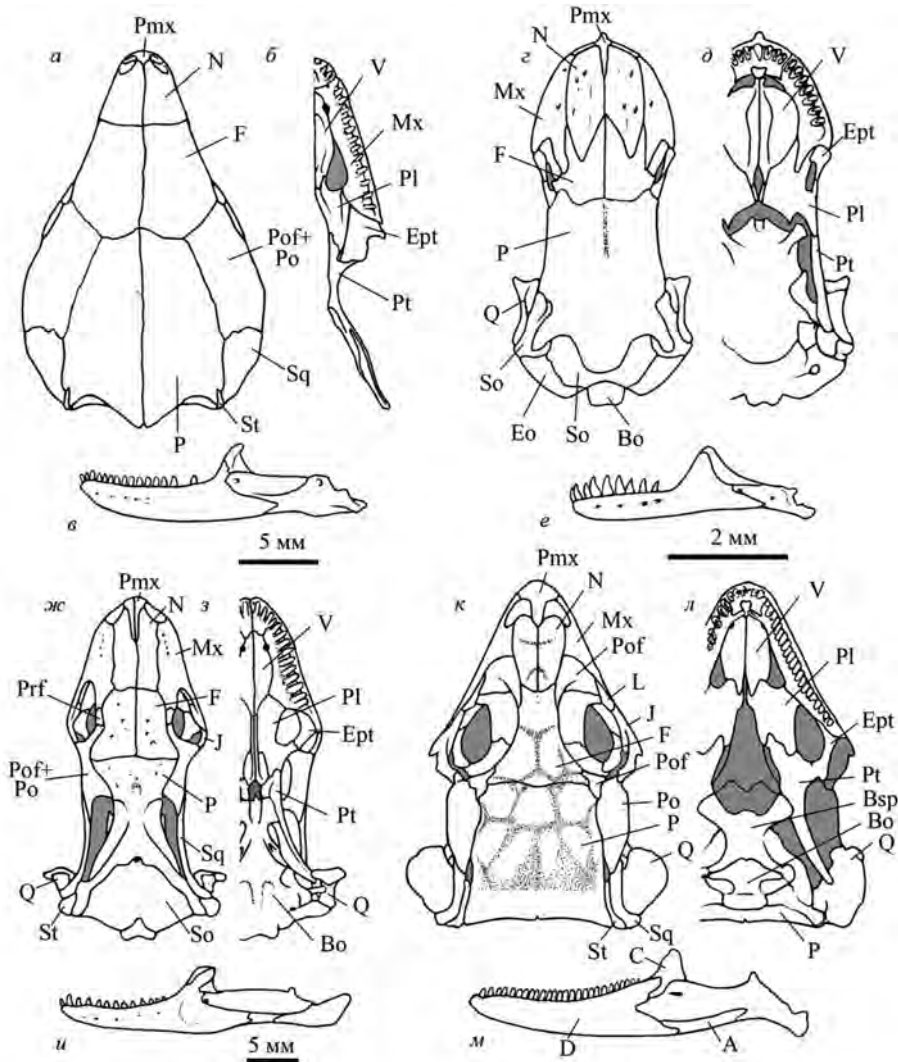


Рис. 33. Краниологическое разнообразие современных ящериц инфраотряда Scincomorpha: а-в – череп дорсально (а), вентрально (б) и левая ветвь нижней челюсти лабиально (в) желтопятнистой леподофимы (*Lepidophyma flavimaculatum*, Xantusiidae; по: Rieppel, 1984a, фиг. 14, А, В), г-е – череп дорсально (г), вентрально (д) и левая ветвь нижней челюсти лабиально (е) новогвинейского дибамы (*Dibamus novaeguineae*, Dibamidae; по: Rieppel, 1984b, фиг. 1); ж-и – череп дорсально (ж), вентрально (з) и левая ветвь нижней челюсти лабиально (и) гигантского аконтиаса (*Acontias plumbeus*, Acontiidae; по: Rieppel, 1981, фиг. 1, а-с), к-м – череп дорсально (к), вентрально (л) и левая ветвь нижней челюсти лабиально (м) гигантского поясхвоста (*Smaug giganteus*, Cordylidae; по: McDowell, Bogert, 1954, фиг. 26, А, В, D).

Сестринское родство со сцинкоидами составляют Cordyloidea, которых мы рассматриваем в составе юрско-меловых Paramacellodidae и современных Cordylidae s.l. Для них характерны прямоугольные остеодермы туловища (у парамацеллодид они формируют сплошной панцирь). Отличия состоят главным образом в фенестрации височной части крыши черепа,

которая отсутствует у представителей современного семейства (рис. 33, *к-л*), и в разной степени развития остеодермального панциря (сформирован у современной группы частично).

Еще одно надсемейство лептоглосс – ископаемые Ardeosauroidea. Его семейства (Ardeosauridae, Globauridae и Carusiidae; подробно они представлены в главе III) объединяет отсутствие остеодерм.

Lacertognatha. В представленном инфраотряде микроотряд *Gekkota* является его платинотопалатинарной частью, а микроотряд *Lacertia* – диплоглоссопалатинарной подгруппой (рис. 34).

Центральная группа геккот – *Gekkonidae s.l.* Современные классификации последнего таксона, как отмечалось выше, разделяют его на несколько семейств, краниологическая диагностика которых ограничена. Для представителей группы характерно отсутствие височных окон и дуг (одна форма демонстрирует анапсидный тип фенестрации крыши черепа: рис. 35, *а*).

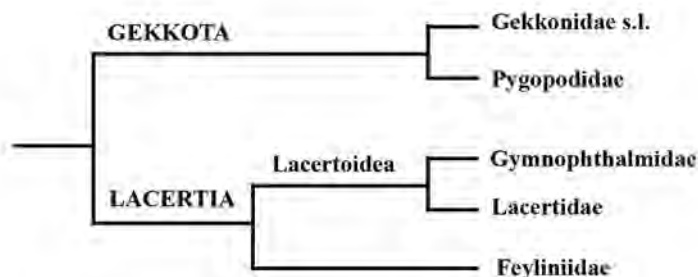


Рис. 34. Родственные связи и классификация семейств в инфраотряде *Lacertognatha*.

Диплоглоссопалатинарный тип в составе лацертогнат представляет микроотряд *Lacertia*. В его состав нами включены семейства *Lacertidae* и *Gymnophthalmidae*. Последние проявляют значительное сходство в строении черепа, отличаясь только рядом деталей (рис. 35, *б-к*). Например, для лацертид характерно развитие остеодермальной скульптуры костей черепа. К микроотряду мы также относим африканских *Feyliniidae*, нередко рассматриваемых среди сцинкоидных ящериц, чему противоречит строение их нижней челюсти (рис. 35, *з-к*). Последние по роющему комплексу признаков аналогичны *Acontiidae* и *Dibamidae* в составе *Scincomorpha*. В отличие от других лацертогнат, фейлинииды обладают сплошным панцирем туловищных остеодерм сцинкоидного типа (Rieppel, 1981).

Iguanota. Всем современным игуаниям свойственна непарная лобная кость, положение теменного отверстия на лобно-теменном шве, редукция заднелобной кости и ряд других признаков. Современных платинотоневных игуаний представляют *Teiomorpha* (макротейиды), а диплоглоссоневных – *Mosasauria* и *Iguanomorpha* (рис. 36). В отличие от близкородственных игуаноморф, для тейюморф (рис. 37, *а-в*), кроме деталей строения неба, характерен крупный лабиальный отросток венечных костей и субплевродонтый тип прикрепления зубов.

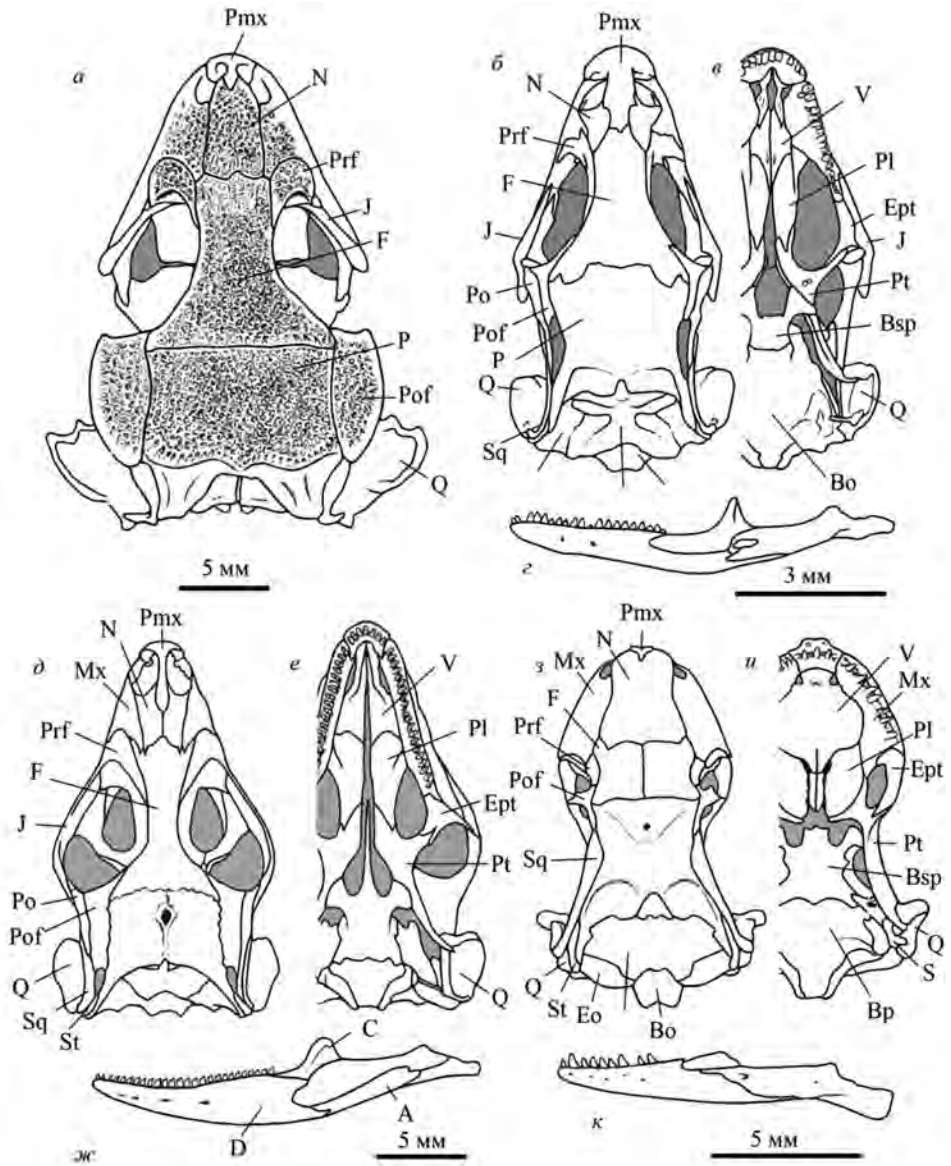


Рис. 35. Краниологическое разнообразие современных ящериц инфраотряда Lacertognatha: *a* – череп дорсально толстопалого геккона (*Pachydauctylus bibroni*, Gekkonidae; по: Rieppel, 1984a; фиг. 2, A); *b–z* – череп дорсально (*b*), вентрально (*c*) и левая ветвь нижняя челюсть лабиально (*z*) северного гимнофтальма (*Gymnophthalmus speciosus*, Gymnophthalmidae; по: MacLean, 1974; фиг. 2); *d–ж* – череп дорсально (*d*), вентрально (*e*) и левая ветвь нижней челюсти лабиально (*ж*) гребнепалой ящерицы (*Acanthodactylus* sp., Lacertidae; по: Evans, 2008; фиг. 1.66); *з–к* – череп дорсально (*з*), вентрально (*u*) и левая ветвь нижней челюсти лабиально (*к*) фейлинии Куррора (*Feylinia curtori*, Feyliniidae; по: Rieppel, 1981; фиг. 13, 14, a).

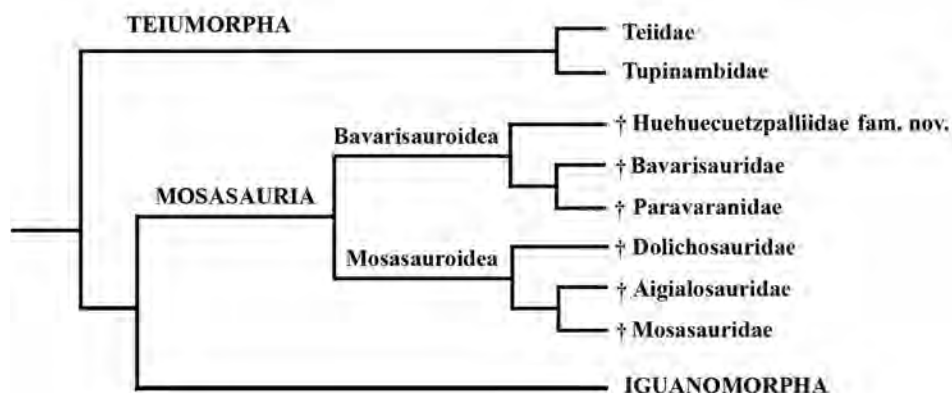


Рис. 36. Родственные связи и классификация семейств в микроотрядах Teiomorpha и Mosasauria (Iguanota).

Мозазавры внешне сходны с тейюморфами по строению костей крыши черепа (рис. 37, *a, z*) и отчасти нижней челюсти (рис. 37, *в, e*), но имеют другой, диплоглоссопалатинарный тип неба (по этому признаку они также отличны от платинот, с которыми их традиционно связывали; рис. 37, *б, д*). Для группы характерны острые и нередко загнутые назад зубы, иногда внешне сходные с зубами платинотных ангвиморф, а иногда тейюморф. Нами микроотряд рассмотрен в составе двух подсемейств: Mosasauroidea и Bavarisauroidea (рис. 36), о чем детальнее будет сказано в следующей главе.

Для игуаноморф (Iguanidae s.l.) характерна редуцированная заднелобная кость, непарная лобная кость, положение теменного отверстия на лобно-теменном шве и плевродонтия (рис. 37, *ж-м*). В отличие от других игуаний, для «игуан» характерна тубулярность зубной кости и ее окципитальное удлинение ниже переднего супраангулярного отверстия.

Как отмечено выше, традиционные игуаниды ныне разделены на серию семейств, валидность которых, с точки зрения краниологии, сомнительна. Однако ряд новых таксонов может быть диагностирован по вариантам строения отростков заднего края зубных костей. Более того, семейства могут быть объединены в три группы (надсемейства), морфологически дублирующие друг друга. Отличить их можно по строению височных дуг (рис. 38), среди которых исключением являются ископаемые Temujiniidae (у них заднелобная кость несет короткий медиальный отросток заглазничных костей; рис. 38, *a*), а также по состоянию тубулярности зубной кости (неполной: медиальный шов или даже широкая щель сохраняются; полной: зубные кости срастаются без сохранения следов шва) и по строению лабиального отростка венечных костей (в некоторых случаях он выражен, удлинен и ориентирован rostro-ventрально).

Учет всех особенностей показывает, что формирование типов супраангулярного отростка зубной кости (укороченное, нормальное и удлиненное) у игуаноморф проходило неоднократно, а все разнообразие строения их нижней челюсти может быть выстроено в три сегогенетические линии (рис. 39). Нами эти линии представлены надсемействами Phrynosomatidae,

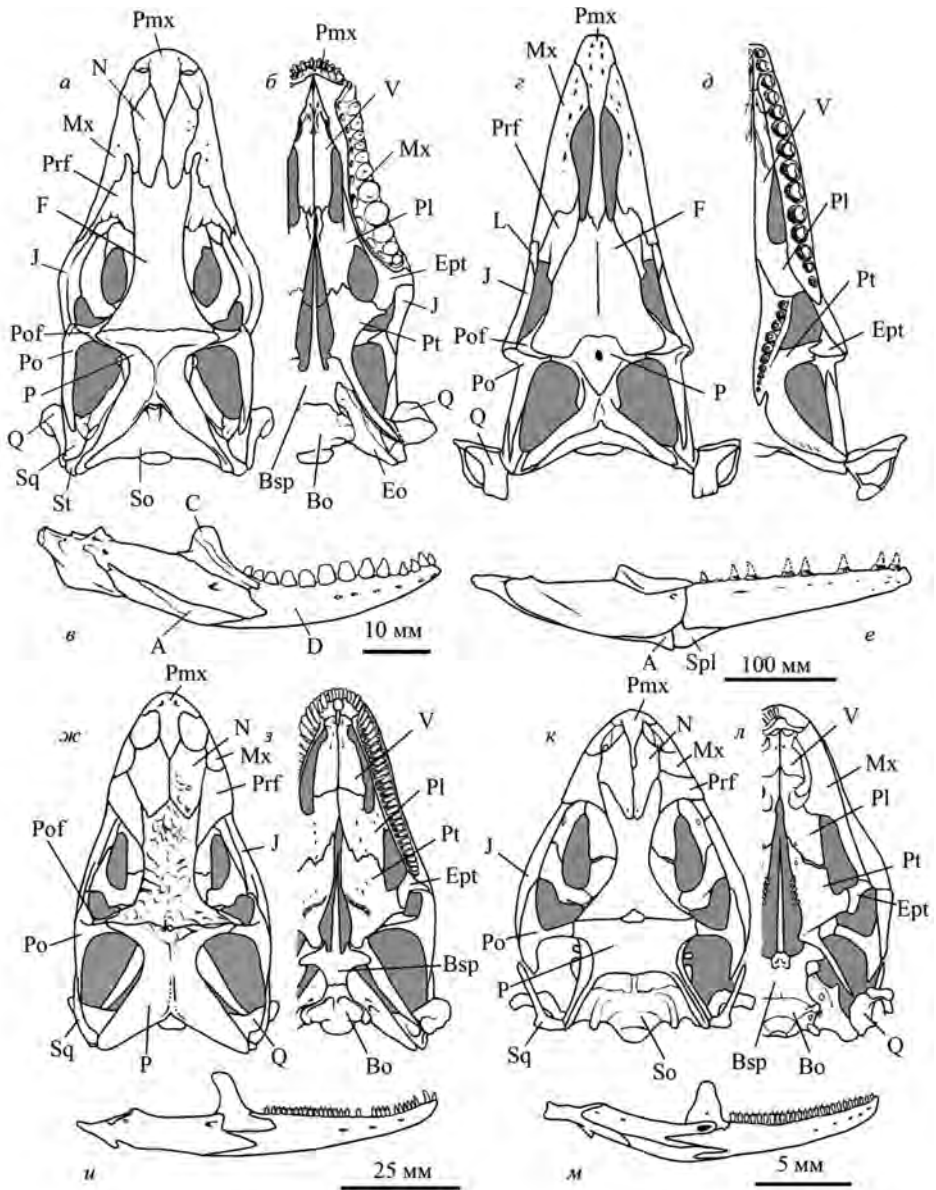


Рис. 37. Краниологическое разнообразие ящериц инфраотряда Iguanota: а-в – череп дорсально (а), вентрально (б) и правая ветвь нижней челюсти лабиально (в) тегу (Turpinambis teguixin, Turpinambidae; по: Barberena et al., 1970, эст. 1, 3, 8); г-е – череп дорсально (г), вентрально (д) и правая ветвь нижней челюсти лабиально (е) платикарпа (Platycarpus tymancticus Cope, 1869, Mosasauridae; по: текст-фиг. 38, часть, 83, 84); поздний мел Северной Америки; ж-и – череп дорсально (ж), вентрально (з) и правая ветвь нижней челюсти лабиально (и) черной игуаны (Stenosaura rectinata, Iguanidae; по: Oelrich, 1956, фиг. 3, 4, 29); κ-м – череп дорсально (κ), вентрально (л) и правая ветвь нижней челюсти лабиально (м) мадагаскарской игуаны (Chalaradon madagascariensis, Opluridae; по: Blanc, 1965, фиг. 1, 2, 8).

Corytophanoidea и *Iguanoidea* (рис. 40). Последние продвинуты по полной тубулярности. Для *Iguanoidea* характерен крупный лабиальный отросток венечной кости.

Chamaeleomorpha. В отличие от агамогат, хамелеоморфы характеризуются скульптурой костей крыши черепа, отсутствием короноидного отростка зубных костей и разной степенью развития лабиального отростка венечных костей. Платинотопалатинарным в составе *Chamaeleomorpha* является ископаемый микроотряд *Macrocephalosauria* (рис. 41), о котором уже говорилось выше. Кроме типа неба, эта группа отличается специфическим строением костей височных дуг: в частности, крупными заднелобными костями. Часть макроцефалозавров (*Mongolochamoroidea*) напоминает современных макротейид зубной системой: в том числе, субплевродонтным типом прикрепления, а часть (*Gilmoretioidea*) – растительоядных игуан, судя по крупным общим размерам и многовершинным челюстным зубам (рис. 21, 22).

Диплоглоссопалатинарными в составе инфраотряда являются микроотряды *Rhoptoglossa* (*Chamaeleonidae*) и *Priscagamia* (рис. 41). Первая группа, распространенная главным образом на территории Африки и Мадагаскара, характеризуется необычной для ящериц морфологией черепа. Для хамелеонид, кроме утраты амфикинетизма, отмечено развитие шлема в виде высоко поднятых и/или удлинненных окципитально надзатылочной, теменной и чешуйчатой костей. Необычный признак некоторых хамелеонид – связь предлобной и заднелобной костей (рис. 42, а, б). Как правило, эта особенность у современных и ископаемых игуаний не установлена. Хамелеонидам свойственно также отсутствие короноидного отростка зубной кости и лабиального отростка венечных костей (рис. 42, в).

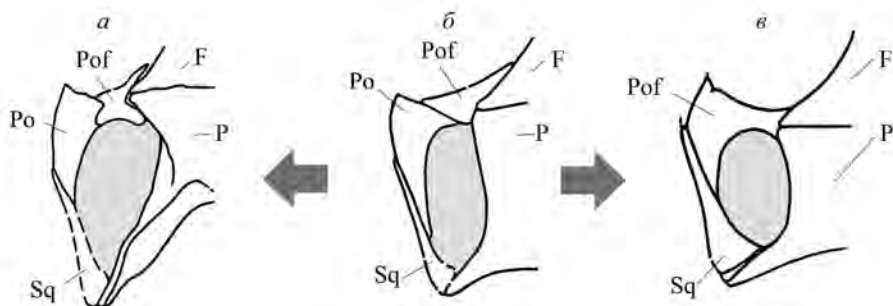


Рис. 38. Направления преобразований передней части височных дуг у *Iguanomorpha* на примере представителей группы из позднего мела Монголии: а – *Temujinia ellisoni* Gao et Norell, 2000 (*Temujiniidae*), б – *Igua minuta* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 (*Phrynosomatidae*), в – *Polrussia mongoliensis* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 (*Polrussiidae*).

Наличие лабиального отростка венечных костей отличает *Priscagamia*. Большая часть этой диплоглоссопалатинарной группы представлена серией вымерших семейств, сходных по строению зубов с агамидами. Наиболее архаичной и одновременно современной группой прискагам являются южноамериканские *Noplosocidae*, которых обычно классифицируют в составе игуаноморф (рис. 42, з–е). Их зубы обладают сменностью и имеют типичное

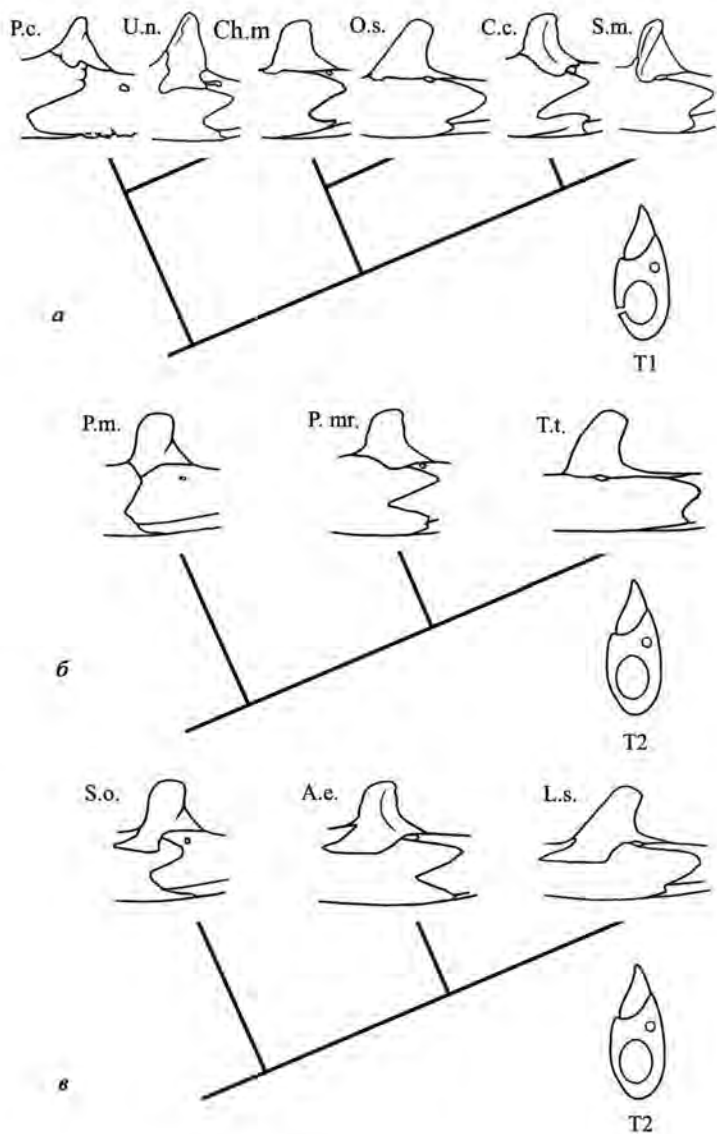


Рис. 39. Преемственность типов (от укороченного к нормальному и удлинённому) зубной кости в линиях современных Iguanomorpha у групп с неполной (а) и полной (б, в) тубулярностью. Обозначения видов: А.е. – анолис-рыцарь (*Anolis equestris*, Anolidae); С.с. – ошейниковая игуана (*Crotaphytus collaris*, Crotaphytidae); Ch.m. – мадагаскарская игуана (*Chalarodon madagascarensis*, Opluridae); L.s. – масковая игуана (*Leiocerpalus* sp., Leiocerpalidae); O.s. – оплур (*Oplurus* sp., Opluridae); P.c. – жабовидная (рогатая) ящерица (*Phrynosoma cornutum*, Phrynosomatidae); P.m. – †*Polrussia mongoliensis* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 (Polrussiidae); поздний мел Монголии; P.mr. – мраморный полихрус (*Polychrus marmoratus*, Polychrotidae); S.m. – пустынная колючая игуана (*Sceloporus magister*, группа *Sceloporus*); S.s. – чаквелла (*Sauromalus obesus*, Iguanidae s.str.); T.t. – торкват (*Tropidurus torquatus*, Tropiduridae); U.n. – колорадская песчаная игуана (*Uma notata*, песчаные ящерицы); T1, T2 – схематичные изображения поперечного среза через зубную кость, показывающие неполную (T1) и полную (T2) тубулярность.

для игуаноморф трехвершинное строение на концах высоких зубов. Однако в отличие от последних, супрангулярный отросток зубных костей у представителей этой группы расположен выше переднего супраангулярного отверстия. Другие признаки зубных костей (в частности, крупная пластинчатая кость) совпадают с признаками ящериц ископаемых семейств таксона Priscagamia, близкородственного по диплоглоссопалатинности хамелеонидам (рис. 41).

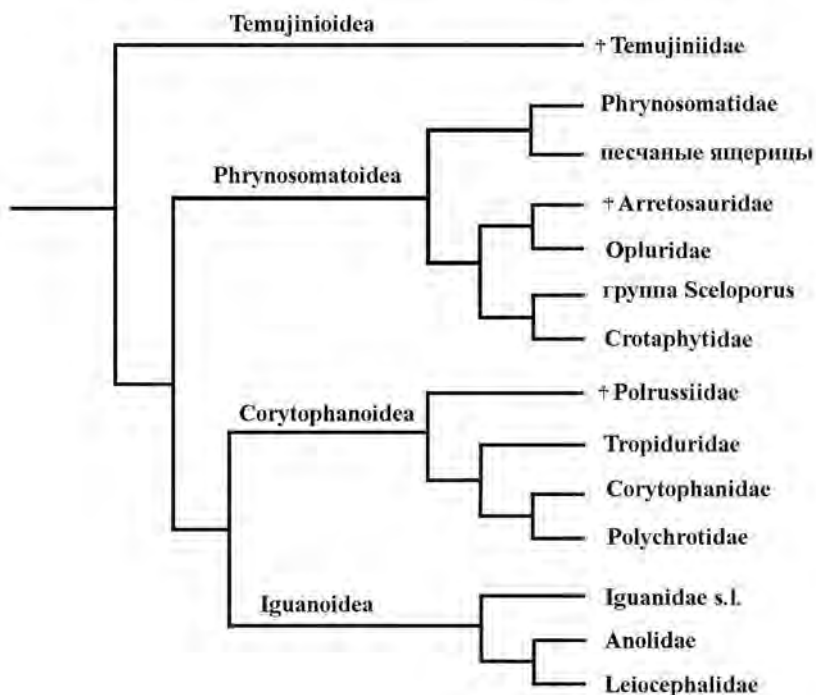


Рис. 40. Родственные связи и классификация семейств в микроотряде Iguanomorpha.

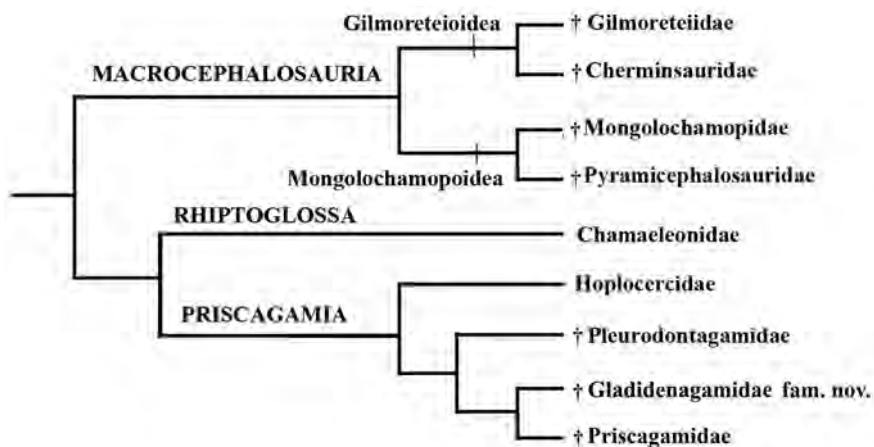


Рис. 41. Родственные связи и классификация семейств в инфраотряде Chamaeleomorpha.

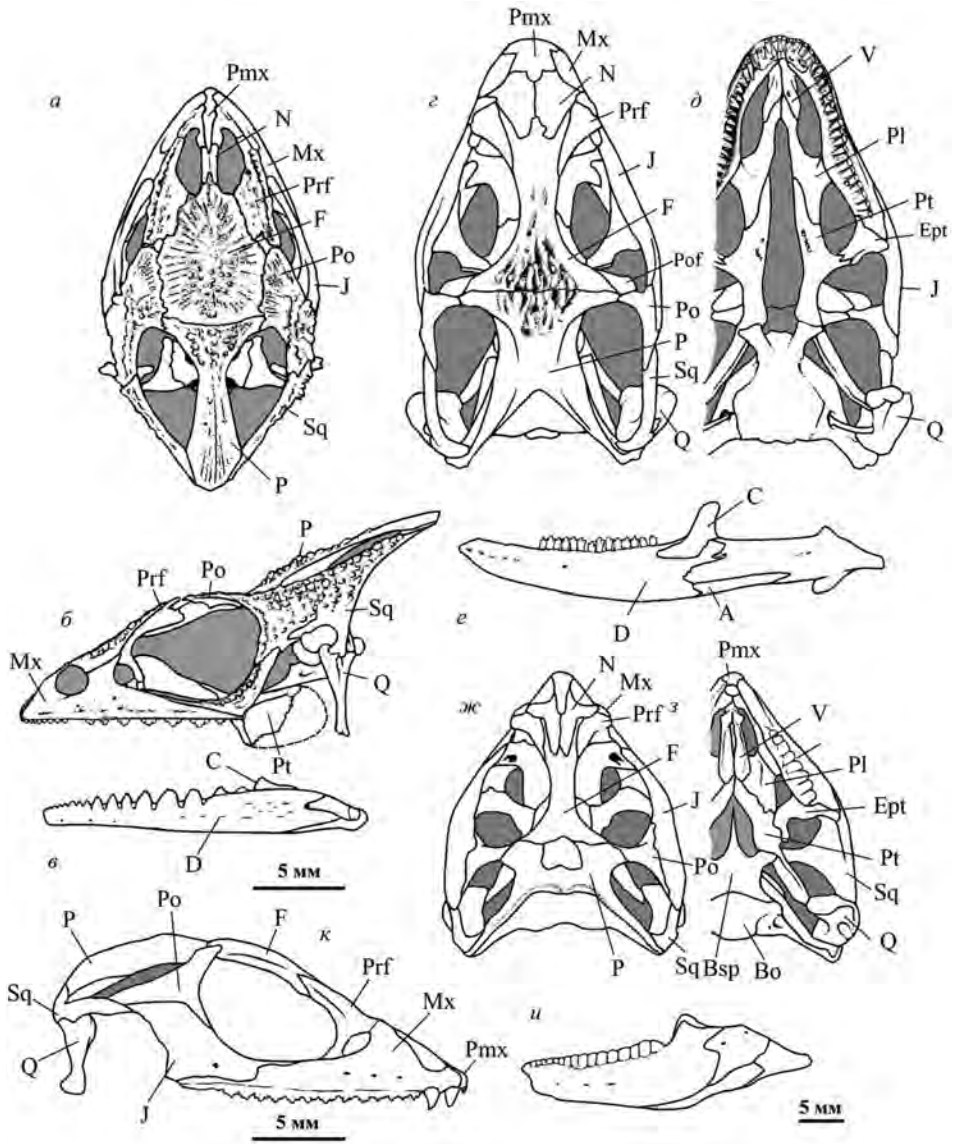


Рис. 42. Краниологическое разнообразие современных ящериц инфраотрядов Chamaeleomorpha (а–е) и Agamognatha (ж–и): а–б – череп дорсально (а), вентрально (б) и левая ветвь нижней челюсти лабиально (в) коротконожного хамеолеона (*Chamaeleo brevicornis*, Chamaeleonidae; по: Rieppel, Stumly, 1997; фиг. 6), з–е – череп дорсально (з), вентрально (д) и левая ветвь нижней челюсти лабиально (е) кольчатого моруназабра (*Morunasaurus annularis*, Hoplocercidae; по: Estes et al., 1988; фиг. 16, часть), ж–и – череп дорсально (ж), вентрально (з) и левая ветвь нижней челюсти лабиально (и) шипохвоста (*Uromastix* sp., Uromastycidae; по: Evans, 2008; фиг. 1.31, А, В, Е), к – череп япарулы (*Japalura polygonata*, Agamidae; по: Evans, 2008; фиг. 1.32, С) сбоку.

A g a m o g n a t h a. Для группы специфично строение зубных костей, на которых выражен обычно хорошо заметный короноидный отросток, что дополняется отсутствием лабиального отростка венечных костей и скульптуры на покровных костях крыши черепа (рис. 42, ж, к).

Платинотопалатинарную ветвь инфраотряда представляет позднемеловой микроотряд *Polyglyphanodontia* (рис. 43), семейства которого будут подробнее обсуждены в следующей главе.

В микроотряд *Pachyglossa* включены только диплоглоссопалатинарные по типу фенестрации небного комплекса группы. Представители последних, кроме того, всегда обладают уплощенными лабиолингвально зубами. В таксон входят современные семейства *Uromastycidae* (рис. 42, ж–и) и *Agamidae* (рис. 42, к). Они продвинуты по гетеродонтии, причем у *Uromastycidae* она неполная из-за отсутствия верхнечелюстных «клыков» (рис. 42, ж–и). Как и у многих пахиглосс, у шипохвостов выражен V- или Y-образный медиальный контур основания зубов (у агамид он U-образный). В составе группы обнаружены негетеродонтные ископаемые семейства: позднемеловые *Isodontosauridae* (сохраняют узкое основание и сменность зубов) и палеогеновые *Changjiangosauridae* (отличаются субплевродонтным типом прикрепления, отсутствием гетеродонтии и регулярной гемиплевродонтии, которая характерна для современных семейств).

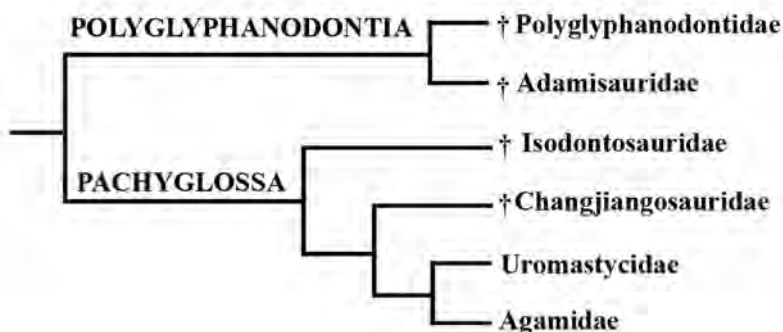


Рис. 43. Родственные связи и классификация семейств в инфраотряде Agamognatha.

Классификация Lacertilia до уровня семейств

О Т Р Я Д L A C E R T I L I A O W E N, 1 8 4 2

ПОДОТРЯД SCINCOGEKKONOMORPHA SUKHANOV, 1961

И н ф р а о т р я д Anguimorpha Fürbringer, 1900

М и к р о о т р я д Platynota Dumeril et Bibron, 1836

Надсемейство Annielloidea Gray, 1825

Семейство Anniellidae Gray, 1825

Семейство Helodermatidae Gray, 1837

Семейство Lanthanotidae Mcdowell et Bogert, 1954

Надсемейство Necrosauroidae Hoffstetter, 1943

† Семейство Parasaniwidae Estes, 1964

† Семейство Necrosauridae Hoffstetter, 1943

Надсемейство Varanoidea Hardwicke et Gray, 1824

† Семейство Saniwididae Alifanov, 2012

† Семейство Cherminotidae Alifanov, 2000

Семейство Varanidae Hardwicke et Gray, 1824

М и к р о о т р я д Diploglossa Cope, 1864

Надсемейство Xenosauroidae Cope, 1886

† Семейство Dorsetisauridae Hoffstetter, 1967

Семейство Xenosauridae Cope, 1886

Семейство Shinisauridae Ahl, 1930

Надсемейство Anguioidea Gray, 1825

Семейство Anguidae Gray, 1825

† Семейство Glyptosauridae Marsh, 1872

И н ф р а о т р я д Scincomorpha Camp, 1923

М и к р о о т р я д Xantusiomorpha Alifanov, 2000

Надсемейство Xantusioidea Baird, 1859

Семейство Xantusiidae Baird, 1859

Надсемейство Dibamoidea Boulenger, 1884

Семейство Dibamidae Boulenger, 1884

Надсемейство Slavoioidea Alifanov, 1993

† Семейство Eoxantidae Alifanov, 2000

† Семейство Slavoiidae Alifanov, 1993

† Семейство Hodzhakuliidae Alifanov, 1993

М и к р о о т р я д Leptoglossa Cope, 1900

Надсемейство Ardeosauroidae Camp, 1923

† Семейство Globauridae Alifanov, 2000

† Семейство Ardeosauridae Camp, 1923

† Семейство Carusiidae Borsuk-Bialynicka, 1987

Надсемейство Cordyloidea Gray, 1837

Семейство Cordylidae Gray, 1837

† Семейство Paramacellodidae Estes, 1983

Надсемейство Scincoidea Oppel, 1811

Семейство Scincidae Oppel, 1811

Семейство Acontiidae Gray, 1845

И н ф р а о т р я д Lacertognatha Alifanov, 2000

- М и к р о о т р я д *Gekkota* Cuvier, 1817
 Надсемейство *Gekkonioidea* Gray, 1825
 Семейство *Gekkonidae* Gray, 1825 (sensu lato)
 Надсемейство *Pygopodoidea* Gray, 1825
 Семейство *Pygopodidae* Gray, 1825 (sensu lato)
- М и к р о о т р я д *Lacertia* Alifanov, 1993
 Надсемейство *Gymnophthalmoidea* Merrem, 1820
 Семейство *Lacertidae* Bonaparte, 1831
 Семейство *Gymnophthalmidae* Merrem, 1820
 Надсемейство *Feylinioidea* Camp, 1923
 Семейство *Feyliniidae* Camp, 1923
- ПОДОТРЯД IGUANIA LATREILLE, 1825**
И н ф р а о т р я д *Iguanota* Alifanov, 2000
М и к р о о т р я д *Teiomorpha* Alifanov, 2000
 Семейство *Teiidae* Gray, 1827
 Семейство *Tupinambidae* Daudin, 1802
- М и к р о о т р я д *Mosasauria* Marsh, 1880
 Надсемейство *Mosasauroidea* Gervais, 1853
 †Семейство *Dolichosauridae* Gervais, 1859
 †Семейство *Mososauridae* Gervais, 1853
 †Семейство *Aigialosauridae* Kramberger, 1892
- Надсемейство *Bavarisauroida* Kuhn, 1961**
 †Семейство *Bavarisauridae* Kuhn, 1961
 †Семейство *Paravaranidae* Borsuk-Bialynicka, 1984
 †Семейство *Huehuesuetzpallidae* Alifanov fam. nov.
- М и к р о о т р я д *Iguanomorpha* Fürbringer, 1900
 Надсемейство *Temujinioidea* Alifanov, 2012
 †Семейство *Temujiniidae* Alifanov, 2012
 Надсемейство *Phrynosomatoidea* Fitzinger, 1983
 Семейство *Phrynosomatidae* Fitzinger, 1843
 †Семейство *Arretosauridae* Gilmore, 1943
 Семейство *Crotaphytidae* Smith et Brodie, 1982
 Семейство *Opluridae* Moody, 1983
 Надсемейство *Corytophanoidea* Fitzinger, 1843
 †Семейство *Polrussiidae* Alifanov, 2017
 Семейство *Corytophanidae* Fitzinger, 1843
 Семейство *Polychrotidae* Fitzinger, 1843
 Семейство *Tropiduridae* Bell, 1843
 Надсемейство *Iguanoidea* Oppel, 1811
 Семейство *Iguanidae* Oppel, 1811
 Семейство *Anolidae* Cope, 1864
 Семейство *Leioscephalidae* Frost et Etheridge, 1989
- И н ф р а о т р я д *Chamaeleomorpha* Fürbringer, 1900**
М и к р о о т р я д *Macrocephalosauria* Alifanov, 2000
 Надсемейство *Mongolochamopoidea* Alifanov, 1993
 †Семейство *Mongolochamopidae* Alifanov, 1993
 †Семейство *Pyramicephalosauridae* Alifanov, 1993

Надсемейство Gilmoreteioidea Langer, 1998

† Семейство Gilmoreteiidae Langer, 1998

† Семейство Cherminosauridae Alifanov, 2000

М и к р о о т р я д Priscagama Alifanov, 2012

Семейство Hoplocercidae Frost et Etheridge, 1989

† Семейство Pleurodontagamidae Alifanov, 1996

† Семейство Gladidengamidae Alifanov, fam. nov.

† Семейство Priscagamidae Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984

М и к р о о т р я д Rhiptoglossa Weigmann, 1834

Семейство Chamaeleonidae Rafinesque, 1815

И н ф р а о т р я д Agamognatha Alifanov, 2000

М и к р о о т р я д Polyglyphanodontia Alifanov, 2000

† Семейство Adamisauridae Sulimski, 1978

† Семейство Polyglyphanodontidae Gilmore, 1942

М и к р о о т р я д Pachyglossa Cope, 1900

† Семейство Isodontosauridae Alifanov, 1993

† Семейство Changjiangosauridae Hou, 1976

Семейство Uromastycidae Theobald, 1868

Семейство Agamidae Spix, 1825

Развитие систематики ящериц привело к формированию трех основных течений: морфофилетического, фенокладистического и геносистематического. Каждое из них использует разную теоретическую основу и/или исходные данные. Более современные течения все же основаны на гипотезах, которые сформированы первоначально морфофилетически. Все они слабо учитывают ископаемые данные и воспринимают их только как дополнение к современному разнообразию, т. е. они по своей сути являются неонтологическими.

Для первого течения, построенного на основе традиционной филогенетики, характерна реконструкция филогенетического древа группы в виде двух стволов, один из которых – игуании. Родственные связи амфисбен и змей с ящерицами остаются открытыми. Вторая, фенокладистическая, картина моделирует эволюцию в виде последовательно ветвящихся четырех-шести стволов. При этом ящерицы охарактеризованы немонафилитическим таксоном, а игуании – их базальным членом. Развитие фенокладистических реконструкций привело к допущению близкого характера родства амфисбен и змей, а также их связи с продвинутыми группами ящериц, которыми выступают Scincomorpha или Anguimorpha. В геносистематике, еще одной системе данных, рисующей филогению скват, базальными таксонами представлены Dibamidae и Gekkota. Терминальными и сестринскими таксонами ящериц определены инфраотряды Anguimorpha и Iguania. Именно с этой ветвью сближают змей, тогда как амфисбены представлены близкими родственниками Lacertidae и Teiidae s.l. Морфологические данные последнюю гипотезу, как многие другие, не подтверждают.

В итоге состояние систематики ящериц можно оценить как весьма запутанное. Более того, в литературе зафиксированы отрицание морфофилетических исследований фенокладизмом и конфликт результатов последнего и

геносистематики. В целом можно говорить о кризисе результатов филогенетических работ из-за невозможности выявить истинные параллелизмы, а также об утрате содержательной стороны интерпретации эволюции сквамат.

Тем не менее данные морфологии рецентных и ископаемых форм показывают устойчивость морфологических типов строения черепа и нижней челюсти ящериц. В итоге появляются весомые основания для продолжения морфодилетического направления построения классификации группы. Разработанный нами вариант классификации ящериц с учетом ископаемых данных основан на представлении о монофилии ящериц, которые могут быть разделены на два подотряда и шесть инфраотрядов (каждый из них распадается на два-три микроотряда). Такая таксономическая структура – результат нашего эмпирического опыта исследования морфологического разнообразия современных и ископаемых форм.

Глава III

Систематическая часть

В главе представлен обзор донеогеновых ящериц, которые обнаружены на территории Монголии, России и в странах Средней Азии. Ей предшествует часть, касающаяся истории открытий в Азии и за ее пределами. Еще один раздел обсуждает проблемы изучения семейств, к которым относятся все обнаруженные в Центральной Азии роды и виды. Они приведены с учетом данных по морфологии и морфофилетической классификации, охарактеризованных в предыдущих главах.

К истории изучения ископаемых ящериц Центральной Азии

Ключевые открытия за пределами Центральной Азии. История изучения ископаемых ящериц началась с открытия около 1766 г. фрагментов скелета гигантского *Mosasaurus hoffmanni* Mantell, 1829 (Mosasauridae) рабочими известнякового карьера недалеко от голландского города Маастрихта. Находка попала в частную коллекцию и оказалась забытой (ныне хранится в Музее Тейлера в г. Хаарлеме). Публичную известность с самого начала получил второй образец из того же местонахождения, обнаруженный в интервале от 1770 до 1774 гг. Он представляет собой череп около метра в длину, на удлинённых челюстях которого сидят крупные и острые зубы. Находка часто обсуждалась в печати и получила широкую известность. В 1795 г. она была реквизирована командованием французских войск во время военных действий, проходивших на территории Голландии, и доставлена в Национальный музей естественной истории в Париже, где хранится поныне.

Первых наземных ископаемых ящериц из отложений рубежа юры и мела южной Англии (Пурбек) представил известный английский палеонтолог Р. Оуэн (Owen, 1854). Один вид – *Saurillus obtusus* Owen, 1854 (Paramacellodidae, Scincomorpha) – сохраняет значение и в настоящее время. Позднее коллекцию из Пурбека исследовал французский специалист Р. Хофштеттер (Hoffstetter, 1967), который выделил целый ряд новых видов. В более близкое к современности время в Англии открыты самые древние находки ящериц. Они происходят из отложений бата (Evans, 1993, 1998).

Р. Оуэн оставил также описание первой ископаемой ящерицы в Южном полушарии. Это варанид мегалания (*Varanus priscus*; ранее *Megalania prisca*) из плейстоцена Австралии (Owen, 1864). В настоящее время группа обнаружена также в раннемиоценовых отложениях этого континента (Molnar, 2004; Rage, Bailon, 2005). В целом данные по ископаемым ящерицам Австралии немногочисленны. Внимания заслуживает находка лигосомного сцинка *Proegernia palankarinnensis* из позднего олигоцена (Martin et al., 2004).

В Южной Америке древнейшие ископаемые находки фрагментарны и, видимо, принадлежат нескольким видам сцинкоморф, отнесение которых

к той или иной группе затруднительно. Они происходят из апта – альба Бразилии (Evans, Yabumoto, 1998; Simões, 2012; Simões, Caldwell et al., 2014). Из позднего мела этой же страны известны остатки игуаний *Pristiguana brasiliensis* Estes et Price, 1973 (Hoplocercidae, Chameleomorpha) и *Gueragama sulamericana* Simões et al., 2015 (Isodontosauridae, Pachyglissa). Первый вид в первоописании представлен несомненной «игуаной», тогда как другой охарактеризован представителем так называемой стволовой группы «акродонтных» ящериц, существовавших, как предполагается, до их разделения на две ветви: «хамелеонов» и «агам».

В Африке самая древняя находка ящериц (*Paramacellodus* sp.) происходит из Танзании и имеет позднеюрский возраст (Broschinski, 1999). Позднемеловой вид – *Konkasaurus mahalana* (Cordylidae s.l.: Krause et al., 2003) – описан из маастрихта Мадагаскара. Немногочисленные кайнозойские находки неопределимых видов указаны из палеогена Марокко (Augé, Rage, 2006) и Намибии (Rage et al., 2013). В эоцен-олигоценовых отложениях Египта (Smith et al., 2008; Holmes et al., 2010) открыты остатки представителя рода *Varanus* (Varanidae) неопределенного вида. Это древнейшие ископаемые находки последнего таксона.

Первой ископаемой ящерицей на территории континентальной Европы стал *Ardeosaurus brevipes* Meyer, 1855 (Ardeosauridae) из отложений поздней юры Германии (Бавария). Из тех же отложений достаточно давно установлены другие формы (*Eichstaettisaurus schroederi* Kuhn, 1958; *Bavarisaurus macrodactylus* Hoffstetter, 1953), которые были неоднократно переизучены (Mateer, 1982; Simões et al., 2017; Evans, 1994b). Остатки ящериц разных таксонов представлены в поздней юре Португалии (Seiffert, 1973). Более поздние находки происходят из разных стран Европы: раннего мела Италии (Evans et al., 2004; Evans, Raia et al., 2006), Испании (Evans, Barbadillo, 1996, 1997, 1998; Bolet, Evans, 2010, 2012) и Дании (Rees, 2000), позднего мела Венгрии (Makadi, 2006, 2013; Makadi, Nydam, 2015) и Румынии (Venczel, Codrea, 2016; Codrea et al., 2017). Палеогеновые ящерицы обнаружены на территории Бельгии (Folie et al., 2005), Испании (Hoffstetter, 1953, 1965; Bolet, Evans, 2013) и Германии (Kuhn, 1940, 1944). М. Оже представил серию работ по материалам из Центральной Европы, главным образом, Франции (Керси), в том числе монографию (Augé, 2005). Из прибалтийского янтаря установлено несколько палеогеновых форм (Bauer et al., 2005; Böhme, Weitschat, 1998, 2002). Древнейший янтарь с остатками ящериц происходит из ближневосточного Ливана. Он имеет неокон-аптский возраст (Arnold et al., 2002).

Первоначально изучение ископаемых ящериц в Северной Америке связано с находками вымерших морских ящериц, в том числе целых скелетов, обнаруженных в 1860–1870-х гг. На Западе США. В 1870 г. Дж. Лейди (Leidy, 1870) описал наземную ископаемую форму из среднего эоцена Вайоминга – *Saniwa ensidens* (Varanidae). К ископаемым ящерицам проявляли интерес такие известные палеонтологи, как Э. Коп и Ч. Марш. В 1928 г. вышла в свет первая монография по неморским меловым и палеогеновым ящерицам Северной Америки. Ее автор – Ч. Гилмор (Gilmore, 1928) – потом не раз возвращался к данной теме. В 60-х гг. прошлого

столетия цикл работ представил Р. Эстес. Этот же автор опубликовал пока единственный мировой обзор по ископаемым находкам (Estes, 1983a). Позднее заметной вехой стала монография с результатами изучения материалов из позднего мела западной Канады (Gao, Fox, 1996). Североамериканские находки известны из четырех нижнемеловых формаций и примерно 30 верхнемеловых (Nydam, 2013). Огромное число публикаций посвящено палеогеновым и неогеновым ящерицам. Обзор кайнозойских видов из Северной Америки приведен Р. Эстесом (Estes, 1983a) и сохраняет свое значение в настоящее время. Древнейшие несомненные ящерицы в Северной Америке отмечены в поздней юре Юты (Paramacellodidae [gen. indet.]: Evans, Chure, 1998). Из отложений раннего мела Мексики установлены две формы (Reynoso, 1998; Reynoso, Callison, 2000), одна из которых (*Terexisaurus terexii* Reynoso et Callison, 2000), скорее всего, относится к *Xantusiidae*. Вторая форма – *Huehuesuetzpalli mixtecus* Reynoso, 1998 – охарактеризована в первоописании базальной ящерицей. С нашей точки зрения, она принадлежит отдельному семейству микроотряда *Mosasauria*, о чем подробнее говорится ниже при обсуждении семейства *Bavarisauridae*.

Вехи в истории изучения ископаемых ящериц Центральной Азии. У истоков изучения ископаемых ящериц Центральной Азии оказался упоминавшийся выше американский палеонтолог Ч. Гилмор. Именно он представил коллекцию первых находок из позднего мела Монголии и палеогена Китая (Gilmore, 1943), собранных в интервале с 1922 по 1928 гг. Центрально-Азиатской экспедицией Американского музея естественной истории (Нью-Йорк). Однако первый ископаемый вид ящериц Азии – *Yabeinosaurus tenuis* Endo et Shikama, 1942 – найден на территории северо-восточного Китая в отложениях раннего мела (Endo, Shikama, 1942). В последние десятилетия из нижнемеловых отложений извлечено довольно много новых образцов, в том числе относящихся к названному выше виду (Evans, Wang, 2012). Наиболее многочисленной формой отсюда оказался *Dalinghosaurus longidigitus* Ji, 1998 (Evans, Wang, 2005).

Все раннемеловые ящерицы из Китая принадлежат сцинкоморфам одного семейства – *Ardeosauridae*. Палеогеновые формы Китая, охарактеризованные Ч. Гилмором, позднее были дополнены новыми данными (Hou, 1974, 1976; Li, 1991a, b). Часть открытых ранее раннекайнозойских видов недавно была переизучена (Dong et al., 2016). В Китае обнаружены также позднемеловые (Young, 1959, 1961, 1973; Gao, Hou, 1995a, b, 1996; Lü et al., 2008; Mo et al., 2010) и редкие позднеюрские (Li, 1985; Richter et al., 2010) ящерицы, среди которых выявлены представители тех же семейств, что и в других странах Азии.

Сборы и изучение ископаемых ящериц с территории Средней Азии активно вел палеонтолог Л.А. Несов. Ему принадлежит авторство описания самой древней находки в Азии – *Changetisaurus estesi* Nessov, 1992 (*Paramacellodidae*; в первоописании вид был представлен под другим семейственным определением) из средней юры Киргизии (Фёдоров, Несов, 1992). Единственный для региона полный скелет ящерицы (*Sharovisaurus*

karatauensis Hecht et Hecht, 1984) происходит из поздней юры Казахстана (Хехт, Хехт, 1984). Он принадлежит к тому же семейству, что и предыдущий вид. Фрагментарные находки отмечены из раннего мела Кыргызстана (Аверьянов, 2001) и России (Averianov, Skuchas, 1999; Аверьянов, Файнгерц, 2001), а также выявлены в раннем и позднем мелу Узбекистана (Несов, 1981, 1985, 1997; Gao, Nesson, 1998). Известны они также в позднем мелу Казахстана (Kordikova et al., 2001). Палеогеновые формы описаны из Кыргызстана (Averianov, Danilov, 1996, 1997) и Казахстана (Averianov, 2000). Как и другие, они фрагментарны и принадлежат типичным для палеогена Центральной Азии группам.

За пределами Центральной Азии немногочисленные остатки ископаемых ящериц зафиксированы в раннем мелу Японии (Evans, Manabe, 1999, 2008; Ikeda et al., 2015). Есть сообщения о находках эмбрионов в яйцах с минерализованной скорлуповой оболочкой (см. главу IV) из раннего мела Таиланда (Fernandez et al., 2015). Находка ящериц также известна из позднего мела Южной Кореи (Park et al., 2015).

Если не считать ряд ошибочных указаний из Индии об открытии ископаемых ящериц из триаса и раннего мела, то несомненные находки на этой территории датируются ранним эоценом (Prasad, Bajpai, 2008; Rana et al., 2013). Среди них установлено семейство Priscagamidae (Heterodontagama borsukaе Rana et al., 2013), лучше известное из позднего мела Центральной Азии. В альб-сеноманском янтаре Бирмы (Arnold, Poinar, 2008; Daza et al., 2016) представлены находки, принадлежащие нескольким таксонам, в том числе описанному ранее геккону *Cretaceogekko burmae* Arnold et Poinar, 2008.

Интенсивные поиски ископаемых ящериц в Монголии связаны с работой Польско-Монгольской (1963–1965, 1970–1971 гг.) и Совместной советско-монгольской (с 1969 г., с 1992 г. российско-монгольской) палеонтологических экспедиций. Первая выявила богатое разнообразие позднемеловых представителей в южной Монголии, а вторая, кроме сборов из верхнего мела, увенчалась успешными сборами в отношении раннемеловых и палеогеновых форм в разных районах страны. Результаты изучения представлены в большом числе публикаций (все они цитируются в следующих разделах этой главы), в том числе крупных (Sulimski, 1975; Borsuk-Bialynicka, 1984; Alifanov, 2000; Алифанов, 2000, 2012б). Сборы позднемеловых ящериц также проводила монголо-американская палеонтологическая экспедиция (с 1991 г.). Материалы из открытого ею на юге страны богатого местонахождения Ухаа-Толгод легли в основу серии статей и монографии (Gao, Norell, 2000). В итоге в Монголии обнаружено несколько десятков вымерших и доживших до современности семейств. Некоторые палеогеновые данные представила Совместная австро-монгольская палеонтологическая экспедиция (Böhme, 2007), которая работала в центральной Монголии на территории Долины Озер.

Проблемы изучения семейств, встреченных в ископаемом состоянии на территории Центральной Азии

Долгое время палеонтология не оказывала существенного влияния на обсуждение и решение проблем классификации ящериц, что связано с медленным накоплением ископаемых данных. Сыграли свою роль редкость и фрагментарность многих находок, особенно мезозойских. Исключения составляют мозазавриды, которые стали известны по полным скелетам крупных форм еще на заре становления палеонтологии позвоночных; они значительно отличаются от типичных ящериц. Изучение других ископаемых групп, как правило, проводилось на основе сопоставления их с современными формами. Аберрантные, с точки зрения этого подхода, юрские, меловые и палеогеновые виды нередко классифицировали в рамках новых семейств (например, *Ardeosauridae*, *Arretosauridae*, *Dolichosauridae*, *Glyptosauridae*, *Necrosauridae*, *Parasaniwidae*, *Polyglyphanodontidae*, и др.). Число таких таксонов оказалось значительным и еще более возросло с изучением поздне меловых материалов из Монголии.

Начало новому этапу развития палеонтологии ящериц положила упомянутая глобальная сводка данных по ящерицам Р. Эстеса (Estes, 1983a). Эта публикация как никакая другая стимулировала интерес к палеонтологии группы в целом и показала недостаточность представлений, основанных преимущественно на неонтологических материалах.

Ниже нами приведены краткие сведения по ключевым проблемам изучения семейств ископаемых ящериц с территории Центральной Азии. Их большое число предопределило создание раздела (диагнозы семейств представлены в систематической части). В обзор не включены данные по таким специализированно водным семействам, как *Mosasauridae* и *Dolichosauridae*, которых обычно рассматривают отдельно от наземных таксонов. Еще одно семейство – *Scincidae* – в обзоре отсутствует, поскольку в Центральной Азии оно достоверно установлено лишь в неогене.

V a r a n i d a e (*Platynota*, *Anguimorpha*). Вараниды – обширное современное семейство ящериц, ныне распространенное в Австралии, Азии и Африке. Группа насчитывает не один десяток видов в составе единственного рода – *Varanus*. По данным фенокладизма и молекулярной систематики предполагается близкое родство варанид с безухими варанами (*Lanthanotidae*), которые, как отмечалось, краниологически весьма близки к ядозубам (*Helodermatidae*), видимо, представляющим особую ветвь платинот. Вместе с тем отметим максимальное морфологическое сходство варанид с *Cherminotidae* и *Saniwididae* fam. nov. из позднего мела Центральной Азии, от которых их отличает комплекс продвинутых остеологических признаков. К числу последних, например, можно отнести комплекс признаков, включающий вхождение носовых костей в обрамление удлиненных носовых отверстий, тубулярность лобных костей, редукцию небного озубления, наличие парных слезных отверстий и предмышечковое сужение тела туловищных позвонков. Можно также отметить, что достоверные вараниды в мелу неизвестны.

Первые представители семейства Varanidae достоверно установлены в виде рода *Saniwa* Leidy, 1870 в раннем эоцене Монголии. В среднем эоцене он отмечен на всех северных континентах. В Северной Америке и Центральной Азии эта форма доживает до раннего олигоцена. Для классификации санивы (Camp, 1923; McDowell, Vogert, 1954) выделяли подсемейство, валидность которого современные авторы не поддерживают. Виды рода известны, главным образом, по позвонкам. Для них характерна межпрезигапофизная вырезка. Участки перехода перемычки в вырезку иногда могут удлиняться, образуя так называемые псевдозигосфены (им соответствуют желобки на каудальной поверхности предыдущего позвонка). Один вид – *S. ensidens* Leidy, 1870 – представлен довольно полными находками (Gilmore, 1928; Rieppel, Grande, 2007). По строению черепа эта форма характеризуется рядом архаических признаков, например сравнительно короткими антеролатеральными отростками лобных костей, удлинённым скуловым отростком верхнечелюстных костей и наличием редких небных зубов. Можно отметить также сравнительно узкую теменную кость и ее широкие латеральные фланги.

Род *Varanus* широко распространился в неогене, судя по находкам в Африке, Европе и Австралии. Древнейшие несомненные находки этого рода неопределённого вида происходят из эоцен-олигоценых отложений Египта. В Центральной Азии таксон появился в виде *Varanus darevskii* Levshakova, 1986 в раннем плиоцене Таджикистана. Эта форма описана по сравнительно полному черепу (рис. 44, а), который, в частности, демонстрирует вытянутые септомаксиллы и удлинённый премаксиллярный отросток верхнечелюстных костей. Последние признаки указывают на внешнее морфологическое сходство *V. darevskii* с серым вараном, или *V. griseus* (Левшакова, 1986), единственным современным представителем варанид в Центральной Азии. Судя по очень длинным ростральным отросткам лобной кости, значительно охватывающим небольшие и узкие носовые кости, ископаемая форма более продвинута, чем современная (Алифанов, 2012б).

Cherminotidae (Platynota, Anguimorpha). Долгое время древнейшими видами наземных платинот считались представленные фрагментарными остатками позднемеловые *Palaeosaniwa canadensis* Gilmore, 1928 из Северной Америки (Gilmore, 1928; Estes, 1983а; Gao, Fox, 1996) и *Telmasaurus grangeri* из Монголии (Gilmore, 1943; Estes, 1983а). В 1984 г. М. Борсук-Бялыницкая (Borsuk-Białynicka, 1984) опубликовала ряд новых форм из позднего мела южной Монголии. Ее работа впервые продемонстрировала детали строения черепов меловых платинот и представила довольно большое родо-видовое разнообразие группы. Часть форм, включая новые, была классифицирована в составе современных Varanidae (*Saniwides mongoliensis* Borsuk-Białynicka, 1984; *Telmasaurus* Gilmore, 1943) и Lanthanotidae (*Cherminotus longifrons* Borsuk-Białynicka, 1984; рис. 44, б, в; табл. I, фиг. 1). Из позднего мела Монголии описана еще одна серия видов варанообразных платинот (*Estesia mongoliensis* Norell et al., 1992; рис. 44, з–е; табл. I, фиг. 2–3; *Aiolosaurus oriens* Gao et Norell, 2000; *Ovoo gurval* Norell et al., 2007). Все они в первоописаниях представлены в составе кладистического таксона Varanoidea [fam. indet.].

Несмотря на относительную полноту многих позднемеловых форм из Монголии, их филогенетическое родство все же остается спорным. Тем не менее реконструкции (Gao, Norell, 1998; Conrad, 2008) допускают причудливое переплетение родственных связей разных современных и ископаемых форм. Например, примечательно определение положения крупной и достаточно полно сохранившейся *Estesia mongoliensis* Norell et al., 1992 из позднего мела Монголии в составе кладистического таксона *Monstersauria* (Gao, Norell, 1997) вместе с ядозубами. В то же время явно сходные с эстесией по строению черепа ископаемые *Cherminotus longifrons* Borsuk-Bialynicka, 1994 и *Aiolosaurus oriens* Gao et Norell, 2000 классифицированы в составе *Varanoidea*, в частности в родстве с *Lanthanotidae* (Conrad, 2008). Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012) всех ископаемых варанообразных ящериц из позднего мела Монголии охарактеризовали базальными платинотами. Определение родства *Ch. longifrons* и *Lanthanotidae*, представленное в первоописании, во многом основано на неполном материале голотипа. Сборами ССМПЭ/ССРМПЭ показано, что у херминота были развиты височные дужки, как у всех других позднемеловых платинот Центральной Азии.

Нами большая часть безостеодермных платинот из позднего мела Центральной Азии (*Cherminotus longifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984; *Estesia mongoliensis* Norell et al., 1992; *Aiolosaurus oriens* Gao et Norell, 2000; *Ovo o oriens* Norell et al., 2007) классифицирована в семействе *Cherminotidae* (Алифанов, 2000, 2012б). Все представители группы обладают комплексом продвинутых в сторону *Varanidae* признаков (увеличение носовых отверстий, утрата связи лобных и верхнечелюстных костей, включение лобных костей в край носовых отверстий и развитие стрептогнатии) и архаичных признаков (незамкнутый субольфакторный канал, связь скуловых и заглазничных костей, открытый субольфакторный канал, одиночные слезные отверстия, озубление костей неба, низкие венечные кости, связь предлобных и заднелобных костей, отсутствие предмышцелкового сужения тел позвонков). У херминотид неизвестны надглазничные кости из-за редукции или потери их при захоронении у всех включаемых в состав семейства форм.

S a n i w i d i d a e (*Platynota*, *Anguimorpha*). Некоторые платиноты (*Saniwides mongoliensis* Borsuk-Bialynicka, 1984; рис. 44, *ж–и*; *Telmasaurus Gilmore*, 1943; рис. 44, *к, л*; табл. I, фиг. 4–6) из позднего мела Монголии близки к *Cherminotidae* и *Varanidae*, но не могут быть включены в состав этих семейств, поскольку обладают собственным набором продвинутых (утрата связи предлобных и заднелобных костей) и архаичных (небольшие носовые отверстия, лобные кости исключены из края носовых отверстий, стрептогнатия отсутствует) черт. Видимо, речь идет об особой группе позднемеловых вараноидных ящериц, базальной в составе *Varanoidea*.

P a r a s a n i w i d a e (*Platynota*, *Anguimorpha*). Данное ископаемое семейство установил в 1964 г. Р. Эстес (Estes, 1964). Его типовой род известен по фрагментам из мела Северной Америки (рис. 45, *а*). Позднее этот автор (Estes, 1983а) объединил парасанивид с ранее установленными *Necrosauridae*. Типовой род последних – *Necrosaurus Hoffstetter*, 1943 (рис. 45, *б, в*) – происходит из палеогена Франции. Эстес допускал возможную связь некрозаврид с ядо-

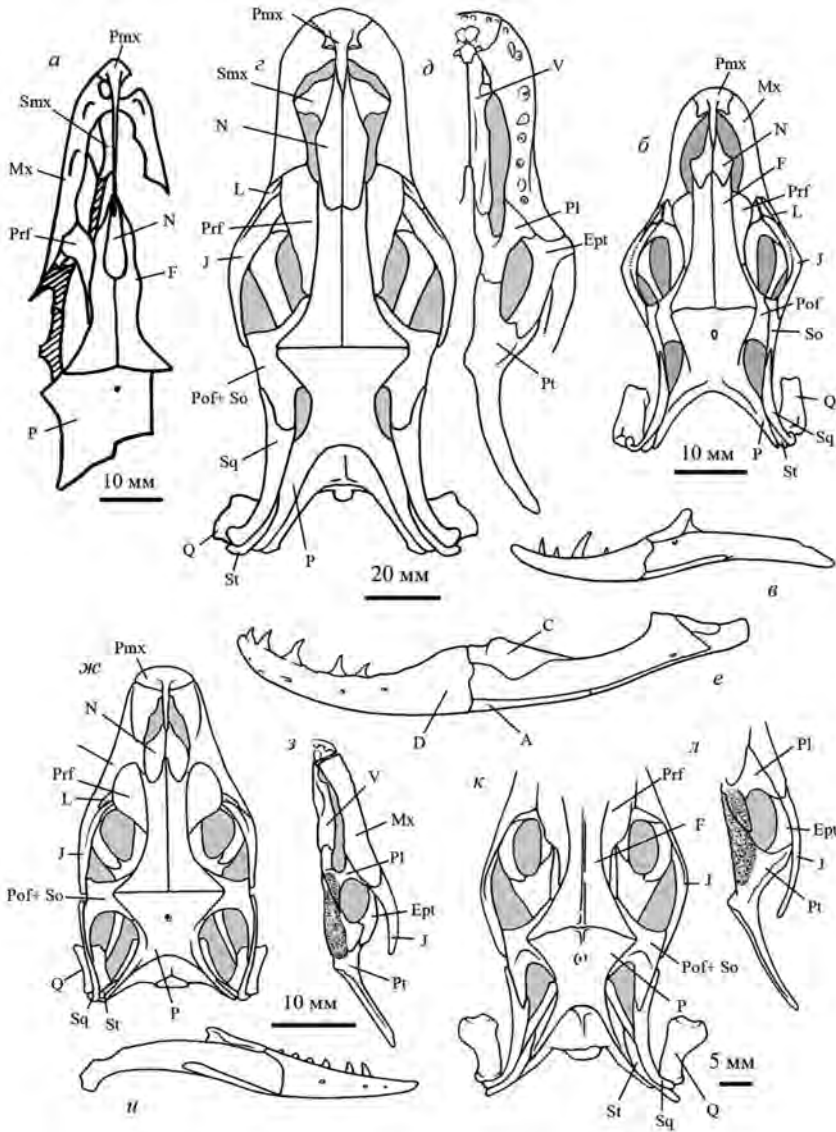


Рис. 44. Ископаемые ящерицы микроотряда Platynota (Anguimorpha): *a* – череп дорсально *Varanus darevskii* Levshakova, 1986, голотип ПИН, № 3554/50, Varanidae (Левшакова, 1986, рис. на с. 104, фиг. 2; Алифанов, 2012б, рис. 19); нижний плиоцен Таджикистана; *б*, *в* – реконструкция (по экз. ПИН, № 3142/323) черепа дорсально (*б*) и левой ветви нижней челюсти лабиально (*в*) *Cherminotus longifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984, Cherminotidae (Алифанов, 2000, рис. 29, в-д; Alifanov, 2000, фиг. 18.10, с-е; Алифанов, 2012б, рис. 19); *г-е* – реконструкция черепа дорсально (*г*), вентрально (*д*) и нижней челюсти лабиально (*е*) *Estesia mongoliensis* Norell et al., 1992, Cherminotidae (по голотипу IGM, № 3/14; Norell et al., 1992, фиг. 4, 5, 7, часть; Алифанов, 2012б, рис. 20); *ж-и* – реконструкция черепа (по голотипу ZPAL, № MgR-I/72) дорсально (*ж*), вентрально (*з*) и правой ветви нижней челюсти лабиально (*и*) *Saniwides mongoliensis* Borsuk-Bialynicka, 1984, Saniwididae (по: Borsuk-Bialynicka, 1984, фиг. 9, е, фиг. 14, а, б); *к*, *л* – череп дорсально (*к*) и левый стержень неба вентрально (*л*) *Telmasaurus bialynickae* Alifanov, 2012, голотип ZPAL, № MgR-I/65, Saniwididae (по: Borsuk-Bialynicka, 1984, фиг. 15); поздний мел Монголии.

зубами, древнейшие достоверные виды которых обнаружены в эоцен-олигоценных отложениях Франции (*Eurheloderma gallicum* Hoffstetter, 1957) и олигоцен-миоценовых отложениях Северной Америки (*Lowesaurus matthewi* Gilmore, 1928). Однако фрагментарность остатков представителей ископаемого семейства не позволяет подтвердить последнюю гипотезу реальными данными.

В целом объединение *Parasaniwidae* и *Necrosauridae* выглядит преждевременным из-за их морфологических различий, которые заключены в неполноте данных по этим группам, а также в разной форме и положении остеодерм (в отличие от парасанивид, они у некрозаврид килеватые и перекрывающие друг друга). Первой такому объединению возразила М. Борсук-Бялыницкая (*Borsuk-Białynicka*, 1984) при описании ряда некрозаврообразных форм из позднего мела Монголии.

Один вид – *Proplatynotia longirostrata* Borsuk-Białynicka, 1984 (рис. 45, г, д; табл. III, фиг. 1–4) – М. Борсук-Бялыницкая охарактеризовала в составе «некрозавровой грады». В семействе *Necrosauridae* s.str. она описала *Parviderma inexactum* Borsuk-Białynicka, 1984 (рис. 45, е–з), а в семействе *Parasaniwidae* – *Gobiderma pulchrum* Borsuk-Białynicka, 1984 (рис. 45, и, к; табл. III, фиг. 5–7). Позднее без весомых на то оснований возникло предположение о парафилетичности *Necrosauridae* sensu Estes, 1983. Попытки вычленить из этой группы филогенетически близкие роды привели к классификации *G. pulchrum* и *P. inexactum* в семействе *Gobidermatidae* (Lee, 1997), которая признания не получила. с нашей точки зрения, последнее таксономическое решение выглядит преждевременным, хотя не исключено, оно будет оправдано в дальнейшем с поступлением новых данных.

Все представители парасанивид из позднего мела Монголии обладают полными височными дугами, которые ограничивают верхние височные окна. По наличию последних ископаемые группы близки к варанидам (другие современные семейства платинот утратили височные дуги), но отличаются от них развитием остеодерм. Семейство *Parasaniwidae*, как и *Necrosauridae*, может быть классифицировано в надсемействе *Necrosauroidea* (Алифанов, 2012б).

Proplatynotia longirostrata Borsuk-Białynicka, 1984 – наиболее архаичная форма семейства, судя по крупным носовым костям, а также по связи лобных и верхнечелюстных костей (у других форм группы эта связь утрачена). Однако остеодермы головы у данного вида прирастают к черепу и теряют четкость контура. Похожий процесс произошел в эволюционной линии *Parviderma inexactum* Borsuk-Białynicka, 1984. Данная форма выделяется непарностью лобной кости и крупными надглазничными костями. Только у *Gobiderma pulchrum* Borsuk-Białynicka, 1984 остеодермы формируют сплошной панцирь. Возможно, последний вид близок к поздне меловой форме *Paraderma bogerti* Estes, 1964 из Северной Америки, судя по смыканию краев остеодерм. О длительности существования парасанивид свидетельствует *Primaderma nessovi* Nydam, 2000 из альба – сеномана Юты. Наиболее поздний представитель группы – *Tsagansaurus nemegetensis* Alifanov, 2018 – происходит из позднего палеоцена Монголии.

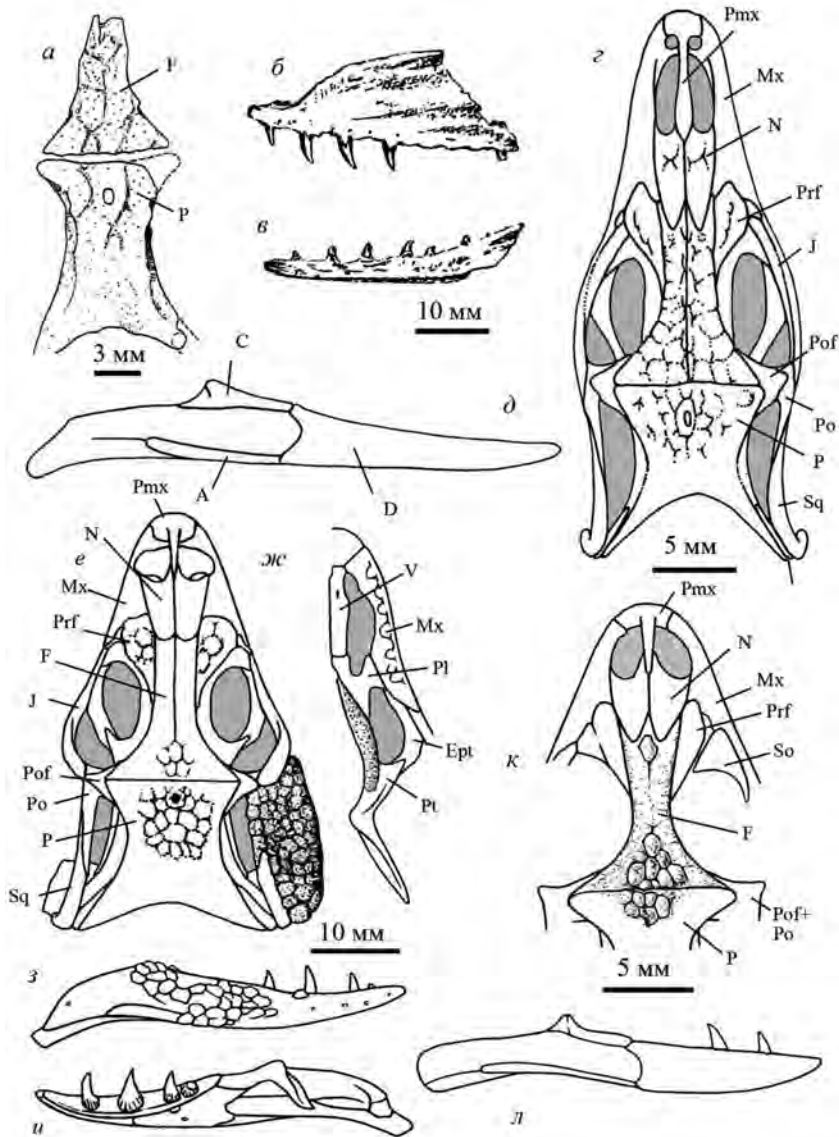


Рис. 45. Ископаемые ящерицы микроотряда Platynota (Anguimorpha): *а* – лобная и теменная кости дорсально *Parasaniwa wyomingensis* Gilmore, 1928, экз. AM, № 8103, Parasaniwidae (Estes, 1964, фиг. 63); поздний мел США (Вайоминг); *б, в* – верхнечелюстная (*б*) и зубная кости (*в*) лабиально *Necrosaurus sayluxi* Filhol, 1873, экз. MNHN), Necrosauridae (по: Filhol, 1877; табл. 26, фиг. 434, часть); поздний эоцен или ранний олигоцен Франции; *г, д* – реконструкция (по голо­ типу ZPAL, № MgR-I/68) черепа дорсально (*г*) и правой ветви нижней челюсти лабиально (*д*) *Proplatynotia longirostrata* Borsuk-Białynicka, 1984, Parasaniwidae (по: Borsuk-Białynicka, 1984, фиг. 8а, 9а; Алифанов, 2000, рис. 29, а, б; Алифанов, 2012б, рис. 15); *е-и* – реконструкция (по голо­ типу ZPAL, № MgR-III/64) черепа дорсально (*е*), вентрально (*ж*) и нижней челюсти лабиально (*з*) и лингвально (*и*) *Gobiderma pulchrum* Borsuk-Białynicka, 1984, Parasaniwidae (по: Borsuk-Białynicka, 1984, фиг. 9, с, фиг. 11); *к, л* – череп дорсально (*к*) и правая нижняя челюсть лабиально (*л*) *Parviderma inexactum* Borsuk-Białynicka, 1984, голо­ тип ZPAL, № MgR-I/43, Parasaniwidae (по: Borsuk-Białynicka, 1984, фиг. 9, ф, 10, а); поздний мел Монголии.

Anguida (Diploglossa, Anguimorpha). Это ключевое и ныне наиболее широко распространенное семейство диплоглосс. Группа разделена на подсемейства Anguinae, Diploglossinae и Gerrhonotinae (McDowell, Bogert, 1954; Meszoely, 1970) и, как и все Diploglossa (кроме Anniella), характеризуется диплоглосоопалатинарностью и развитием сплошного остеодермального панциря. В качестве подсемейств в составе ангвид иногда рассматривают современных Anniellidae (Gauthier, 1982; Estes, 1983a) и ископаемых Glyptosauridae (Estes, 1983a). Среди ангвид наиболее сложна систематика типового подсемейства. Представители этой группы характеризуются редукцией конечностей, уплощенными височными дугами, исключением из обрамления глазниц заглазничных костей, коническими зубами, небольшими фронтопариетальными остеодермальными щитками и округлой формой туловищных остеодерм. М. Оже (Augé, 2005) под влиянием ранних авторов (Gauthier, 1982; Sullivan, 1987) предложил разделить Anguinae на трибы Anguini и Ophisaurini. При этом первые включают, кроме типового рода, ископаемых Ophisauriscus Kuhn, 1940 и Helvetisaurus Auge, 2005 из эоцена Европы, а также современные роды Dorasia и Pseudopus. В состав последнего входит современный *P. arodus* (его изолированность от рода *Ophisaurus*, в который он ранее помещался, показана по молекулярным данным) и ряд кайнозойских видов из Центральной и Восточной Европы. Включение *P. arodus* в трибу Anguini не соответствует диагнозу последнего таксона, построенному на особенностях зубной системы (крючковидные зубы у Anguini; цилиндрические с апикальной штриховкой у Ophisaurini). По изоляции заглазничных костей от орбитального края из-за контакта заднелобных и скуловых костей Anguinae и Gerrhonotinae отличаются от Diploglossinae, у которых заглазничная кость входит в край глазниц. Для Anguinae характерны округлые остеодермы.

Из позднего мела Монголии и Китая известна такая проблематичная форма, как *Bainguis parvus* Borsuk-Bialynicka, 1984 (рис. 46, *a*). Она описана в отдельном семействе Bainguidae, но затем определена к современным Anguidae (Borsuk-Bialynicka, 1991) по строению остеодермальных щитков черепа и наличию прямоугольных туловищных остеодерм. Дж. Конрад (Conrad, 2008) признает валидность ископаемого семейства, рассматривая его за рамками Autarchoglossa, куда он, кроме *B. parvus*, включил ряд сцинкоморф из позднего мела Монголии: *Eoxanta lacertifrons* Borsuk-Bialynicka, 1988; *Murmecodaptria microphagosa* Gao et Norell, 2000 и, судя по кладограммам (в тексте этот вид не указан), *Globaura venusta* Borsuk-Bialynicka, 1988. К. Гао и Л. Хоу (Gao, Hou, 1996) видят *B. parvus* в составе ангвид, но отмечают плохую сохранность материалов и трудности сравнения этого вида с современными. В Северной Америке древнейшие ангвиды также отмечены (cf. *Gerrhonotus* sp.) в позднем мелу (Estes, 1983a).

Glyptosaurida (Diploglossa, Anguimorpha). Семейство состоит в близком родстве с Anguidae. Иногда оно представлено подсемейством последнего. В обособленном положении группа оказывается из-за формы и поверхностной скульптуры остеодерм, большого таксономического разнообразия, собственного географического распространения (в отличие от Anguidae, в Южной Америке оно не известно), а также длительности

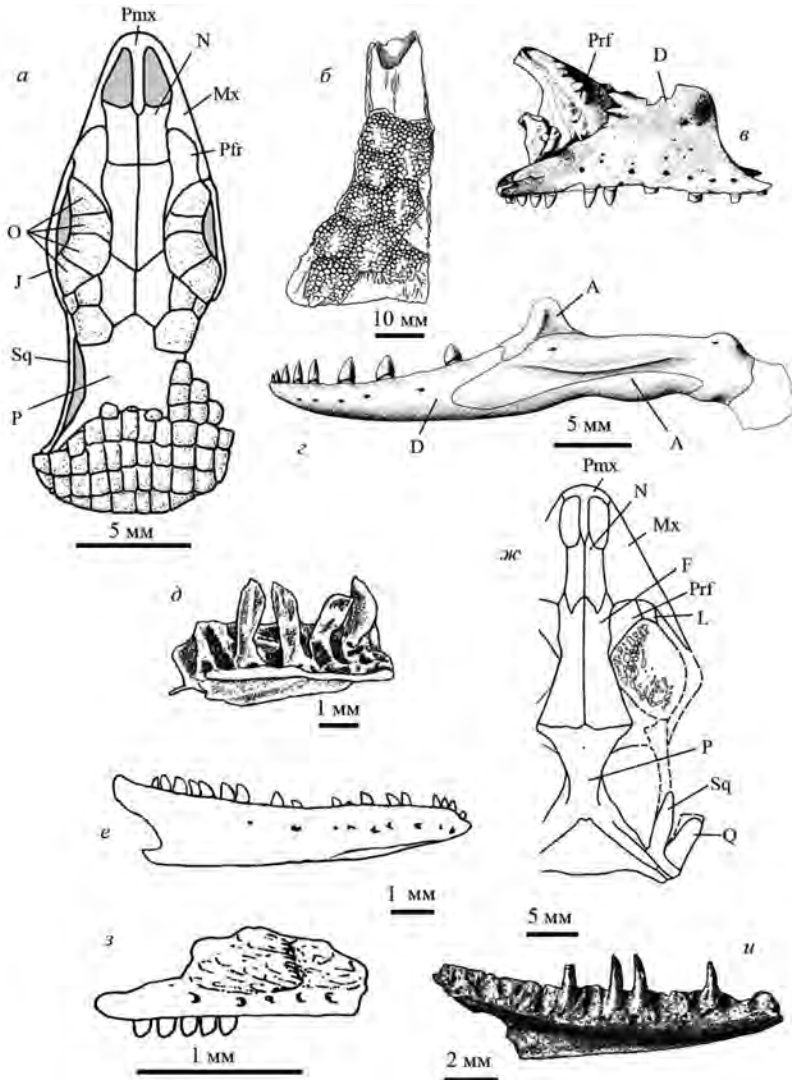


Рис. 46. Ископаемые ящерицы микроотряда *Diploglossa* (Anguimorpha): *а* – череп *Bainguis parvus* Borsuk-Bialynicka, 1984 дорсально, голотип ZPAL, № MgR-II/46, Anguidae (по: Borsuk-Bialynicka, 1984, фиг. 5; Алифанов, 2012б, рис. 25); поздний мел Монголии; *б* – *Stenoplacosaurus mongoliensis* Sullivan, 1979; экз. А.М. 6669, Glyptosauridae (Gilmore, 1943, фиг. 20); поздний эоцен Китая (Внутренняя Монголия); *в, г* – правая верхнечелюстная кость в сочленении с предлобной и слезной костями лабиально (*в*) и реконструкция левой ветви нижней челюсти лабиально (*г*) *Dorsetisaurus purbeckensis* Hoffstetter, 1967; экз. BMNH, № R8248, Dorsetisauridae (Hoffstetter, 1967, фиг. 10 А, 11 С); поздняя юра – ранний мел Англии; *д, е* – нижнечелюстные зубы (*д*) лингвально (экз. SBEI 557) и зубная кость (*е*) лабиально (экз. SBEI 1538) *Kuwajimalla kagaensis* Evans et Manabe, 2008 (по: Evans, Manabe, 2008, текст-фиг. 4, В; 5, А); ранний мел Японии; *ж* – реконструкция черепа (по голотипу MPN, № 539) дорсально лабиально *Chometokadmon fitzingeri* Costa, 1864 (по: Evans et al., 2006, фиг. 2, В); ранний мел Италии; *з* – фрагмент правой верхнечелюстной кости *Exostinus lancensis* Gilmore, 1928, голотип USNM 10689, Xenosauridae (Estes, 1983, рис. 33, С); *и* – левая зубная кость *Merkurosaurus ornatus* Klembara, 2008, экз. Pb 01851, Shinisauridae (по: Klembara, 2008, текст-фиг. 8, С); ранний миоцен Чехии.

существования (древнейший представитель группы – *Oдахосаврус ригер* Gilmore, 1928 – происходит из позднего мела Северной Америки). Расцвет глиптозаврид приходится на палеоген Северной Америки и отчасти Европы.

На фоне проблем систематики и довольно большого разнообразия связь *Glyptosauridae* с *Anguidae* выглядит недостаточно ясной, что подчеркивает некоторую условность их разделения. Не исключено, что группа не является монофилетичной, а в ее составе, как и в составе *Anguidae*, «растворен» еще один таксон, не получивший ясного оформления, если иметь в виду тот факт, что ангиоды включают представителей с разным типом височных дуг, о чем говорилось выше, и остеодерм. В одном случае последние расположены встык (*Glyptosauridae*: *Glyptosaurinae*), а в других перекрываются и имеют разную форму: прямоугольную (*Anguidae*: *Gerrhonotinae*, *Diploglossinae*; *Glyptosauridae*: *Melanosaurinae*) и округлую (*Anguidae*: *Anguinae*). Судя только по этим данным, для ангиодных ящериц возможна ревизия состава, при которой число семейств имеет перспективу увеличения. Условность в классификацию *Glyptosauridae*, кроме прочего, вносит также фрагментарность многих находок.

Находки глиптозаврид в Центральной Азии известны из отложений палеогена. Первым на наличие представителей семейства в этом регионе указал Ч. Гилмор (Gilmore, 1943) по лобной кости с остеодермальными полигональными щитками из позднего эоцена (формация Шара-Мурун) Китая (Внутренняя Монголия). Находку упомянутый автор описал в качестве *Glyptosaurus* cf. *nodosus* (рис. 46, б). Позднее она была отнесена к новому виду – *Helodermoides mongoliensis* (Sullivan, 1979) и к роду *Placosaurus* Gervais, 1848–1852 (Estes, 1983a), прежде известному из палеогена Северной Америки и Европы (Estes, 1964, 1983a; Meszoely, 1970; Gautier, 1982). Ныне вид выделен в особый род – *Stenoplacosaurus* Sullivan et Dong, 2018.

Кроме отмеченных выше особенностей, подсемейства могут отличаться другими признаками. У *Glyptosaurinae* остеодермы небольшие и самостоятельные в области головы, а у *Melanosaurinae* они прирастают к костям черепа в виде крупных щитков, армирующих крышу черепа, как у современных ангиод.

Данные, представленные в систематической части нашей работы, несмотря на фрагментарность находок, указывают на наличие в Центральной Азии обеих подгрупп.

Dorsetisauridae (*Diploglossa*, *Anguimorpha*). Семейство выделил Р. Хоффштеттер (Hoffstetter, 1967) для установленного им же по фрагментам черепа и нижней челюсти *Dorsetisaurus purbeckensis* из титон-неокомских отложений южной Англии (рис. 46, в, г). У данного вида отмечены остеодермальные щитки на костях крыши черепа и относительно немногочисленные зубы с ланцетовидной апикальной частью.

В первоописании *Dorsetisauridae* рассматривали в составе *Anguioidea* (Hoffstetter, 1967). Р. Эстес (Estes, 1983a) предполагал промежуточное положение этой группы между *Xenosauridae* и *Anguidae*. В кладистических интерпретациях типовой род семейства относили к ангиомофам (Evans et al., 2006) или к базальным платинотам (Congrad, 2008). Однако связь этой формы с какой-либо современной группой ящериц пока носит исключительно

вероятностный характер. В этом ключе нами (Алифанов, 2000, 2012б) допущено родство дорсетизаврид с современными Xenosauridae s.l. Кроме Англии, представители ископаемого семейства зафиксированы в поздней юре США (Prothero, Estes, 1980), Португалии (Seiffert, 1973) и раннем мелу Монголии (*Paradorsetisaurus postumus* Alifanov, 2019; табл. V, фиг. 1). К дорсетизавридам ошибочно отнесен сцинкоморф *Changetisaurus estesi* Nessov, 1992 (*Paramacellodidae*) из средней юры Кыргызстана (Фёдоров, Несов, 1992).

Новый свет на *Dorsetisauridae* проливают находки ископаемых форм. Одна из них – *Kuwajimalla kagaensis* Evans et Manabe, 2008 (рис. 46, д) из раннего мела Японии (Исикава) – представлена фрагментами черепа и нижней челюсти. Зубы этой формы имеют ланцетовидную форму с краями, которые несут насечки, интерпретированные в первоописании как дополнительные вершинки. В первоописании *K. kagaensis* классифицирован в составе кладистического таксона *Borioteioidea* Nydam et al., 2007 (Evans, Manabe, 2008), представленного, с нашей точки зрения, сборной группой, в которую входят представители современного семейства *Turinambidae* и ископаемых *Polyglyphanodontidae*, *Adamisauridae*, *Gilmoreteiidae* и *Mongolochamopidae*. Отметим, что несомненных раннемеловых представителей двух последних таксонов в Центральной Азии нет. Есть и другая закономерность: в раннем мелу отсутствуют формы с многовершинными зубами (редки даже носители двухвершинных зубов). Характерная для *K. kagaensis* многовершинность (пильчатость) удлиненных боковых гребней зубов исключительно редка у современных и ископаемых ящериц. Кроме того, у данной формы не выявлена субплевродонтия, свойственная *Polyglyphanodontidae*, *Gilmoreteiidae* и их ближайшими родственникам, а также макротейидам. Эти детали ставят под сомнение исходную реконструкцию родства ископаемого вида. Ее достаточно легко заменить на гипотезу связи с *Dorsetisauridae*, возникающую при учете, как нам удастся заметить, сходства по ланцетовидной форме зубов и наличию под их основанием выемки (Алифанов, 2019б).

С точки зрения развития взглядов на семейство *Dorsetisauridae*, интересны данные по *Chometokadmon fitzingeri* Costa, 1864 (рис. 46, е, ж) из альба Центральной Италии. Недавнее переизучение этой известной по скелету на породе ящерицы позволило связать ее с *Anguimorpha* (Evans et al., 2006). У *Ch. fitzingeri* и *Dorsetisaurus purbeckensis* Hoffstetter, 1967 совпадает строение лобных и теменных костей. При этом итальянскую форму отличает наличие свободных остеодерм головы при их отсутствии на туловище. Такое распределение покровных окостенений характерно для *Xenosauridae* s.l. (Bever et al., 2005). Следует отметить отсутствие у *Ch. fitzingeri* надглазничных костей.

Xenosauridae s. str. (*Diploglossa*, *Anguimorpha*) Семейство традиционно включает современные *Xenosaurus* (Мексика) и *Shinisaurus* (южный Китай и северный Вьетнам). Исторически группу сближали с *Anguidae* и *Glyptosauridae* в составе *Diploglossa* (Camp, 1923; McDowell, Bogert, 1954). По фенекладистическим и молекулярным данным, *Xenosauridae* рассматривают базальными ангвиморфами (Gauthier et al., 2012), иногда в родстве с ископаемыми *Carusiidae* (Gao, Norell, 1998; Congrad, 2008), которые являются представителем сцинкоморфных ящериц (см. далее).

В свете указанных выше проблем и данных представляет интерес различие в строении зубов у *Shinisaurus* и *Xenosaurus*. У первого рода они иногда несут два симметричных плеча центральной вершинки (Conrad, 2004; фиг. 17, А, С), а у второго они либо конические, либо обладают ростральным плечом. Если *Xenosauridae* s.l. связаны родственными связями с ископаемыми *Dorsetisauridae*, то возникает возможность оценки степени родства двух названных современных таксонов по отношению к последнему семейству через оценку их сходства. В частности, судя по строению зубов, в обозначенной группе обособленно выглядит *Xenosaurus* (*Xenosauridae* s.str.). Реконструкция непосредственного родства *Shinisaurus* и *Dorsetisauridae* позволяет рассматривать современный род в отдельном семействе, возможность чего не раз предполагалась ранее (Bever et al., 2005), в частности через допущение его связи с платинотами (Conrad, 2006, 2008). Если современные *Shinisauridae* обитают только в Юго-Восточной Азии, то в ископаемом состоянии они отмечены в раннем эоцене Северной Америки (*Bahndwivici*: Conrad, 2006) и миоцене Европы (*Merkurosaurus ornatus*: Klembara, 2008; рис. 46, з).

Xenosauridae s.str. представлены в Северной Америке родами *Exostinus* Cope, 1873 (поздний мел – ранний олигоцен; возможно, род, включающий два вида, немонофилетичен: Bhullar, 2011; рис. 46, и) и *Restes* Gauthier, 1982 (поздний палеоцен). Здесь древнейшие представители семейства датированы сеноманом (Nydam, 2013). В Азии группа известна из раннего мела Узбекистана (*Oxia karakalpakensis*: Несов, 1985; Gao, Nessov, 1998) и центральной Монголии (*Xenostius futilus* Alifanov, 2019).

E o x a n t i d a e (*Xantusiomorpha*, *Scincomorpha*). Среди сцинкоморф морфологически обособленным из-за отсутствия остеодерм туловища и наличия платинотопалатинарности оказывается распространенное в Северной Америке семейство *Xantusiidae*, о проблемах изучения которого говорилось выше. Интересно, что начало эта группа берет в раннем мелу, судя по находке *Terexisaurus terexii* Reynoso et Callison, 2000 (рис. 47, а–в). Данный вид, как и современные представители семейства, не имеет верхних височных и суборбитальных окон. Он отличается от них только рядом архаичных признаков, например, щелевидным смыканием краев зубных костей лингвальнее меккелева канала (у ксантузиид края костей срастаются).

До публикации последней находки М. Борсук-Бялыницкая (*Borsuk-Białynicka*, 1988) описала по черепным материалам несомненно сцинкоморфную ящерицу *Eoxanta lacertifrons* Borsuk-Białynicka, 1988 (рис. 47, г–ж; табл. VI, фиг. 1, 2) из позднего мела Монголии, предположив ее связь с *Xantusiidae* на основе укороченного ринального отдела черепа, платинотопалатинарности (для ксантузиид отмечена также проплатинотопалатинарность и постплатинотопалатинарность) и короткого зубного ряда. Однако ряд признаков (например, отсутствие тубулярности зубной кости и наличие верхних височных окон) не позволяет включить эту ископаемую форму в состав современного семейства. В целом строение черепа больше сближает эоксанту с другой формой, представленной только в отложениях позднего мела Центральной Азии – *Slavoia darevskii* Sulimskii, 1984 (Алифанов, 2000).

Другие авторы отмечали невозможность определить родственные связи эоксанты точнее, чем *Scincomorpha incertae sedis* (Gao, Norell, 2000), включая ее в состав ископаемых семейств *Bainguidae* (Conrad, 2008; см. *Evansauria*) или *Globauridae* (Gauthier et al., 2012; см. *Ardeosauroidea*). Два последних заключения построены на основе фенокладистического анализа родственных связей.

По нашим представлениям, которые максимально учитывают типологические особенности строения черепа ящериц и данные палеонтологии, ксантузииды и родственные им ископаемые формы – особая линия эволюции сцинкоморф (Алифанов, 2000, 2012б). Первое доказывается древностью линии, ведущей к собственно *Xantusiidae*, о чем говорилось выше, а второе – раннемеловыми находками представителей семейства *Eoxantidae* (*Palaeoxanta conicodentata* Alifanov, 2019; рис. 47, з; табл. VI, фиг. 3). Последний факт подчеркивает наличие в Центральной Азии длительно существующего и независимого от североамериканского центра диверсификации ксантузиоморфных сцинкоморф.

Slavoïidae (*Xantusiomorpha*, *Scincomorpha*). Таксон установлен (Alifanov, 1993) для *Slavoia darevskii* Sulimski, 1984 (табл. VI, фиг. 4, 5) из позднего мела южной Монголии. Славойиды отличаются, кроме платинотопалатинарности, укороченностью предглазничной части черепа и небольшим числом конических зубов, редукцией глазниц и пластинчатых костей, связью предлобных и заднелобных костей. Строение передней части височных дуг (медиальный отросток заглазничной кости вложен в латеральный прогиб заднелобной кости) сходно с *Eoxantidae*, но сами кости дуг тонкие. Есть и другие отличия. В первоописании (Sulimski, 1984) без аргументации допускалась связь *S. darevskii* и микротейид (*Gymnophthalminae*). Другие исследователи классифицировали эту форму в составе *Scincomorpha incertae sedis* (Gao, Norell, 2000), базальным членом клады *Scincoidea* (*Scincidae* и таксон *Scincorphidia*: Conrad, 2008) или в родстве с амфисбенами (Tafanda, 2016). Нами (Алифанов, 2012б, 2016а) предположена связь *Slavoïidae* с ископаемым *Eoxantidae* и *Hodzhakuliidae* (*Xantusiomorpha*) на основании общего сходства.

Hodzhakuliidae (*Xantusiomorpha*, *Scincomorpha*). Это эндемичное для раннего мела Центральной Азии семейство сцинкоморф. Ранее (Алифанов, 2000, 2012б) в его состав включали две проблематичные формы: *Hodzhakulia magna* Nesson, 1985 (рис. 47, к) из позднего альба Узбекистана (описан по фрагментам челюстных костей среди «*Lacertilia incertae sedis*»: Несов, 1985; без объяснений был также отнесен к *Amphisbaenia*: Gao, Nesson, 1998) и *Pachygenys thlastesa* Gao et Cheng, 1999 (рис. 47, л, м) из раннего мела Китая (описан по ветви нижней челюсти как *Lacertoidea* из апта – альба Китая: Gao, Cheng, 1999). Недавно (Ikeda et al., 2015) ходжакулиид обнаружили в раннем мелу Японии (Хего).

Многочисленные апт-альбские находки *Hodzhakuliidae* происходят из местонахождения Хобур в Центральной Монголии. Несмотря на фрагментарность, они позволяют внести новые данные. В этих сборах выявлены *Hodzhakulia magna* Nesson, 1985 и несколько неизвестных ранее форм. Судя по находкам из Хобура, ходжакулиидам свойственны

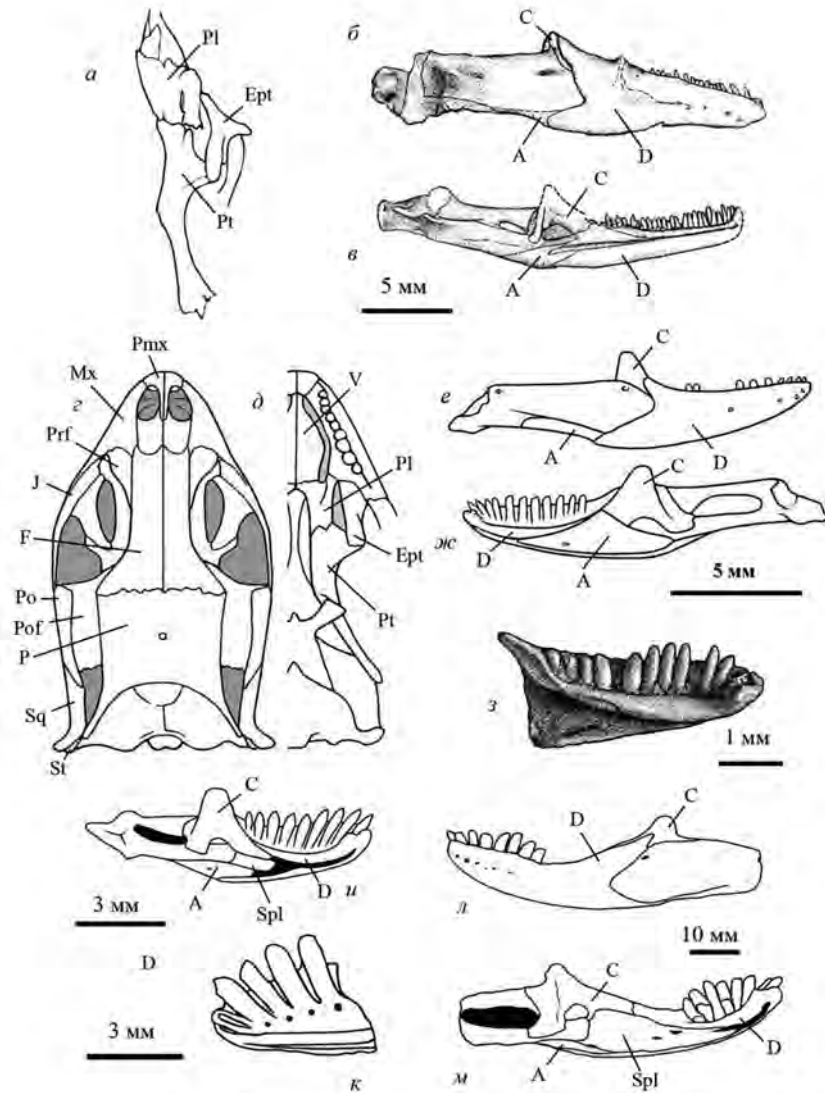


Рис. 47. Ископаемые ящерицы микроотряда Xantusiomorpha (Scincomorpha): а-в – кости правой части небного комплекса (а), правая (б) и левая (в) ветви нижней челюсти лабиально и лингвально *Terexisaurus terexii* Reynoso et Callison, 2000, экз. IGM, № 7466, ?Xantusiidae, (по: Reynoso, Callison, 2000, фиг. 2, В, часть); ранний мел Мексики; з-жс – реконструкция черепа сверху (з), снизу (д) и правой нижней челюсти лабиально (е) и лингвально (жс) *Eoxanta lacertifrons* Borsuk-Bialynicka, 1988, Eoxantidae (по: Алифанов, 2012б, фиг. 4, а, в, г); поздний мел Монголии; з – левая зубная кость *Palaeoxanta conicodentata* Alifanov, 2019, голотип ПИН, № 3334/520, Eoxantidae (Алифанов, 2019а, рис. 2, г); ранний мел центральной Монголии; и – реконструкция левой ветви нижней челюсти лингвально *Slavoiia darevskii* Sulimski, 1984 (Slavoiidae; по: Sulimski, 1984, фиг.1, Н1, Н2; Алифанов, 2016, фиг. 2, в); поздний мел южной Монголии; к – фрагмент правой зубной кости *Hodzhakulia magna* Nessov, 1985, экз. SMGE 32/ 12000, Hodzhakuliidae (по: Gao, Nessov, 1998, фиг. 4, D; Алифанов, 2012б, рис. 5, б); ранний мел Узбекистана; л, м – левая нижняя челюсть лингвально (л) и лабиально (м) *Pachygenys thlastesa* Gao et Cheng, 1999 (по: Gao, Cheng, 1999, фиг. 3, А, Б); ранний мел Китая (Шаньдун).

премаксиллярный и окципитальный отростки верхнечелюстных костей, указывающие на укрупненные носовые отверстия и глазницы, чего нет у амфисбен. Сокращенное число конических зубов сближает ходжакулиид с ксантузиоморфами. Формирование режущих кромок и разделительных фasetок по бокам заостренной вершинки, а также постдентальное удлинение дорсального края зубных костей, положены нами в основу реконструкции филогенетических связей родов семейства, среди которых удастся установить архаичные (*Bagalus primigenius* Alifanov, 2016; табл. VII, фиг. 5, 6) и продвинутые (*Pachygenys thlastesa* Gao et Cheng, 1999; *Carnoscincus eublepharus* Alifanov, 2016; табл. VII, фиг. 11–13) формы. Для семейства определено родство со *Slavoiiidae* по вентральному положению угловой кости относительно пластинчатой (рис. 47, *и, м*).

Ardeosauridae (*Leptoglossa*, *Scincomorpha*). Семейство установлено Ч. Кэмпом (Camp, 1923). Группа оказалась широко распространена в прошлом. Многие находки ее представителей указывают на связь с *Leptoglossa*, т. е. с диплоглоссопалатинарными сцинкоморфами (Алифанов, 2012б). Данное семейство – одно из нескольких в линии безостеодермных лептоглосс. О строении неба типового рода *Ardeosauridae* можно судить по ряду образцов, представленных в относительно недавних работах (Mateer, 1982; Simões et al., 2017). Специфично строение их височных дуг: заглазничные кости несут медиальный отросток, расположенный ростральнее заднелобных костей (рис. 48, *а, б*). Данные по *Norellius nuctisaurops* Conrad et Daza, 2015 или *Dalinghosaurus longidigitus* Ji, 1998 из раннего мела Монголии и Китая, соответственно, указывают на ардеозаврид как на типичных сцинкоморф. У представителей семейства скульптура на покровных костях крыши черепа выражена (тип *Eichstaettisaurus*) или отсутствует (тип *Ardeosaurus*).

Изучение ардеозаврид осложнено противоречивостью первых и последующих таксономических определений их представителей из-за неполной или недостаточной для уверенных заключений сохранности образцов. Зачастую семейство сближают с *Gekkota* без ясных на то оснований (например, Camp, 1923; Estes, 1983а), сделанных при отсутствии данных по строению деталей неба и нижней челюсти или из-за их недооценки. Такое заключение находит своих сторонников в настоящее время (например, Gauthier et al., 2012; Conrad, Daza, 2015; Simões et al., 2017). При отсутствии ясности некоторые новые виды ардеозаврид классифицированы либо базальными сцинкогеккономорфами (*Eichstaettisaurus schroederi*: Conrad, 2008; *Yabeinosaurus tenuis*: Evans, Wang, 2012), либо ангимоморфами (*Dalinghosaurus longidigitus*: Evans, Wang, 2005; рис. 48, *в, г*).

Наиболее известные ардеозавриды – *Ardeosaurus brevipes* Meyer, 1860 и *Eichstaettisaurus schroederi* Kuhn, 1958 (рис. 48, *а*) – происходят из поздней юры Германии. Некоторые образцы представляют собой скелеты на породе, демонстрирующие отсутствие свободных остеодерм. К семейству мы относим также ящериц из мела нескольких стран Азии, где, судя по всему, ардеозавриды были очень широко распространены в раннем мелу. Например, группа открыта в серии Джебхол в северо-восточном Китае (*Yabeinosaurus tenuis* Endo et Shikama, 1940; *Dalinghosaurus longidigitus* Evans et Wang, 2005 и др.)

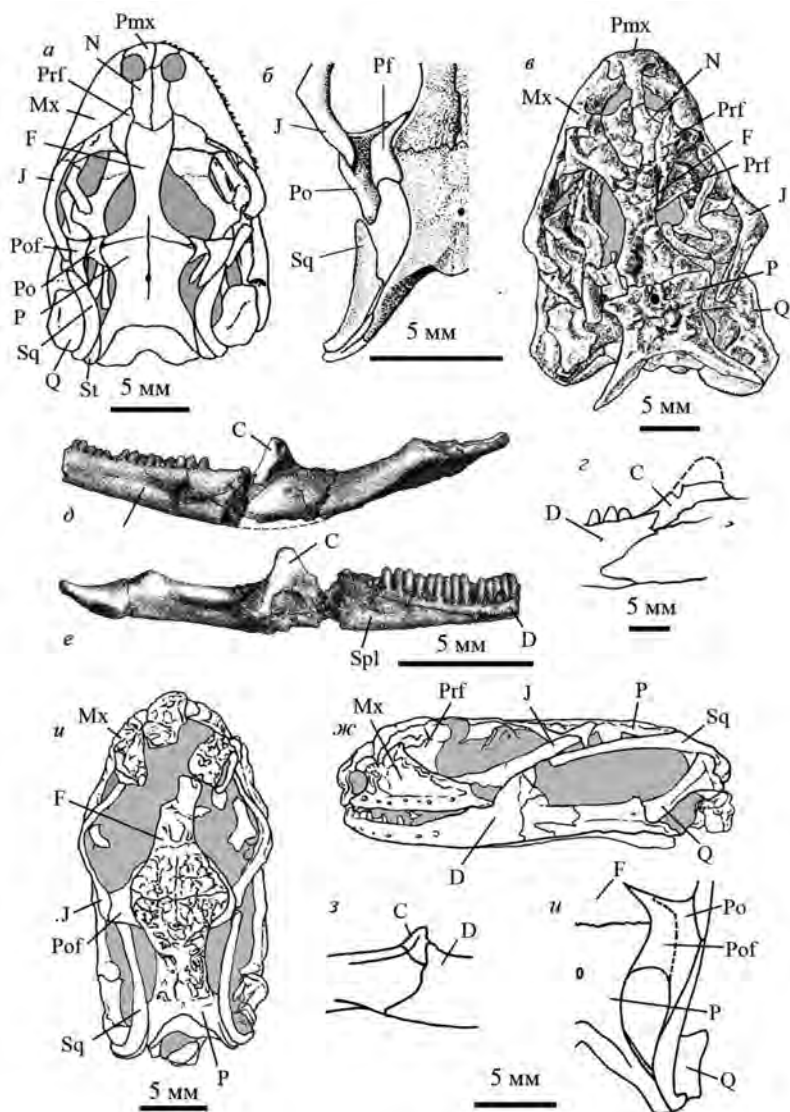


Рис. 48. Ископаемые ящерицы микроотряда Leptoglossa (Scincomorpha): *a* – реконструкция черепа дорсально *Eichstaettisaurus schroederi* Broili, 1938, Ardeosauridae (по: Estes, 1983a, фиг. 12, B; Алифанов, 2019a, рис. 3, а); *б* – левая височная дуга дорсально *Ardeosaurus brevipes* Meyer, 1860, экз. PMU R.58, Ardeosauridae (по: Mateer, 1982, текст-фиг. 2, часть; Алифанов, 2019a, рис. 3, б); *в, г* – череп дорсально (*в*) и фрагмент нижней челюсти лабиально (*г*) *Dalinghosaurus longidigitus* Ji, 1998, экз. IVPP V13282 и IVPP V14234.1, Ardeosauridae (по: Evans, Wang, 2005, фиг. 2, A; Evans et al., 2007, текст-фиг. 3, E; Алифанов, 2019a, рис. 3, г, д); ранний мел Китая; *д, е* – фрагмент нижней челюсти лабиально (*д*) и лингвально (*е*) *Gurvelus khangaicus* Alifanov, 2019, Ardeosauridae (Алифанов, 2019a, рис. 3, е–и); ранний мел Центральной Монголии; *и, ж* – череп дорсально (*и*) и лабиально (*ж*) *Murtmescodaptria microphagosa* Gao et Norell, 2000, Ardeosauridae, голотип IGM, 3/95 (по: Gao, Norell, 2000, фиг. 14, B; Алифанов, 2019a, рис. 3, в); *з, и* – фрагмент нижней челюсти лабиально (*з*) и височная дуга (*и*) дорсально *Carusia intermedia* (Borsuk-Bialynicka, 1985b), Carusiidae (по экз. ПИН, № 3142/359); поздний мел южной Монголии.

и в двух местонахождениях Центральной Монголии (*Norellius nyctisaurops* Conrad et Daza, 2015; *Gurvelus khangaicus* Alifanov, 2019; рис. 48, д, е). Наиболее поздний представитель группы – *Murmecodaptria microphagosa* Gao et Norell, 2000 (рис. 48, и, ж) – зафиксирован нами в позднем мелу южной Монголии (недостаточная сохранность не позволяет прямо указать на родство последней формы, однако все доступные для изучения детали указывают на ее принадлежность именно к *Ardeosauridae*).

Carusia (*Leptoglossa*, *Scincomorpha*). Семейство выделила М. Борсук-Бяльницкая (*Borsuk-Białynicka*, 1985b, 1987) для *Carusia* (*Carolina*) *intermedia* *Borsuk-Białynicka*, 1987 и *Shinisauroides latipalatum* *Borsuk-Białynicka*, 1985 из позднего мела Монголии. В первоописании указано на принадлежность группы к *Scincomorpha* и внешнее сходство с *Xenosauridae* (*Anguimorpha*), что было поддержано некоторыми авторами (Алифанов, 2000, 2012б; Gauthier et al., 2012). Другие специалисты (Gao, Norell, 1998, 2000; Conrad, 2008) придерживаются альтернативного представления.

По нашему мнению (Алифанов, 2000, 2012б), сцинкоморфность карусиид подтверждают развитие высокого короноидного отростка зубных костей, налегающего на латеральную поверхность лабиального и дорсального отростков венечных костей, а также крупный ангулярный отросток зубных костей, который разрастается окципитально за уровень венечных костей (рис. 48, з). Сходство карусиид и *Ardeosauridae* подчеркивает строение передней части височных дуг: у *Carusia intermedia* *Borsuk-Białynicka*, 1987 (Алифанов, 2000), судя по экз. ПИН, № 3142/359, ее поверхность расщелена желобком, явно соответствующим границе соединения костей, что допускает реконструкцию медиального отростка заглазничных костей ростральнее заднелобных костей, как у *Ardeosaurus brevipes* Meyer, 1860 (рис. 48, и; табл. VIII, фиг. 5, 6).

Globaurida (*Leptoglossa*, *Scincomorpha*). Семейство занимает особое положение в составе ардеозавроидных сцинкоморф. Группа выделена (Алифанов, 2000) для форм, близких к *Ardeosauridae*. Ее типовой род – *Globaura venusta* *Borsuk-Białynicka*, 1988 (рис. 49, а–в; табл. IX, фиг. 1–3) – обычен для позднего мела Монголии.

В первоописании (*Borsuk-Białynicka*, 1988) он рассмотрен в составе сцинкоморфного надсемейства *Lacertoidea* (sensu Estes et al., 1988). Однако от других ардеозавроидей семейство *Globauridae* отличается положением небольшого медиального отростка заглазничных костей в соответствующей ему выемке на медиальном фланге заднелобных костей, что четко видно у *Globaura venusta* *Borsuk-Białynicka*, 1988 и установлено у *Meziasaurus* (*Perdaesaurus*) *crusafonti* Vidal, 1915 (рис. 49, з, е) из раннего мела Испании (Evans, Barbadillo, 1996, 1997). У глобаурид также часто развита двухвершинность зубов, как, например, у *M. crusafonti* (рис. 49, д), или трехвершинность, как, например, у *Durotrigia triconidens* Hoffstetter, 1967 (*Lacertilia incertae sedis*: Estes, 1983а) из поздней юры – раннего мела Англии, которая, видимо, также является представителем *Globauridae* (рис. 49, ж). Не исключено, что *Tijubina ponteii* Bonfim-Júnior et Marques, 1997 (базальные склероглоссы: Simões, 2012), известная по нечетко видимому скелету на породе из раннего мела Бразилии, также принадлежит данной группе, судя по наличию рострального плеча на нижнечелюстных зубах.

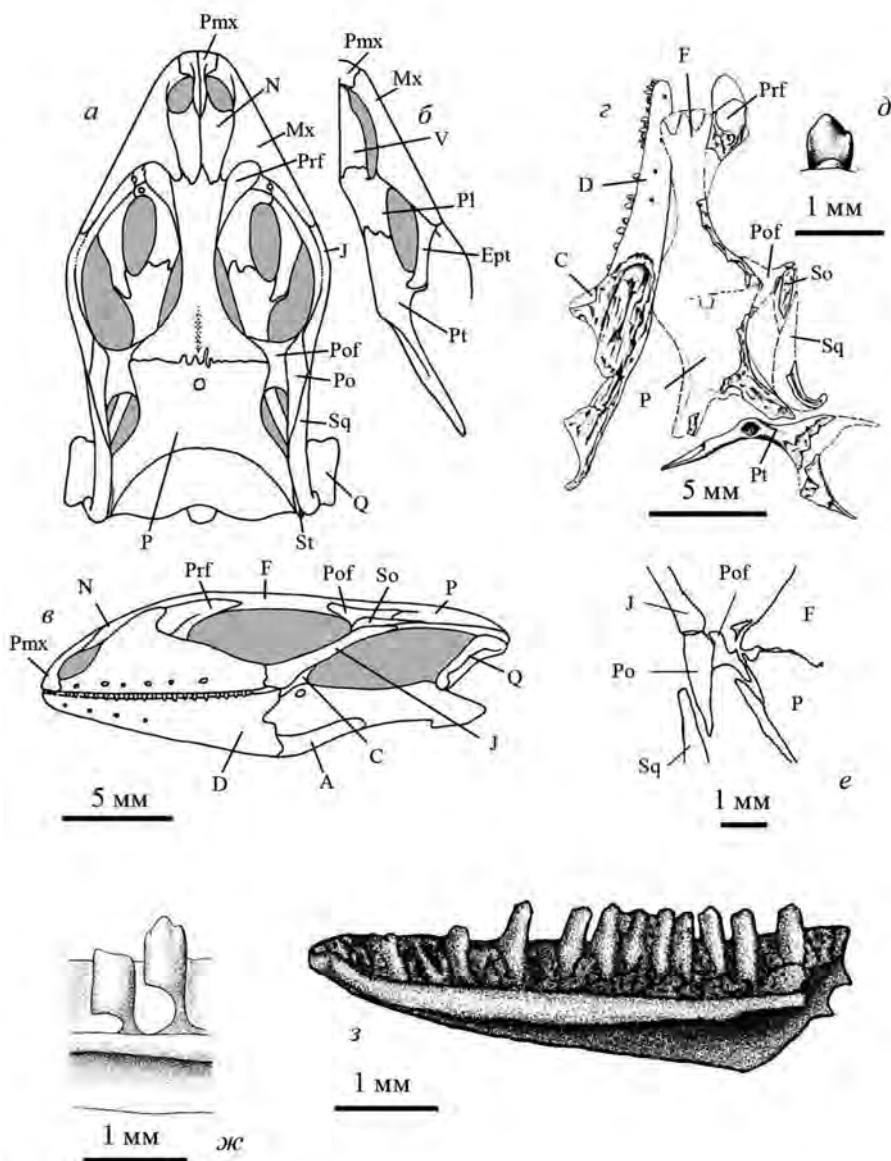


Рис. 49. Ископаемые ящерицы семейства Globauridae (Leptoglossa, Scincomorpha): а–в – реконструкция (по голотипу ZPAL, № MgR-III/40) черепа дорсально (а), вентрально (б) и лабиально (в) *Globaura venusta* Borsuk-Białynicka, 1988; поздний мел южной и центральной Монголии (Алифанов, 2000, рис. 25; 2012б, рис. 8; 2019а, рис. 4, а–в; Alifanov, 2000, фиг. 18.7); з, д – фрагмент черепа, правая ветвь нижней челюсти (з) и нижнечелюстной зуб (д) *Meuyasaurus cusafonti* Hoffstetter, 1965, голотип IPPS, № Mont. 10 (по: Hoffstetter, 1965, фиг. 2, В), е – передняя часть левой височной дуги *Meuyasaurus diazromerali* Evans et Barbadillo, 1997, экз. LH 13510, В (по: Evans, Barbadillo, 1997, фиг. 8, А); ранний мел Испании; ж – нижнечелюстные зубы *Durotrigia triconidens* Hoffstetter, 1967, голотип В.М, № R8122 (по: Hoffstetter, 1967, фиг. 8, С); титон–неоком Англии; з – правая зубная кость лингвально *Xhereidia artiana* Alifanov, 2019, голотип ПИН, № 3334/523 (Алифанов, 2019а, рис. 4, з); ранний мел центральной Монголии.

По Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012), семейство Globauridae родственно Scincidae и включает, кроме *Eoxanta lacertifrons* Borsuk-Bialynicka, 1988 (Eoxantidae), *Humenosaurus clarki* Gao et Norell, 2000 (в первоописании данная форма включена в состав Scincoidea; вероятно, принадлежит Paramacellodidae) из позднего мела Монголии. Другими авторами типовой род обсуждаемой группы рассмотрен в составе Scincomorpha incertae sedis (Gao, Norell, 2000) или Bainguidae (Conrad, 2008; см. «Anguidae»).

Древнейший глобаурид Центральной Азии – *Khereidia aptiana* Alifanov, 2019 – происходит из апта – альба Монголии. Он обладает трехвершинными зубами (рис. 49, з).

Р а г а с е л л о д и д а е (Leptoglossa, Scincomorpha). По Р. Эстесу (Estes, 1983а), семейство весьма близко к современным Cordylidae и «...осмысленно только для обособления некоторых юрских форм, которые из-за отсутствия данных о строении височной области не могут быть отнесены к голоценовому семейству...» (Estes, 1983а, с. 115). Наличие височных дуг у *Changetisaurus estesi* Nesselov 1992 (рис. 50, а, б; табл. X, фиг. 1–4) из поздней юры Казахстана показывает присутствие у парамацеллодид верхних височных окон, которых нет у представителей современного семейства.

Типовой род семейства – *Paramacellodus* Hoffstetter, 1967 – описан по находкам челюстных костей, позвонков и изолированных остеодерм прямоугольной формы из юрскораннемеловой формации пурбек в Англии (Hoffstetter, 1967). По результатам кладистического анализа парамацеллодид иногда рассматривают в составе Anguimorpha (Conrad, 2008). Этой гипотезе противоречит строение нижней челюсти, типичное для сцинкоморф. Вместе с тем по типу неба и наличию прямоугольных остеодерм парамацеллодиды не соответствуют представлению о базальности в составе сцинкоморф (Gauthier et al., 2012), являясь несомненными родственниками современных кордилид, о чем писал Р. Эстес.

Семейство известно также из поздней юры нескольких стран Европы (Seiffert, 1973; Richter, 1994), поздней юры (Broschinski, 1999) и раннего мела (Richter, 1994) Африки, поздней юры Северной Америки (Prothero, Estes, 1980). Оно представлено в Центральной Азии: от средней юры Кыргызстана (*Changetisaurus estesi* Nesselov, 1992) до позднего мела Монголии (*Parmeosaurus scutatus* Gao et Norell, 2000; рис. 50, в, г). Наиболее полной является находка (скелет на породе) *Sharovisaurus karatauensis* Hecht et Hecht, 1984; табл. XI, XII) из поздней юры Казахстана. Последняя форма, кроме сцинкоморфного типа строения нижней челюсти, отличается наличием остеодерм прямоугольной формы, как у Paramacellodidae. При этом у *Sh. karatauensis* они формируют сплошной остеодермальный панцирь, что, видимо, является одной из диагностических особенностей обсуждаемого ископаемого семейства.

Фрагментарные находки парамацеллодид известны также из раннего мела России (*Paramacellodus* sp.: Averianov, Skutchas, 1999; Paramacellodidae gen. indet.: Алифанов, 2012) и Монголии (*Naimanosaurus dinosauroaequalis* Alifanov, 2019; рис. 50, д). Последняя форма отнесена к Paramacellodidae на основании сходства строения ее зубов с зубами *Changetisaurus estesi* Nesselov, 1992, о котором речь шла выше и которого мы признаем несомненным представителем семейства. *Ch. estesi* и *N. dinosauroaequalis*,

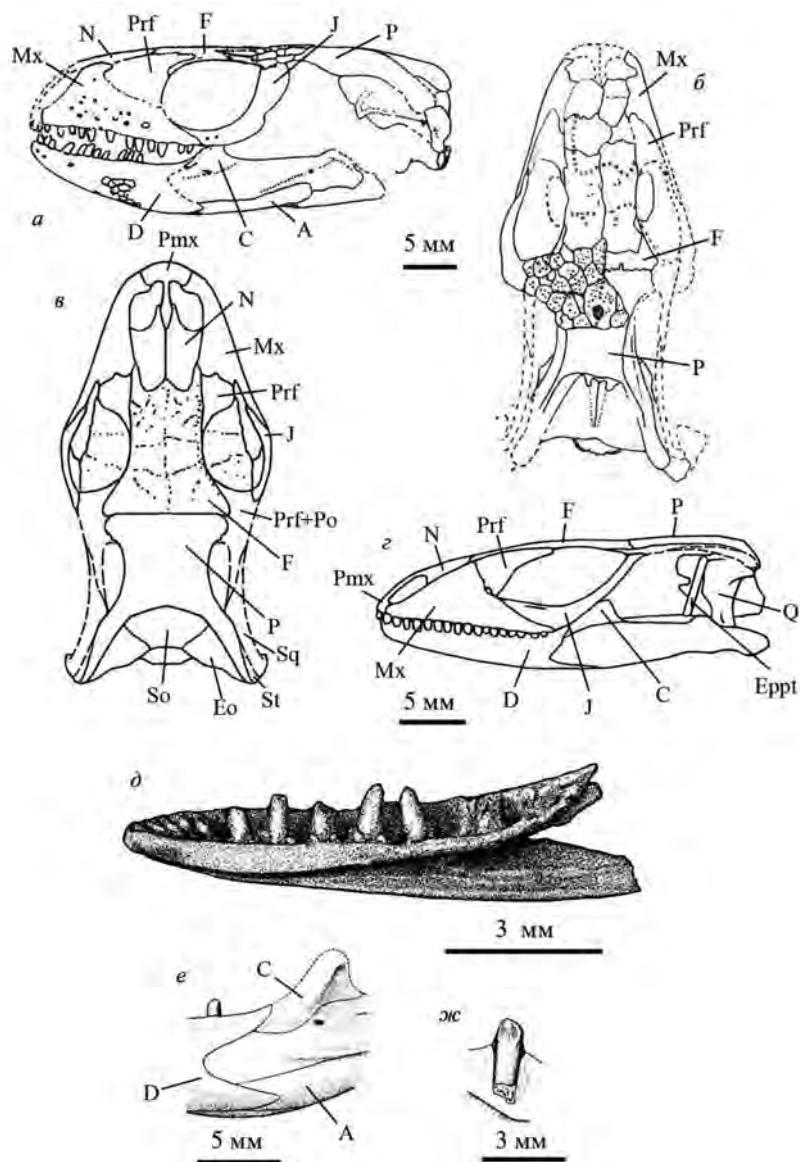


Рис. 50. Представители ископаемого семейства Paramacellodidae (Leptoglossa, Scincomorpha): a, б – череп и нижняя челюсть лабиально (a) и дорсально (б) *Changetisaurus estesi* Nessov, 1992, экз. ЗИН РНТ, № F89 (по: Федоров, Несов, 1992, рис. на с. 126, фиг. a, б; Алифанов, 2012б, рис. 10; 2019а, рис. 5, a, б); средняя юра Киргизии; в, з – реконструкция (по голотипу IGM, № 3/139 и экз. IGM, № 3/140) черепа дорсально (з) и лабиально (в) *Parmeosaurus scutatus* Gao et Norell, 2000, (по: Gao, Norell, 2000, фиг. 25 A, D, F; Алифанов, 2019а, рис. 5, д, з); поздний мел Монголии; д – правая зубная кость лингвально *Naimanosaurus dinosauroaequalis* Алифанов, 2019, голотип ПИН, № 3334/516 (Алифанов, 2019а, фиг. 5, з); ранний мел центральной Монголии; e, ж – фрагмент левой ветви нижней челюсти лабиально (e) и нижнечелюстной зуб (ж) *Becklesisaurus scincoides* Hoffstetter, 1967, экз. BMNH, № R8082 (по: Hoffstetter, 1967, фиг. 7, A, часть, 7, C; Алифанов, 2019а, рис. 5, e, ж); титон – неоком Англии.

как и *Becklesisaurus scincoides* Hoffstetter, 1967 (*Paramacellodus oweni* sensu Estes, 1983) из титона – неокома Англии (рис. 5, *e, ж*), представляют в составе парамачеллодид линию крупнозубых форм.

G e k k o n i d a e s. l. (*Gekkota*, *Lacertognatha*). Как уже отмечалось, геккоты (*Gekkota*) – обширная группа ящериц, представители которой обладают довольно специфическим набором черепных признаков, что делает их легко распознаваемыми таксономически. Хотя древнейшие находки происходят из апта – альба Монголии (*Noburogekko suchanovi*: Алифанов, 1989; Daza et al., 2012b; табл. XIII, фиг. 1–4) и альб-сеноманского янтаря Бирмы (*Cretagekko burmae*: Arnold, Poinar, 2008; Daza et al., 2016), палеонтология пока не вносит существенных фактов для объяснения хода эволюции этой группы.

Ископаемые материалы из Монголии предполагают наличие среди *Gekkonidae* s.l. двух эволюционных линий, которые остеологически друг с другом полностью сливаются. Символизируют эти линии две формы: *Noburogekko suchanovi* Алифанов, 1989 из раннего мела и *Gobekko cretacicus* Borsuk-Białynicka, 1991 из позднего мела. Судя по *N. suchanovi*, в одной из них опережающими темпами шла тубуляризация лобной кости, тогда как тубуляризация зубной кости еще не началась или не завершилась. Во второй линии, судя по *G. cretacicus*, процесс был противоположным. У современных форм полная тубуляризация лобной и зубной костей выражена одновременно. Исключение составляет афро-азиатский *Pristurus* (скальные гекконы). У этой формы нисходящие отростки лобных костей короткие и не смыкаются (Daza et al., 2012b), т. е. не полностью тубулярны, как у *G. cretacicus*.

L a c e r t i d a e (*Lacertia*, *Lacertognatha*). Традиционно группу рассматривают в составе надсемейства *Lacertoidea*. По молекулярным данным (см. главу II) она обособлена от типичных сцинкоморф и представляет собой сестринскую к *Amphibaenia* группу. Эта гипотеза ранее не выдвигалась и не может быть как-либо обоснована морфологически. Сомнительна также связь лацертид с макротейидами из-за различий в строении неба и крыши черепа, например по строению чешуйчатых костей, которая у первых имеет сцинкогеккономорфный, а у вторых – игуаниевый тип.

Наибольшее сходство по строению черепа с *Lacertidae* проявляют южноамериканские *Gymnophthalmidae*. Оно, кроме диплоглоссопалатинарности, заключено в строении нижней челюсти (в нем отмечается отсутствие короноидного отростка зубных костей и развитие лабиального отростка венечных костей). Лацертид характеризует относительно короткий ангулярный отросток зубной кости, а также утрата верхнего височного окна (отмечено и у некоторых гимнофтальмид) и прирастание остеодерм головы к костям крыши черепа.

Древнейшие несомненные представители *Lacertidae* происходят из палеоцена Европы и демонстрируют здесь заметное родовое и видовое разнообразие (Augé, 2005). В Центральной Азии группа появляется в виде рода *Lacerta* сравнительно поздно, начиная с раннего олигоцена.

T u r i n a m b i d a e (*Iguanota*, *Iguania*). Таксономическое разделение тейид (*Teiidae* s.l.) на макро- и макротейид (*Gymnophthalminae*) произвел Р. Эстес (Estes, 1983a) под влиянием целого ряда позднемеловых находок, классифицированных им в семействе *Teiidae*, размещенного в составе сцинкоморфного

надсемейства Lacertoidea. Названные находки классифицированы в составе подсемейства Polyglyphanodontinae, в которое, кроме ряда проблематичных форм, включены несомненные ископаемые представители макротейид. К числу последних относится, например, *Chamops segnis* Marsh, 1892 (рис. 51, а). Интересно, что некоторые другие ископаемые виды, очевидно, близкие к последнему (например, *Leptochamops denticulatus* Estes, 1964 и *Meniscognathus altmani* Estes, 1964 из верхнемеловых отложений Северной Америки; рис. 51, б, в), классифицированы в составе современных Teiinae s.str.

Филогенетические связи макротейид в новом объеме активно обсуждали позднее. В фенокладистических построениях их либо продолжали связывать с полиглифанодонтиями (Nydam et al., 2007; Conrad, 2006), либо рассматривали удаленно от них (Алифанов, 2000, 2012б; Gauthier et al., 2012). По данным молекулярной систематики, напомним, макро- и микротейиды приняты в традиционном объеме и представлены в родстве с парой, объединяющей Lacertidae и Amphisbaenia.

Ключевые морфологические особенности макротейид заключены в строении неба и нижней челюсти, которые не позволяют прямо связать эту группу с какими-либо сцинкогеккономорфами, в том числе с Gymnophthalmidae и Lacertidae. Вероятно, нет их непосредственного родства с мозазаврами, с которыми они проявляют значительное краниологическое сходство (Алифанов, 2000).

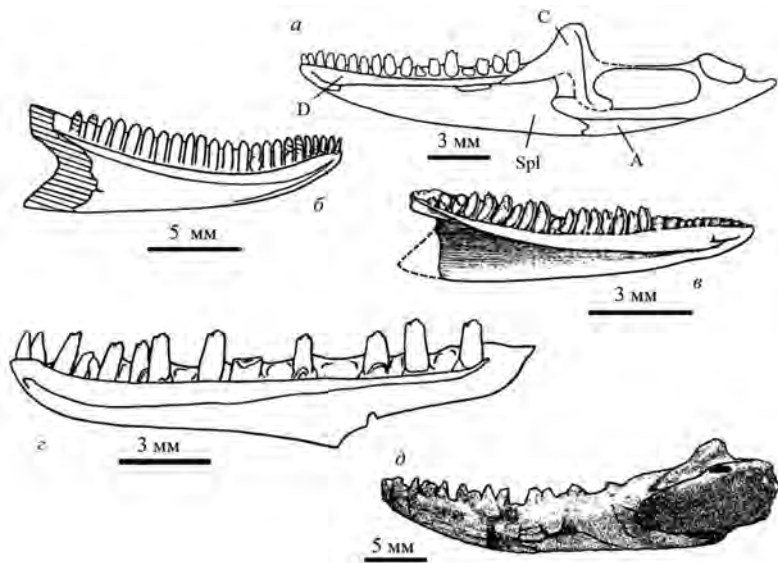


Рис. 51. Ископаемые ящерицы микроотряда Turpinambidae (Teiomorpha, Iguanota): а – реконструкция правой ветви нижней челюсти лингвально *Chamops segnis* Marsh, 1892 (по: Estes, 1983а, фиг. 22, часть); б – левая зубная кость *Leptochamops denticulatus* Estes, 1964, экз. USMN, № 16514 (Estes, 1964, фиг. 58); в – левая зубная кость лингвально *Meniscognathus altmani* Estes, 1964, голотип USMP 46610 (по: Estes, 1964, фиг. 53); поздний мел США (Вайоминг); з – правая зубная кость лингвально *Leptochamops* sp., экз. ПИН, № 3139/10 (Алифанов, 2000; рис. 30, е; 2012б, рис. 28); поздний мел южной Монголии; д – фрагмент левой зубной кости лабиально *Barbatteius vremiri* Venzel et Codrea, 2015, голотип UBB V.440 (по: Venzel, Codrea, 2016, фиг. 6, А); поздний мел Венгрии.

Скорее всего, макротейиды представляют собой одну из групп в составе таксона *Iguania*. При этом они больше связаны тесным родством с игуаноморфами, чем с линиями, ведущими к современным «хамелеонам» и «агамам».

Меловые находки макротейид первоначально были представлены в составе тех или иных семейств игуаний (Marsh, 1892; Camp, 1923; Gilmore, 1928). В дальнейшем описания новых в основном фрагментарных позднемеловых форм из Северной Америки опубликованы под более точными определениями (Estes, 1964; Gao, Fox, 1991, 1996 и др.). Представителей группы предварительно указывали в позднем мелу (Valencia et al., 1990; Albino, 1996) и палеоцене Южной Америки (Estes, 1983a; Albino, 1996). Достоверно они известны также из позднего мела Центральной Азии (cf. *Leptochoamops* sp.; рис. 51, з; табл. XIV, фиг. 1) и Европы (*Barbatteius vremiri*; рис. 51, д; *Oardasaurus glyphis*: Venczel, Codrea, 2016; Codrea et al., 2017).

Современные и ископаемые макротейиды обладают двухвершинными зубами, которые либо предшествуют серии зубов с несимметрично трехвершинной верхушкой, либо составляют всю часть зубного ряда (см. MacLean, 1974; Presh, 1974). Это обстоятельство предполагает первичную двухвершинность, что лучше объясняет ряд вторичных одонтологических специализаций. Напомним, у *Teius* и *Dicrodon* (*Teiinae* s.l.), которые, как и современные *Callorhina* и *Cnemidophorus*, обладают только двухвершинными зубами, происходит постепенное (в пределах зубного ряда) смещение передней дополнительной вершинки на лингвальную сторону зуба. В итоге задние зубы у этих форм приобретают необычную специализацию: поперечную ориентацию расширенных верхушек. Такие преобразования произошли на фоне другой группы макротейид (*Kentorhina*, *Ameiva*, *Crocodylurus*, *Tupinambis*, *Dracaena*), у зубов представителей которой формируется трехвершинность за счет дополнительной задней вершинки.

Строение зубной системы макротейид с учетом их древней истории и таксономической обособленности в перспективе могут послужить основой для перераспределения современных родов. Такие таксономические перестройки уже начаты в результате открытия новых ископаемых форм. Например, ряд известных по фрагментам челюстей с зубами позднемеловых макротейид рассматривают в ископаемом подсемействе *Chamopsinae* (*Chamopsinae*: Denton, O'Neill, 1995) или в семействе *Chamopidae* (*Chamopsidae*: Makády, 2013). Однако диагностировать последний таксон надежно не удастся. Большинство его представителей обладает трехвершинностью и соответствует *Tupinambidae*. По крайней мере, одна макротейидообразная форма из маастрихта Румынии (*Oardasaurus glyphis* Codrea et al., 2017) обладает только двухвершинными зубами. В первоописании она классифицирована в составе самостоятельного семейства *Barbatteidae*.

Нами микроотряд *Teiimorpha* предварительно принят в составе семейств *Teiidae* s.l. (*Teius*, *Dicrodon*) и *Tupinambidae* s.l.

С точки зрения истории изучения тупинамбид, интерес представляет ящерица из альб-сеноманского янтаря Бирмы. Она отнесена к ископаемому *Leptochoamops* [sp.] (Daza et al., 2016; фиг. 4, J-A, J-B) по фрагменту верхнечелюстной кости с зубами. Однако, судя по симметрично трехвершинным

зубам, бирманская ящерица принадлежит представителю другой группы, не исключено, игуаноморфам.

Paravaranidae (Mosasauria, Iguanomorpha). Проблема филогенетических связей мозазаврообразных ящериц стояла в центре многих ранних классификаций. В них чаще всего указывали на тесное родство ископаемой группы с варанидами (Fürbringer, 1900; Pregill et al., 1986 и др.), иногда в рамках общего таксона Platynota (Camp, 1923; McDowell, Bogert, 1954; Russell, 1967; Carroll, Debraga, 1992 и др.). Есть сторонники точки зрения о связи мозазавров со змеями (Lee, 1998), в том числе при совмещении данных фенокладистических и генотипических исследований (Lee, 2005, 2009). Ряд авторов отводит мозазаврообразным ящерицам место у основания сцинкогеккономорф (Caldwell, 1999) и ящериц в целом (Gauthier et al., 2012).

Последнее представление основано на отличиях мозазавров от варанообразных ящериц по типу неба, замены зубов, наличию зигосфен-зигантрального сочленения позвонков и на допущении параллельного сходства по ряду признаков с платинотами. Нами для мозазавров установлено значительное сходство с современными игуаниями. Оно состоит в непарности лобной кости, субтреугольной форме ретроартикулярных отростков, а также в положении теменного отверстия на лобно-теменном шве, разрастании медиального отростка заглазничных костей позади заднелобной кости. Перечисленные признаки характерны и для макротейид. Однако диплоглоссопалатинарный тип неба сближает мозазавров именно с игуаноморфами.

В настоящей работе, как и ранее (Алифанов, 2012б), микроотряд Mosasauria принят в составе надсемейств Mosasaurioidea (Mosasauridae, Aigialosauridae и Dolichosauridae) и Bavarisaurioidea. Основанием для установления последнего таксона стала небольшая мозазаврообразная ящерица из позднего мела Монголии – *Paravaranus angustifrons* Vorsuk-Bialynicka, 1984 (рис. 52, а–в; табл. XIV, фиг. 3–5). Последняя форма по строению черепа проявляет сходство с мозазавридами, отличаясь от них рядом архаичных (например, сохранением носовых костей, многорядными зубами на крыловидных костях, наличием конечностей наземного типа) и продвинутых (срастание носовых костей друг с другом и с предчелюстными костями) признаков. Имеет значение и захоронение остатков этой формы в континентальных отложениях (Алифанов, 2000). С родством параварана и мозазавроидей согласились и другие авторы (Rieppel et al., 2007; Conrad, 2008).

Bavarisauridae (Mosasauria, Iguanomorpha). Подобные параварану мозазаврообразные формы обитали в позднеюрской Европе. Речь, в первую очередь, идет о *Bavarisaurus macrodactylus* Hoffstetter, 1953 из Германии (Зольнгофен). Сначала он был представлен как *Homoeosaurus* Meyer, 1847 (Sphenodontidae). Позднее его относили к *Iguania* (Hoffstetter, 1955; Cocude-Michel, 1963 и др.) и *Gekkota* (Hoffstetter, 1964). Хотя для этого весомых оснований нет, последнее определение не раз воспроизводили впоследствии (Estes, 1983а; Evans, 1994b). В настоящее время *B. macrodactylus* рассматривают базальной группой либо всех ящериц (Evans, 1998), либо *Scincogekkonomorpha* (Conrad, 2008). Интересно, что один из образцов данной формы обнаружен на сланцевой плите со скелетом (в области желудка) тероподного динозавра *Compsognathus longipes* Wagner, 1859 (Ostrom, 1978).

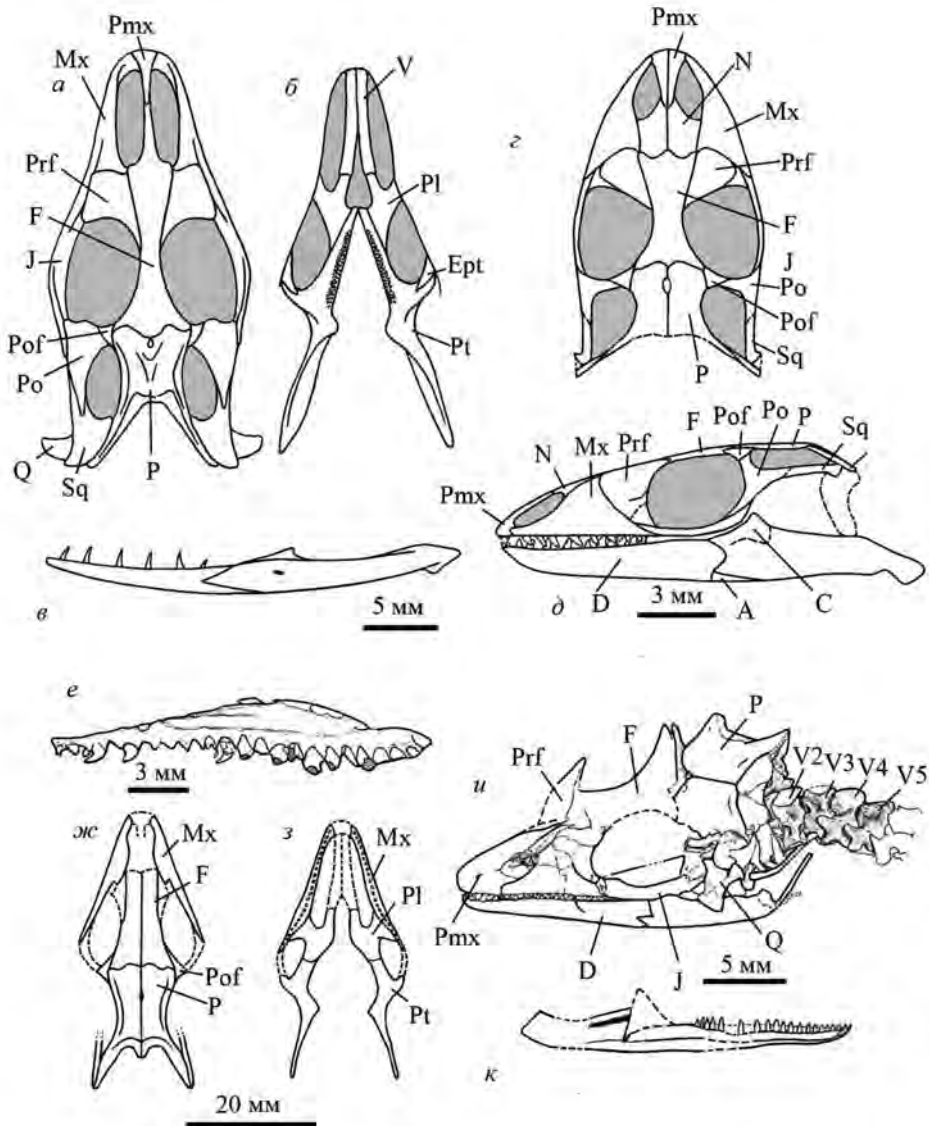


Рис. 52. Ящерицы ископаемого надсемейства Bavarisauroidea (Mosasauria, Iguanota): *a–в* – реконструкция (по голотипу ZPAL, № MgR-1/67 и экз. ПИН, № 4487/15) черепа дорсально (*a*), небных стержней вентрально (*б*) и правой ветви нижней челюсти лабиально (*в*) *Paravaranus angustifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984, *Paravaranae* (Алифанов, 2000, рис. 32; 2012б, рис. 29); поздний мел Монголии; *г, д* – реконструкция черепа дорсально (*г*), лабиально (*д*) *Bavarisaurus macrodactylus* Hoffstetter, 1953, *Bavarisauridae* (по: Evans, 1994b, текст-фиг. 5, А, В); поздняя юра Германии; *е–з* – левая верхнечелюстная кость (*е*), голотип BMNH 48 388, и реконструкция черепа дорсально (*ж*) и вентрально (*з*) *Parviraptor estesi* Evans, 1994, *Huehuecuetzpalliidae* fam. nov. (по: Evans, 1994a, текст-фиг. 5, 6, а); ранний мел Англии; *и, к* – череп лагери-дорсально (*и*) и нижняя челюсть лингвально (*к*) *Huehuecuetzpalli mixtecus* Reynoso, 1998, экз. IGM4185, *Huehuecuetzpalliidae* fam. nov. (Reynoso, 1998, фиг. 5, а, с); ранний мел Мексики.

Переизучение *Bavarisaurus macrodactylus* Hoffstetter, 1953 позволило С. Эванс (Evans, 1994 b) создать реконструкцию его черепа (рис. 52, з, д). Указанный с ее помощью комплекс признаков совпадает с характеристиками *Paravaranus angustifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984 из позднего мела Монголии, хотя и не позволяет сблизить оба рода прямо.

В Центральной Азии баваризавриды, предположительно, представлены типовым родом из раннего мела Монголии (табл. XIV, фиг. 2).

Кроме *Bavarisaurus macrodactylus* Hoffstetter, 1953 из средней юры – раннего мела Англии и поздней юры Португалии, по очень фрагментарным материалам установлена еще одна форма – *Parviraptor estesi* Evans, 1994 (рис. 52, е–з). Этот вид классифицирован в составе разных групп: *Platynota* (Evans, 1994a), *Gekkonomorpha* (Congrad, 2008) или *Anguimorpha* (Evans et al., 2006). Существует мнение о принадлежности *P. estesi* к так называемым ранним змеям (Caldwell et al., 2015), к которым относят известные по отдельным костям, в целом проблематичные формы из средней юры Англии (*Eophis underwoodi* Caldwell et al., 2015), поздней юры США (*Diablophis gilmorei* Caldwell et al., 2015) и Португалии (*Portugalophis lignites* Caldwell et al., 2015).

Для понимания филогенеза *Parviraptor estesi* Evans, 1994 и связанных с ним родством форм важной оказалась находка *Huehuesuetz palli mixtecus* Reynoso, 1998 из раннего мела Мексики (Reynoso, 1998). В основе описания этого вида лежат довольно полные материалы (рис. 52, и, к). По строению черепа *P. estesi* напоминает *Paravaranus angustifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984 и *Bavarisaurus macrodactylus* Hoffstetter, 1953, но отличается массивными и самостоятельными предчелюстными костями, контакт которых с лобной костью разделяет контакт носовых костей, и более многочисленными заостренными зубами. Позвонки *H. mixtecus* амфицельные (как у баваризавра), но в сочетании с зигосфен-зигантральным сочленением, как у *P. estesi*. Кроме этого, имеют место несросшиеся проксимальные тарзалии и зернистые остеодермы.

В первоописании *Huehuesuetz palli mixtecus* Reynoso, 1998 филогенетически рассмотрен базальной ящерицей. Однако данная точка зрения, поддержанная другими авторами (Gauthier et al., 2012), сомнительна из-за наличия у этого вида многочисленных и довольно специфических морфологических отклонений от возможного предка ящериц. Например, непарность лобных костей, редуцированные в размерах заднелобные кости и длинный медиальный отросток заглазничных костей. Данные признаки, скорее, характерны для игуаний. Разделенные носовые кости и заостренные зубы сближают мексиканскую форму с мозазаврообразными ящерицами. По Дж. Конраду (Congrad, 2008), она филогенетически близка к *Iguania*, но не в составе этой группы.

С нашей точки зрения, сочетание амфицельности и зигосфен-зигантрального сочленения позвонков сближает *Huehuesuetz palli mixtecus* Reynoso, 1998 с *Parviraptor estesi* Evans, 1994 и родственными ему видами (о них упомянуто выше как о «ранних змеях»). В целом указанная группа таксонов может быть рассмотрена в самостоятельном баваризавроидном семействе *Huehuesuetz palliidae* fam. nov.

Temudjiniidae (Iguanomorpha, Iguania). Как отмечено выше, в серии недавних фенокладистических работ по молекулярной систематике традиционные Iguanidae были разбиты на несколько семейств. Однако при образовании большинства новых семейств для них не удалось подобрать признаки краниологической специализации, что снижает ценность ревизии, особенно для обсуждения палеонтологических данных.

Проведенный нами анализ с использованием ископаемых данных (Алифанов, 2012б, 2013, 2016б) показывает, что разные подгруппы традиционного семейства обладают различными типами строения зубных костей. Опорным стало допущение о значении в филогенезе игуаноморф вариантов тубулярности (полной и неполной). На это указывает их раннее формирование и стабильность проявления (все они, например, отмечены, кроме современных, у позднемеловых и палеогеновых форм). Основные семейства игуаноморф могут быть также охарактеризованы по строению заднего края зубных костей и лабиального отростка венечных костей. Выше нами сказано о возможности трехкратного в филогенезе формирования сходства в строении заднего края зубных костей в составе игуаноморф современного типа (рис. 39), что может быть положено в основу таксономического деления группы.

Ископаемое семейство *Temujiniidae* обладает архаичным строением нижней челюсти (неполная тубулярность, укороченный тип строения заднего края зубной кости) и необычным по сравнению со всеми современными представителями игуаноморф строением височных дуг (заднелобные кости крупные, заглазничные кости не имеют длинного медиального отростка; рис. 38, а). Пока темуджинииды представлены единственным валидным видом – *Temujinia ellisoni* Gao et Norell, 2000 (рис. 53, а–с), который описан из позднего мела Монголии по относительно полным скелетным материалам, включая черепа. Еще одна форма из позднего мела Монголии – *Saichangurvel davidsoni* Conrad et Norell, 2007 – не обнаруживает краниологических отличий от предыдущей (Алифанов, 2012б), а указанный в составе этого же семейства *Magnuviator ovimonsensis* DeMar et al., 2017 (рис. 53, а–в) из кампана Северной Америки не показывает специфических признаков семейства. Скорее всего, последний вид принадлежит *Phrynosomatidae*.

Первоначально *Temujinia ellisoni* Gao et Norell, 2000 была включена в состав *Iguanidae* s.l. (Gao, Norell, 2000), а позднее рассмотрена в кладистическом таксоне *Gobiguania* (Conrad, Norell, 2007; Daza et al., 2012a), среди базальных игуаний (Conrad, 2008; Gauthier et al., 2012; DeMar et al., 2017) или в особом семействе и надсемействе в составе игуаноморф (Алифанов, 2012б). В ряде кладистических работ (Gauthier et al., 2012; DeMar et al., 2017) таксон использован в качестве семейства без ясного морфологического диагноза.

Важным обстоятельством изучения темуджиниид стало их открытие в раннем мелу Центральной Монголии, в местонахождении Хобур (рис. 53, д; табл. XV, фиг. 1). Ранее о находках игуаний в Хобуре сообщали как о *Priscagamidae* gen. indet. (Alifanov, 1993; Алифанов, 1993б), *Pleurodontagamidae* gen. indet. (Алифанов, 2000) и *Iguania* fam. indet. (Alifanov, 2000; Алифанов, 2012б), из которых первые определения ошибочны.

К микроотряду *Iguanomorpha* (*Iguanidae* s.l.) и семейству *Temujiniidae* материалы из Хобура отнесены недавно (Алифанов, 2018б), по характерному для представителей последней группы желобку, или удлиненной депрессии, на окципитальном крае лобной кости (рис. 53, *д*). Еще раньше в позднем альбе Узбекистана были обнаружены фрагментарные остатки игуании неясного систематического положения. Однако эта находка, как было показано, обладает тем же типом строения лобной кости, что и хобурская (рис. 53, *е*). Темуджиниид из Хобура – наиболее архаичный представитель группы, судя только по строению лобной кости. Вероятно, семейство специфично для конца раннего мела Центральной Азии, а в позднем мелу сохранилось как реликтовый элемент.

Phrynosomatidae (*Iguanomorpha*, *Iguania*). Семейство *Phrynosomatidae* (sensu: Frost, Etheridge, 1989), или «целопорины» (sensu: Savage, 1958; Etheridge, de Queiroz, 1988), в настоящее время принимается в виде трех условно выделяемых ветвей (групп): группа *Sceloporus* («типичная» форма и роды *Petrosaurus*, *Uta*, *Urosaurus* и *Sator*), песчаные (*Uma*, *Callisaurus*, *Sophosaurus*, *Holbrookia*) и рогатые (*Phrynosoma*) ящерицы.

По данным Р. Этериджа и К. де Кейроса (Etheridge, de Queiroz, 1988), всех фриносоматид объединяет следующий комплекс признаков: небольшой лабиальный отросток венечных костей; закрытый, но не сросшийся меккелев желобок; удлиненные зубные и укороченные пластинчатые кости; утрата зубов на небных костях; тонкие ключицы; увеличенные грудинные фонтанели; сокращенное число пресакральных позвонков и другие особенности строения. Добавим, что указанные признаки в большинстве случаев являются дополнением к основному диагнозу семейства, для которого, прежде всего, характерно специфическое строение зубных костей, проявляемое у типового рода. К последнему более всего близки песчаные ящерицы. Их представители все же более продвинуты по строению зубной кости (рис. 39, *а*).

У других неполнотубулярных игуаноморф ось лабиального отростка венечных костей направлена вентрально и незначительно налегает на зубную кость, как у *Srotaphytidae* (нормальный тип строения зубных костей) и у представителей группы *Sceloporus* (задний край зубных костей близок к удлиненному типу). Все группы этого морфотипа нами рассмотрены в составе надсемейства *Phrynosomatoidea* или *Phrynosomatidae* s.l. Часть из них может быть охарактеризована в самостоятельном семействе.

Сходство ряда позднемеловых центральноазиатских родов с типовой формой семейства *Phrynosomatidae* s.l. по признакам нижней челюсти стало для нас основанием выделить их в группу *Phrynosoma*, или *Phrynosomatidae* s.str. (Алифанов, 2013). На базальное положение ископаемых форм и *Phrynosoma* указывает короткий тип строения их зубных костей (супраангулярный отросток не распространяется за уровень переднего супраангулярного отверстия).

В состав группы *Phrynosoma* входят позднемеловые *Igua minuta* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 (рис. 53, *и, к*; табл. XV, фиг. 2–5), *Desertiguana gobiensis*, Alifanov, 2012 (табл. XV, фиг. 6, 7) и *Zapsosaurus sceliphros* Gao et Norell, 2000 из южной Монголии, а также *Anchaurosaurus gilmorei* Gao et Hou, 1995 из северо-восточного Китая.

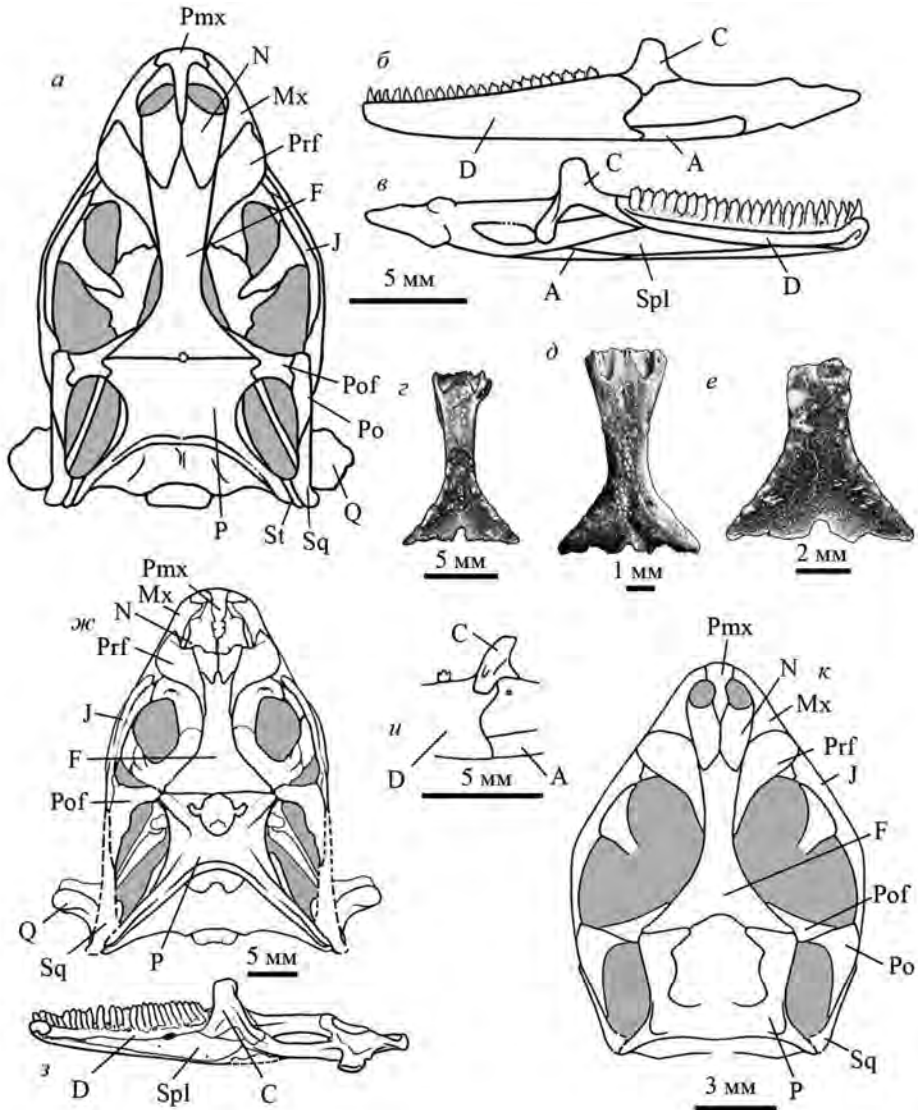


Рис. 53. Ископаемые ящерицы микроотряда Iguanomorpha (Iguanota): *a–в* – реконструкция (по голотипу IGM, № 3/63 и экз. IGM, № 3/858; Gao, Norell, 2000, фиг. 5, *b, c*; Conrad, Norell, 2007, фиг. 4, *a, 8, a*) черепа дорсально (*a*) и нижней челюсти лабиально (*б*) и лингвально (*в*) *Temudjinia ellisoni* Gao et Norell, 2000, *Temudjiniidae* (по: Алифанов, 2012б, рис. 30; Алифанов, 2018, фиг. 2, *a*); *г* – лобная кость (по голотипу IGM, № 3/63) *Temudjinia ellisoni* Gao et Norell, 2000, *Temudjiniidae* (по: Gao, Norell, 2000, фиг. 5, *a*); поздний мел Монголии; *д* – лобная кость *Temudjiiidae* gen. indet., экз. ПИН, № 3334/513 (по: Алифанов, 2018, рис. 1, *б*) поздний мел центральной Монголии; *е* – лобная кость *Temudjiiidae* gen. indet., экз. ЦНИГР Музей, № 40/12000 (по: Gao, Nessov, 1998, фиг. 2A); поздний мел Узбекистана; *ж, з* – реконструкция (по экз. MOR 7042) череп дорсально (*ж*) и правая ветвь нижней челюсти (*з*) лингвально *Magnuviator ovimonsensis* Demar et al., 2017, *Phrynosomatidae* (по: DeMar et al., 2017, фиг. 1, *д, е*); поздний мел США (Монтана); *и, к* – реконструкция (по экз. ПИН, № 4487/8) фрагмента левой ветви нижней челюсти лабиально (*и*) и череп дорсально (*к*) *Igua minuta* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991, *Phrynosomatidae* (по: Алифанов, 2000, рис. 33, *a, б*; Алифанов, 2012б, рис. 32); поздний мел Монголии.

Наиболее изученной по полному черепу фриносоматоидной ящерицей из позднего мела является *Igua minuta* Borsuk-Białynicka et Alifanov, 1991. Для данной формы характерны крупные заднелобные кости, разделяющие теменные и заглазничные кости (установлено по экз. ПИН, № 4487/8), что уникально для игуаноморф современного типа (у них заднелобные кости очень редко сохраняются в виде тонкого бумерангообразного элемента). В первоописании (Borsuk-Białynicka, Alifanov, 1991) данная форма представлена в составе *Iguania* fam. indet. Позднее нами (Alifanov, 2000; Алифанов, 2000) она сближена с так называемыми целопориновыми игуанами (sensu Etheridge, de Queiroz, 1988), или с *Phrynosomatidae* (sensu Frost, Etheridge, 1989). Иногда *I. minuta* кладистически рассматривали в родстве с *Opluridae* (Conrad, Norell, 2007; Conrad, 2008).

В позднем мелу Северной Америки, предположительно, представлены следующие фриносоматиды (окончательное таксономическое определение не позволяет фрагментарность находок): *Snephasaurus locustivorus* Gao et Fox, 1996; *Pariguana lancensis* Longrich et al., 2012 и *Magnuviator ovimonsensis* DeMar et al., 2017. Отметим, что каких-либо несомненных находок игуаноморф в позднем мелу Южной Америки и Европы нет. Предположительные игуаноморфы из маастрихта Испании, представленные фрагментами челюстей с трехвершинными зубами (Blain et al., 2010), могут принадлежать представителю другой группы.

Arretosauridae (Iguanomorpha, Iguania). Семейство выделил Ч. Гилмор (Gilmore, 1943) для классифицирования верхнеэоценового *Arretosaurus ornatus* Gilmore, 1943 из Внутренней Монголии (Китай), открытого Центральноазиатской экспедицией Американского музея естественной истории (Нью-Йорк). Единственный образец этого вида (рис. 54, а–г) представляет собой череп длиной 10–11 см и сочлененную с ним часть посткраниального скелета (шейные позвонки, ребра, фрагменты костей плечевого пояса и передних конечностей). В работе отмечено, что ископаемая форма, несомненно, принадлежит *Iguania*. Необычное сочетание признаков подтолкнуло Гилмора классифицировать ее в самостоятельное семейство – *Arretosauridae*, охарактеризованное как промежуточное между *Agamidae* s.l. и *Iguanidae* s.l.

В диагнозе отмечены широкий череп, остеодермальная скульптура на костях его крыши, сравнительно небольшие глазницы и верхние височные окна, отсутствие теменного отверстия, массивные скуловые кости, вентральное положение угловых костей и другие признаки. Из публикации следует, что на челюстях располагались мелкие конические и немного искривленные зубы, субплевродонтные (плевроакродонтные по Ч. Гилмору) по прикреплению. На верхнечелюстных костях они увеличены рostrально.

В дальнейшем обсуждение связей *Arretosaurus ornatus* Gilmore, 1943 происходило очень редко. Из них выделяется мнение Дж. Конрада (Conrad, 2008) о сходстве этого вида с «присагамидами» (о них речь пойдет ниже) из позднего мела Монголии, Китая и Узбекистана. Оно приведено без аргументации, но со ссылкой на необходимость переизучения палеогеновой находки. Вместе с тем группа, представленная многими позднемеловыми

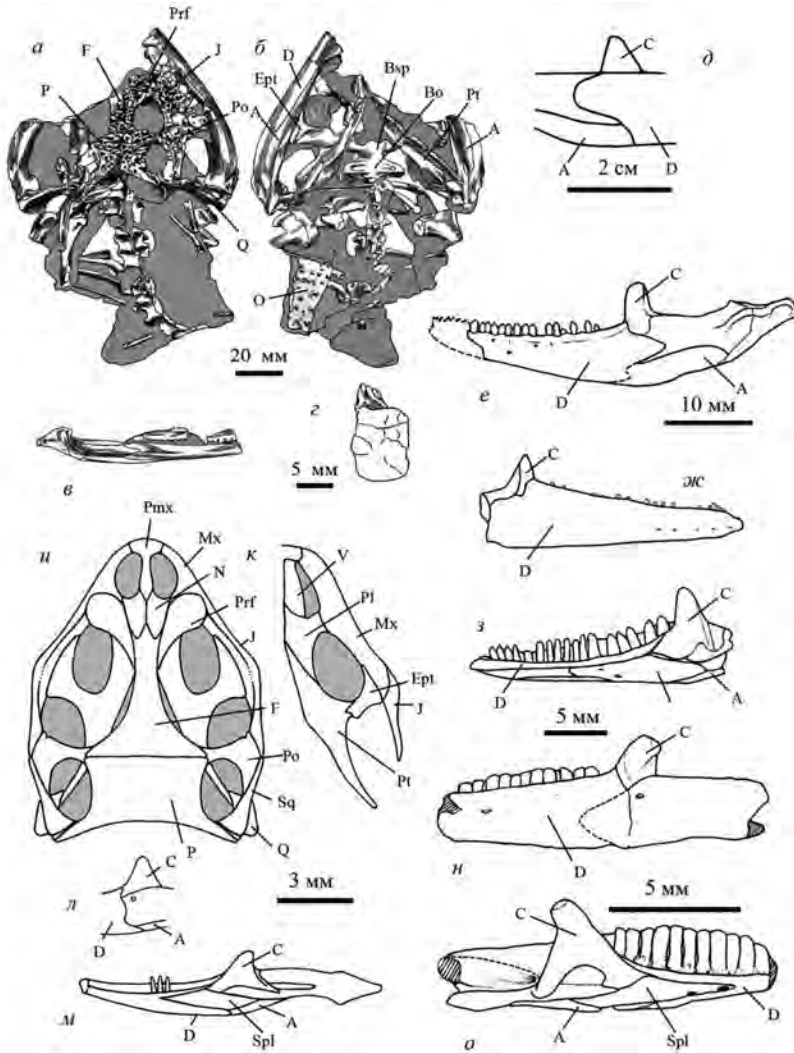


Рис. 54. Ископаемые ящерицы микроотряда Iguanomorpha (Iguanota): *a–z* – передняя часть скелета и черепа дорсально (*a*) и вентрально (*b*), правая ветвь нижней челюсти лабиально (*в*) и поперечно (*z*) *Arretosaurus ornatus* Gilmore, 1943; голотип AMNH, № 6706, Arretosauridae (Arretosauridae (по: Gilmore, 1943, фиг. 7, 9, 10a, 12c); поздний эоцен Китая (Внутренняя Монголия); *д* – реконструкция центральной части правой ветви нижней челюсти лабиально *Parasauromalus olseni* Gilmore, 1928, ?*Opluridae* (по: Estes, 1983a, фиг. 7, A); ранний – средний эоцен США (Вайоминг); *e* – нижняя челюсть лабиально *Babibasiliscus alxi* Conrad, 2015, голотип UWBM 89090, *Crotaphytidae* (по: Conrad, 2015, фиг. 5, часть); ранний эоцен США (Вайоминг); *ж, з* – фрагмент правой нижней челюсти лабиально (*ж*) и лингвально (*з*) *Geiseltaliellus lamandini* Filhol, 1877; голотип MNHN QU 17739, *Crotaphytidae* (по: Augé, 2005, фиг. 26, а, б); средний – поздний эоцен Франции; *и–м* – реконструкция (по голотипу ZPAL, № MgR-I/119; череп дорсально (*и*) и вентрально (*к*) и нижняя челюсть лабиально (*л*) и лингвально (*м*) *Polrussia mongoliensis* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991, *Polrussiidae* (по: Borsuk-Bialynicka, Alifanov, 1991, фиг. 4, b, 5; Алифанов, 2000, рис. 33, в–д; Alifanov, 2000, фиг. 18.1, a, b, d; Алифанов, 2012б, рис. 31); поздний мел Монголии; *н, о* – нижняя челюсть лабиально (*н*) и лингвально (*о*) *Xihaina aquilonia* Gao et Hou, 1995, голотип IVPP V10030, *Polrussiidae* (по: Gao, Hou, 1995, фиг. 7); поздний мел Китая (Внутренняя Монголия).

видами (ряд из них описан по полночерепным материалам), выглядит морфологически монолитно, а ее морфологические особенности диагнозу арретозаврид не отвечают. Например, у прискамид и их родственников свойственная *A. ornatus* субплевродонтия не известна. Кроме этого, «прискагамы» на территории Азии вымерли до начала кайнозоя.

Р. Эстес (Estes, 1983a) отметил тесную филогенетическую связь *Arretosaurus ornatus* Gilmore, 1943 с *Iguanidae* [s.l.], сохранив все же для ископаемой формы отдельное семейство. Ранее нами (Алифанов, 2000) допущена близость *Arretosauridae* современным *Tropiduridae* и *Crotaphytidae*, на основании совпадения некоторых признаков нижней челюсти. В настоящее время мы можем отметить значительное краниологическое сходство *Arretosauridae* с мадагаскарским *Chalarodon* (*Opluridae*), у которого, в отличие от типового рода этого семейства, отмечен не удлинненный, а нормальный тип строения зубной кости (рис. 37, *к-м*), а также миниатюрный лабиальный отросток венечных костей (у *Arretosauridae* он не установлен).

Различия в строении зубной кости мадагаскарских *Oplurus* и *Chalarodon* свидетельствуют о раннем расхождении этих форм, что не исключает их возможной классификации в составе разных семейств. Или следует предположить, что сходные преобразования зубной кости в разных группах фриносоматоидей могли происходить независимо. И то, и другое не исключает существования среди оплюрид двух параллельных филогенетических линий, одну из которых представляет *Oplurus*, а другую – *Chalarodon*. По строению зубной кости к *Opluridae* близок также *Parasauromalus* Gilmore, 1928 из эоцена Северной Америки (рис. 54, *д*).

Arretosaurus ornatus Gilmore, 1943 – не единственная ископаемая игуаноморфная ящерица, обнаруженная на территории Центральной Азии. К последним имеет отношение *Hemishinisaurus latifrons* Li, 1991 из позднего эоцена Китая (Li, 1991b), охарактеризованный по непарной лобной и предлобным костям, а также по фрагменту верхнечелюстной кости с зубами. В первоописании вид включен в состав семейства *Xenosauridae* (*Anguimorpha*, *Scincogekkonomorpha*), что вызывает сомнение из-за вырезки заднего края лобной кости на линии лобно-теменного шва, как у типичных *Iguania* (у *Scincogekkonomorpha* теменное отверстие обычно сформировано в поле теменной кости или отсутствует, как у современных *Xenosauridae*). *H. latifrons* сходен с *Arretosauridae* по наличию бугорков на поверхности лобных и предлобных костей. Ряд форм арретозаврид установлен из среднего эоцена и раннего олигоцена южной и юго-восточной Монголии (табл. XVI, фиг. 1–13, XVII, фиг. 1–7).

В палеогене Северной Америки и Европы семейство не известно. Для этих территорий, скорее, характерно такое фриносоматоидное семейство, как *Crotaphytidae* (в современности группа представлена родами *Crothaphytus* и *Gambelia*), к которым принадлежат виды рода *Geiseltaliellus* Kuhn, 1877 (рис. 54, *е*) из палеогена Центральной Европы и *Babibasiliscus alxi* Conrad, 2015 (рис. 54, *ж, з*) из эоцена Северной Америки.

R o l l i s s i d a e (*Iguanomorpha*, *Iguania*). У полнотубулярных игуаноморф трансформация зубных костей проходила в двух филогенетических линиях, судя по форме лабиального отростка венечных костей, срав-

нительно небольшой (ориентирован вентрально или вентро-окципитально) или крупный (ориентирован ростро-вентрально). Первый вариант отмечен у представителей надсемейства *Corytophanoidea* (рис. 37, б). Судя по укороченному типу строения зубной кости, семейство позднемеловых ящериц *Polrussidae* Alifanov, 2018 – самое архаичное звено последнего надсемейства. В него, кроме этого, входят *Corytophanidae*, *Polychrotidae* (нормальный тип) и *Tropiduridae* (удлиненный тип).

Семейство *Polrussiidae* Alifanov, 2018, известное по находкам из верхнемеловых отложений Монголии (*Polrussia mongoliensis* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991; рис. 54, и, м) и Китая (*Xihaina aquilonia* Gao et Hou, 1995; рис. 54, н, о), в современности не представлено. Лучше всего морфологически изучен миниатюрный вид из южной Монголии с необычными для игуаний коническими зубами. Эту форму рассматривали в родстве с *Igua minuta* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 (*Iguania* fam. indet.: Borsuk-Bialynicka, Alifanov, 1991), сцелопориновыми игуанами, или с *Phrynosomatidae* (Alifanov, 2000; Алифанов, 2000), *Opluridae* (Conrad, Norell, 2007; Conrad, 2008). Данные определения не учитывали установленные нами особенности морфологической эволюции игуаноморф.

Gilmoretiidae (*Macrocephalosauria*, *Rhiptoglossa*). Семейство установлено под названием «*Macrocephalosauridae*» А. Сулимским (Sulimski, 1975) для необычных ископаемых ящериц, сходных с описанным ранее *Macrocephalosaurus ferrugenosus* Gilmore, 1943 из позднего мела центральной Монголии (рис. 55, а, б). В составе группы последний автор представил новые формы – *Macrocephalosaurus chulsanensis* Sulimski, 1975 и *Darchansaurus estesi* Sulimski, 1975 (табл. XVIII, фиг. 3, 4). Если Сулимский рассматривал макроцефалозаврида в рамках инфраотряда *Scincomorpha* без дальнейшей детализации филогенетических связей, то Р. Эстес (Estes, 1983а) включил их в современное семейство *Teiidae* и его ископаемого подсемейства *Polyglyphanodontinae* наряду с другими проблематиками.

Позднее при обсуждении макроцефалозаврида одни авторы ссылались на неопределенность их родственных связей внутри скинкоморф (Gao, Norell, 2000), а другие воспроизводили концепцию *Polyglyphanodontinae* Р. Эстеса, иногда придавая последнему таксону другой систематический ранг. Например, его рассматривали в качестве семейства в рамках таксона *Macroteiida*, сестринского по отношению к *Teiidae* (Conrad, 2008) или в составе кладистического таксона *Borioteioidea* (Nydham et al., 2007), сестринского *Teiidae* s.l. Бориотейоиды включают также такие таксоны как *Chamops* Marsh, 1892 (см. раздел «*Tupinambidae*») и *Prototeius* Denton, O'Neill, 1995 (см. раздел «*Mongolochamoridae*»). Предлагалось также отделить ископаемую группу инфраотрядом *Polyglyphanodontia*, представляющего собой особый ствол ящериц (Gauthier et al., 2012). По данным интегративного анализа, последний таксон представлен группой, состоящей в сестринском родстве с игуаниями (Reeder et al., 2015).

Многочисленные находки из сборов ССМПЭ/СРМПЭ продемонстрировали полиморфизм макроцефалозаврида по большому спектру морфологических признаков и позволили расширить список родов в его составе. В итоге возникла возможность пересмотра родственных связей этой

группы и ее таксономического ранга. В частности, в составе семейства было выделено подсемейство *Mongolochamopinae* (Алифанов, 1993а), которое позднее (Алифанов, 2000) стало семейством в составе инфраотряда *Macrocephalosauria*. Для последнего было показано отсутствие непосредственной связи со *Scincomorpha* и *Polyglyphanodontidae*, а также предложена гипотеза родства с игуаниями. В составе собственно *Macrocephalosauridae* выделены новые таксоны из позднего мела Монголии: *Macrocephalosaurus sulimskii* (рис. 55, з), *Aprisaurus bidentatus*, *Macrocephaleon chulsanensis* и *Tuberocephalosaurus pompabilis* (Алифанов, 2000).

Впоследствии выяснилось, что название типового рода семейства – *Macrocephalosaurus* – преокупировано (использовано для ринхозавра из триаса Бразилии) и заменено на *Gilmoretei* вместе с названием семейства – *Gilmoreteiidae* (Langer, 1998).

По строению и положению носовых костей нами *Gilmoreteiidae* разделены на два подсемейства: *Gilmoreteiinae* и *Tuberocephalosaurinae*. С точки зрения классификации, интерес представляет также упомянутый в главе I *Tianyusaurus zhengi* Lu et al., 2008 (Lü et al., 2008; Mo et al., 2010) из позднего мела Китая. Судя по вырезке между носовыми костями (рис. 55, з), отсутствию протяженного контакта между предлобными и носовыми костями, а также наличию инфраорбитальных окон, данный вид может представлять раннюю эволюционную линию в составе семейства. В одной из работ указана связь *T. zhengi* с гилмортейидами, обладающими клыкообразными зубами (Mo et al., 2010). Однако заметим, что такие зубы возникали у представителей семейства неоднократно (Алифанов, 2000).

Яркая специфика макроцефалозавров, кроме их зубной системы (зубы сублевродонтные по прикреплению, лопаткообразные по форме и разделены верхушечно на серию дополнительных зубчиков), заключена в строении передней части височных дуг, где заглазничные кости раздвоены латерально для крестообразного контакта также с двойным медиальным отростком заднелобных костей (рис. 55, б, в). Это усложненный вариант строения височных дуг, при котором медиальный отросток заглазничной кости вложен в желоб заднелобной кости (рис. 11, ж–и). С игуаниями современного типа макроцефалозавров сближают субтреугольное строение ретроартикулярных отростков, тенденция к расположению теменного отверстия на лобно-теменном шве, крупный медиальный отросток заглазничных костей и наличие обширного медиального отростка чешуйчатых костей при отсутствии их вентрального отростка.

В рамках игуаний у макроцефалозавров, как отмечено выше, обнаружено сходство с «акродонтными» ящерицами. Оно заключено в положении супраангулярного отростка зубных костей дорсальнее переднего супраангулярного отверстия. Отсутствие короноидного отростка зубных костей и нередкое развитие скульптуры на покровных костях крыши черепа сближает их больше с современными хамелеонообразными ящерицами. От них ископаемую форму отличает платинотопалатинарность.

Интересный эпизод изучения макроцефалозавров связан с обсуждением *Sineoamphisbaena hexatabularis* Wu et al., 1993 из позднего мела Китая, которая в первоописании была установлена принадлежащей к амфисбенам

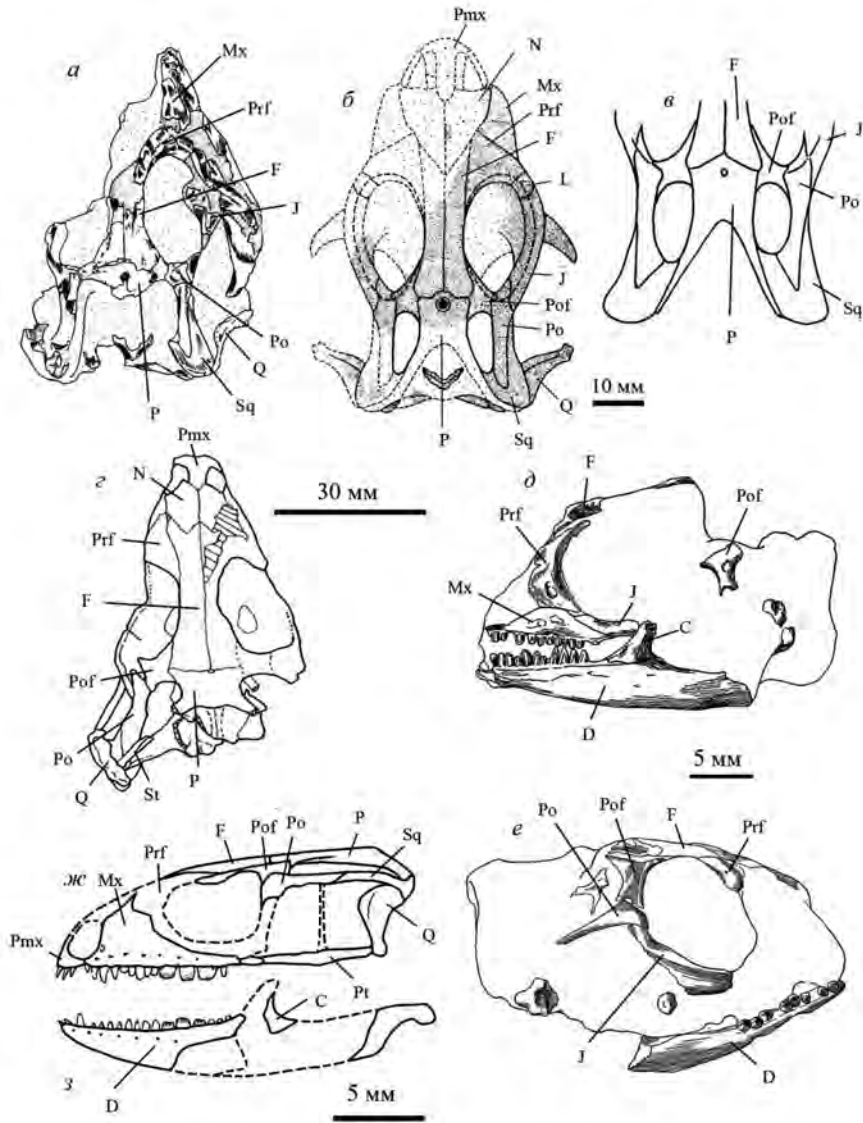


Рис. 55. Ящерицы ископаемого микроотряда Macrocephalosauria (Chamaeleomorpha): а – череп дорсально (Gilmore, 1943), голотип AMNH, № 6520 (Gilmore, 1943, фиг. 1); б – реконструкция черепа дорсально (б) *Gilmoreteius ferrugenosus* (Gilmore, 1943), *Gilmoreteiidae* (по: Sulimski, 1975, фиг. 3, В); поздний мел центральной Монголии; в – фрагмент затылочной части крыши черепа дорсально *Gilmoreteius sulimskii* Alifanov, 2000, *Gilmoreteiidae* (Алифанов, 2000, рис. 2, а; 20126, рис. 45); поздний мел южной Монголии; з – череп сверху *Tianyusaurus zhengi* Lu et al., 2008; экз. ShTNNM-05-f702, *Gilmoreteiidae* (по: Lü et al., 2008, рис. 1, b); поздний мел Китая; д, е – череп и нижняя челюсть лабиально слева (д) и справа (е) *Conicodontosaurus djadochtaensis* Gilmore, 1943, голотип AMNH, № 6519, *Mongolochamoridae* (Gilmore, 1943, фиг. 3, 4); поздний мел центральной Монголии; ж, з – реконструкция черепа (ж) и левой ветви нижней челюсти (з) лабиально *Prototeius stageri* Denton et O'Neill, 1995, *Mongolochamoridae* (по: Denton et O'Neill, 1995, фиг. 1); поздний мел США (Нью-Джерси).

(Wu et al., 1993, 1996) вместе с предположением родства последних с *Macrocephalosauridae*. Вслед за этим последовало предположение об отсутствии связи синеоамфисбены и амфисбен (Kearney, 2003). Эта точка зрения вызвала возражение (Gao, Hou, 1996; Gao, 1997), но не потеряла своих последователей (Conrad, 2008). В более поздней фенокладистической работе поддержано сестринское родство синеоамфисбены с объединяющим амфисбен и змей таксоном *Krypteia* (Gauthier et al., 2012) без гипотезы связи с *Gilmoretidae* или *Macrocephalosauria*.

Cherminosauridae (*Macrocephalosauria*, *Rhoptoglossa*). Об истории описания этого семейства упомянуто выше. По строению черепа, нижней челюсти и зубов оно, несомненно, родственно *Gilmoretidae*. Специализация *Cherminosauridae* связана, в первую очередь, с преобразованием зубной системы, которая проявляет сходство с гилмортеидами по развитию многовершинных челюстных зубов. Однако у херминзаврид основания зубов утолщены, а верхушки развернуты под углом к оси челюсти. Частично зубная система херминзаврид сходна с зубной системой *Polyglyphanodontidae*. Однако у первых зубы поперечно расширены только в верхней части. Дополнительные отличия херминзаврид от полиглифанодонтид имеются в строении нижней челюсти. У первых развит крупный лабиальный отросток венечной кости, которого нет у вторых (рис. 21, 22; табл. XXI, XXII). Кроме строения нижней челюсти и зубной системы, херминзавриды отличаются, видимо, архаичным сохранением контакта лобных и верхнечелюстных костей. Он также выражен у гилмортеида *Tianyusaurus zhengi* Lü et al., 2008 из позднего мела Китая.

Mongolochamopidae (*Macrocephalosauria*, *Rhoptoglossa*). Это одно из самых крупных ископаемых семейств по числу входящих в него родов. Без соответствующего таксона, который фиксирует морфологический тип, классификация представленной группы оказывается нестабильной. В первоописаниях его представители указаны в составе таких семейств, как: *Agamidae* (*Conicodontosaurus*: Gilmore, 1943; рис. 55, *d, e*), *Varanidae* (*Chilingosaurus*: Young, 1961), *Teiidae* (*Mongolochamops*: Алифанов, 1988; *Buckantaus*: Невсов, 1985; *Gerontoseps*, *Socognathus*, *Sphenosiagon*, *Stypodontosaurus*: Gao, Fox, 1991, 1996; *Harmodontosaurus*: Nydam, 2002; *Prototeius*: Denton, O'Neill, 1995; рис. 55, *ж, з*), *Macrocephalosauridae sensu Sulimski, 1975* (*Altanteius*, *Barungoia*, *Dzhadochosaurus*, *Gobinatus*, *Gurvansaurus*, *Parameiva*, *Prodenteia*: Алифанов, 1993а) и *Eolacertilia fam. indet.* (Litakis: Estes, 1983а).

Чаще всего монголохамопид классифицировали в семействе *Teiidae s.str.* (макротейиды), с которыми они сходны по субплевродонтному типу прикрепления зубов. Сходство определяет также платинотопалатинарность, игуаноморфный тип строения чешуйчатых костей и заостренный ретроартикулярный отросток. Однако в отличие от макротейид, у которых выражены двух- или асимметричные трехвершинные зубы с отчетливо сформированными дополнительными вершинками, у монголохамопид парные лобные кости и отсутствует лабиальный отросток венечных костей. У них также развита только зачаточная трехвершинность в виде расположенных симметрично «плечей» центральной вершинки. Важно и то, что у макротейид длинный медиальный отросток заглазничных костей расположен позади

заднелобных костей, тогда как у представителей *Mongolochamopoidea*, как и у *Gilmoretioidea*, заглазничные кости медиально короткие и раздвоенные в области их контакта для крестообразного соединения с удлинненными и также раздвоенными на латеральном конце заднелобными костями. Сходство гилмортейоидных и монголохамопоидных ящериц видно и по положению супраангулярного отростка зубных костей, который обычно протянут выше переднего супраангулярного отверстия (характерно не для всех монголохамопоидей). У макротейид этот отросток не пересекает уровень переднего супраангулярного отверстия.

В составе макроцефалозавров монголохамопиды представляют особое направление эволюции, в рамках которого у них в наибольшей степени подвержены эволюционным преобразованиям зубы. Последние могут быть мелкими, крупными, многочисленными и редкими. Для семейства весьма характерно расширение оснований и поворот вершук зубов вовнутрь от оси нижней челюсти.

Филогенетические связи многочисленных родов внутри *Mongolochamopidae* пока не совсем ясны. Вероятно, наиболее архаичной формой семейства является *Prodenteia ministra* Alifanov, 1993 из позднего мела южной Монголии, которая обладает многочисленными и коническими по форме зубами. По многочисленности и небольшим размерам зубов из общего ряда выбивается *Cyclurasia* Alifanov, 2000.

Древнейшие находки представителей *Mongolochamopidae* происходят из апта – альба (скорее всего, верхнего альба или альб – сеномана) Оклахомы (*Ptilotodon wilsoni* Nydam et Cifelli, 2002) и альба – сеномана Юты (*Harmodontosaurus emeryensis* Nydam, 2002) в США. Заслуживает внимания недавнее открытие монголохамопид (определение автора) в сантоне Венгрии. В состав этой группы входит *Pelsochamops infrequens* Makadi, 2013 (паратип MTM PAL 2013.24.1; голотип трудно определить до семейства из-за сохранности).

Pyramicephalosauridae (Macrocephalosauria, Rhiptoglossa). Семейство выделено нами (Алифанов, 1993а) для близких к *Mongolochamopidae* форм, но отличающихся от них строением зубов. Последние имеют зауженное основание, уплощенную и отчетливую трехвершинность при симметричном расположении дополнительных вершинок. В семейство включены две формы: *Pyramicephalosaur chermnicus* Alifanov, 1988 и *Tchingisaurus multivagus* Alifanov, 1993 (рис. 22, *д*; табл. XXIV, фиг. 6–8). Обе они происходят из позднего мела Монголии. Их отличия друг от друга заключено главным образом в деталях строения зубов и нижней челюсти. По строению нижней челюсти пирамицефалозавриды идентичны монголохамопидам. Череп у представителей данной группы полностью не известен, но, судя по фрагментам, имел дорсо-вентральное уплощение рыльной части или всего.

Priscagamidae (Priscagamia, Chamaeleognatha). Группа сначала была представлена в составе *Agamidae* подсемейством *Priscagaminae* (Borsuk-Białynicka, Moody, 1984) по результатам изучения черепа *Priscagama gobiensis* Borsuk-Białynicka et Moody, 1984 (рис. 56, *а–д*; табл. XXV, фиг. 1–3) из позднего мела Монголии. Решение основано на строении зубной системы, по отношению к которой наличие у последней формы

скульптуры на покровных костях крыши черепа, развитие лабиального отростка венечных костей и сохранение крупных пластинчатых костей фиксированы как второстепенные признаки. Позднее в составе этой же группы из позднего мела Монголии удалось установить другие виды: *Chamaeleognathus iordanskyi* Alifanov, 1996; *Cretagama bialynickaе* Alifanov, 1996; *Flaviagama dzerzhinskii* Alifanov, 1989; *Morunasius modestus* Alifanov, 1996 и *Phrynosomimus asper* Alifanov, 1996. Ряд ископаемых форм сходен с типичными прискагамидами по черепу, но отличается особым строением зубов. К их числу относится *Mimeosaurus crassus* Gilmore, 1943 (рис. 56, з, и) и *Pleurodontagama aenigmatodes* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984 (рис. 56, к). Различия в строении зубной системы позволили допустить гипотезу независимого приобретения сходных одонтологических особенностей у типичных «прискагам» и современных агамид (Алифанов, 2000, 2004, 2012б).

Попутно нами также отмечено краниологическое сходство ископаемой группы с современными «моруназарами» (*Hoplocercidae sensu* Frost, Etheridge, 1989), представители которых (*Hoplocercus*, *Enyalioides* и *Morunasaurus*) распространены в Южной Америке и рассмотрены в составе *Iguanidae s.l.* Здесь группа представлена с позднего мела, судя по находке *Pristiguana brasiliensis* Estes et Price, 1973 (рис. 56, л, м). Сходство подчеркивается положением супраангулярного отростка зубных костей выше переднего супраангулярного отверстия (характерно только для акродонтных игуаний). Однако у *Hoplocercidae* зубы цилиндрические, трехвершинные и сменяющиеся. Одонтологические различия допускают вторичность последних в свете наличия прискагам с абберантными типами строения зубной системы, которые, скорее, выглядят промежуточными стадиями между крайними состояниями. Нами предложено классифицировать их носителей в самостоятельных семействах: *Gladidenagamidae fam. nov.* и *Pleurodontagamidae*. До этого прискагамин сначала считали семейством (Алифанов, 1989б) в надсемействе *Chamaeleonoidea* (Алифанов, 1996), затем в надсемействе *Priscagamioidea* вместе с *Chamaeleonoidea* в инфраотряде *Rhoptoglossa* (Алифанов, 2000) и в микроотряде *Priscagamia* как часть инфраотряда *Chamaeleomorpha* (Алифанов, 2012б). Сходство прискагам и хамелеонид установлено главным образом по диплоглоссопалатинарности, агамо-хамелеоновому типу строения нижней челюсти и развитию остеодермальной скульптуры на покровных костях черепа.

Фенокладистически прискагам классифицируют в составе таксона *Acrodonta* (Gao, Norell, 2000) или сестринской группой последних (Congrad, 2008; Gauthier et al., 2012).

Примечательна находка представителя *Priscagamidae* (*Heterodontagama borsukae* Rana et al., 2013; рис. 56 е, ж) из раннего эоцена Индостана (Rana et al., 2013), что указывает на очень широкое распространение семейства в прошлом.

G l a d i d e n a g a m i d a e f a m. n o v. (*Priscagamia*, *Chamaeleognatha*). Для семейства характерно совпадение основных структур черепа с представленными выше *Priscagamidae*. В строении зубов отмечено отсутствие ярко выраженной клыковидной серии и срастание их с челюстными костями. В отличие от прискагамид, челюстные зубы гладиденагамид имеют не

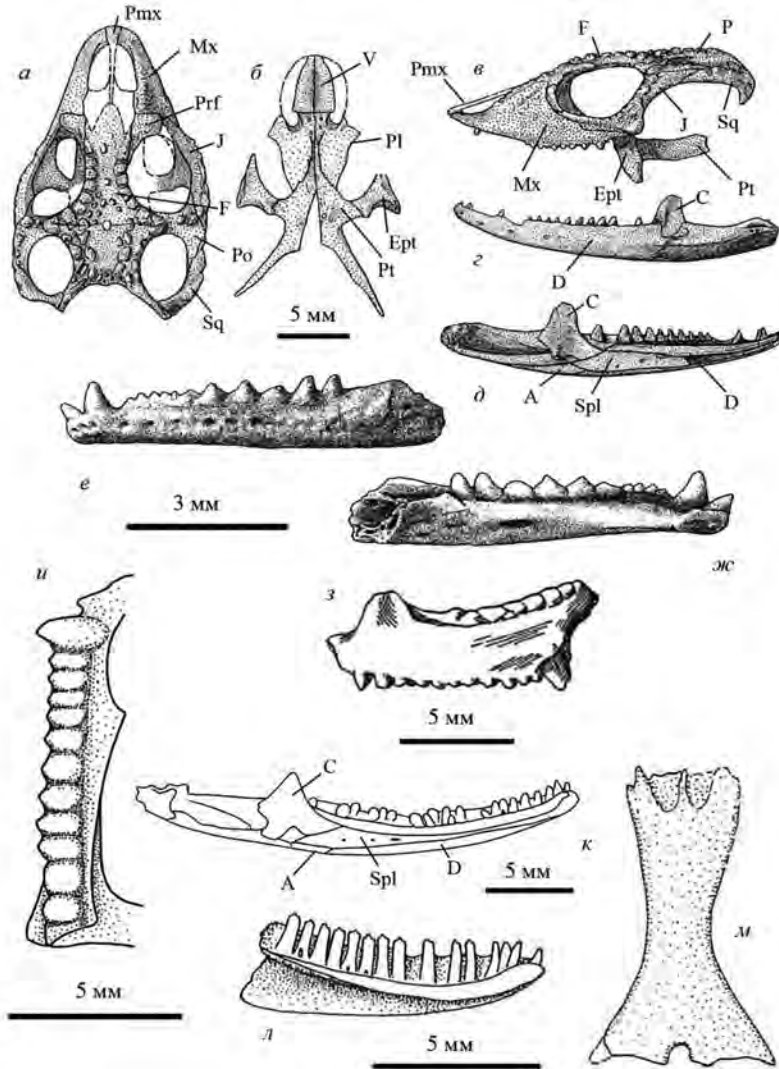


Рис. 56. Ископаемые ящерицы микроотряда Priscagama (Chamaeleomorpha): а-д – череп дорсально (а), вентрально (б) и лабиально (в) и левая ветвь нижней челюсти лабиально (г) и лингвально (д) *Priscagama gobiensis* Borsuk-Białynicka et Moody, 1984, 1984, экз. ПИН, № 3142/320, Priscagamidae (по: Алифанов, 1996, рис. 4, в, 5, в, 6, б, 7, б, л; 2012б, рис. 57); поздний мел Монголии; е, ж – зубная кость лабиально (е) и лингвально (ж) *Heterodontagama borsukae* Rana et al., 2013, голотип GU/RSR/VAS-2035, (по: Rana et al., 2013, фиг. 3, A2, A3) Priscagamidae; ранний эоцен Индии (Вастан); з, и – верхнечелюстная кость лабиально (з), голотип AMNH, № 6655 (Gilmore, 1943, фиг. 6), и вентро-медиально (и), экз. ZPAL MgR-II/40, *Mimeosaurus crassus* Gilmore, 1943, Gladidenagamidae fam. nov. (по: Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, фиг. 5, с; Алифанов, 2012, рис. 65, б); поздний мел центральной и южной Монголии; к – левая ветвь нижней челюсти лингвально *Pleurodontagama aenigmatodes* Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, голотип ZPAL MgR-III/35, Pleurodontagamidae (по: Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, фиг. 4, D; Алифанов, 2012б, рис. 63); поздний мел южной Монголии; л, м – зубная (л) и лобная (м) кости *Pristiguana brasiliensis* Estes et Price, 1973, голотип. DGM, №. 552, Hoplocercidae (по: Estes, 1983а, фиг. 6, E); поздний мел Бразилии.

субтреугольную, а ромбовидную форму. Заметного и закономерного увеличения их размеров к ростральному или окципитальному краю челюстей не выражено (рис. 20, *д*). По представленным характеристикам зубной системы представители семейства аналогичны палеогеновым пахиглоссам таксона *Changjiangosauridae* Hou, 1976, о котором речь пойдет ниже. Типовой род семейства *Gladidenagamidae* fam. nov. – *Gladidenagama* (*G. semiplena*) Alifanov, 1996 (табл. XXVI, фиг. 3–5) – представлен по относительно полному черепу. Еще одна форма семейства – *Pseudomimeosaurus tugrikinesis* (Alifanov, 1989) – описана по фрагментам. Довольно полными и многочисленными находками представлен *Mimeosaurus crassus* Gilmore, 1943 (рис. 56, *з, и*) из позднего мела Монголии и Китая. Однако этот вид изучен еще предварительно. В первоописании он определен в составе *Chamaeleonidae*. М. Борсук-Бялыницкая и С. Мууди (Borsuk-Białynicka, Moody, 1984) первыми указали на связь *M. crassus* с «прискагамами».

Pleurodontagama (*Priscagama*, *Chamaeleognatha*). В составе последнего семейства представлен еще один вид из позднего мела Монголии: *Pleurodontagama aenigmatodes* Borsuk-Białynicka et Moody, 1984 (рис. 56, *к*). В отличие от *Priscagama* Borsuk-Białynicka et Moody, 1984, у него отмечена лопаткообразная форма зубов и их сменность. Необычное строение зубной системы *P. aenigmatodes* породило допущение о патологическом развитии, принятие которого ставит вопрос о валидности вида.

Однако эволюция прискагам, как и агамообразных ящериц, шла по пути преобразования зубной системы. В этом случае семейство *Pleurodontagamidae* sensu Алифанов, 1996 сохраняло архаичные характеристики и выглядит промежуточным между *Hopllocercidae* и *Gladidenagamidae* fam. nov. с первыми плевродонтагамид сближает сменность зубов и их узкое основание (рис. 56, *л, м*), а с последними – расширенная верхушка. В составе *Priscagama* обсуждаемое семейство морфологически аналогично семейству *Isodontosauridae* в составе *Pachyglossa* (см. далее). К числу плевродонтагамид, видимо, принадлежит *Stenomastax parva* Gao et Norell, 2000 из позднего мела Монголии.

Adamisauridae (*Polyglyphanodontia*, *Agamognatha*). Первоначально А. Сулимский (Sulimski, 1972) классифицировал *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972 (рис. 57, *а–г*; табл. XXVII, фиг. 1–5) в составе *Agamidae*. Позднее вид был рассмотрен тем же автором в отдельном семействе – *Adamisauridae*. Однако выделение этой группы было произведено уже в рамках таксона *Scincomorpha* (Sulimski, 1978) вместе с предположением о родстве с *Gilmoreteiidae* (*Macrocephalosauridae*) и *Polyglyphanodontidae* (sensu Sulimski, 1975). При этом Сулимский оговорил независимое сходство адамизаврид с агамидами. Однако новая версия родства построена на признаках, характерных для самых разнообразных групп ящериц (например, наличие ямок резорбции в основании зубов) или редко имеющих стабильное проявление (например, наличие контакта верхнечелюстных и лобных костей, крупные наружнокрыловидные кости и др.).

Р. Эстес (Estes, 1983а), критикуя взгляды А. Сулимского, рассматривал *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972 в составе его *Polyglyphanodontinae* (*Teiidae*). Похожей точки зрения придерживались К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000), указавшие на близость адамизавра с *Gilmoreteius ferrugenosus*

Gilmore, 1943 (рис. 55, а, б) и *Polyglyphanodon steinbergeri* Gilmore, 1940 (рис. 57, д–ж). Позднее попытки обсуждения родственных связей *A. magnidentatus* происходили попутно, обычно в рамках фенокладистического анализа. Например, Дж. Конрад (Conrad, 2008) ставит ископаемую форму в качестве базального члена группы *Polyglyphanodontidae* s.l., а Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012) рассматривают ее в составе *Polyglyphanodontia* s.l. В положении более продвинутом, чем *Gobinatus arenosus* Alifanov, 1993 (*Mongolochamopidae*) и *Pyramicephalosaurus cherminicus* Alifanov, 1988 (*Pyramicephalosauridae*), т. е. в качестве таксона, ближайшего по родству к сестринской паре, представленной *P. steinbergeri* и видами рода *Gilmoretius* Langer, 1998.

Нами *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972 классифицирован в составе семейства *Adamisauridae*, являющегося частью микроотряда *Polyglyphanodontia* s.str. (Алифанов, 2000, 2012б). Основу последних составляет семейство *Polyglyphanodontidae* Gilmore, 1943. Если первое характерно исключительно для позднего мела Центральной Азии, то второе разнообразно представлено в позднем мелу Северной Америки. Последняя группа открыта также в позднем мелу Европы (Makadi, 2006).

У позднемеловых полиглифанодонтид число зубов не сокращено, а сами зубы имеют необычное строение в виде поперечного расширения оснований и верхушек, как у *Polyglyphanodon steinbergeri* Gilmore, 1940 (это единственная форма в семействе, которая известна по черепу) или у видов рода *Paraglyphanodon* Gilmore, 1940. У части видов может формироваться прогиб поперечно расширенной верхушки, приводящий к двухвершинности (*Bicuspidon numerosus* Nydam et Cifelli, 2002; рис. 57, з; *Peneteius aquilonius* Estes, 1969; рис. 57, и–л). У *P. aquilonius* и *Dicothodon moorensis* Nydam, 2002 отмечена многобугорчатость (Nydam et al., 2000; Nydam et al., 2007). Вероятно, такое необычное морфологическое преобразование возникает в результате поперечного расширения исходно трехвершинных зубов.

Некоторые авторы не обращают внимания на различия в строении нижней челюсти. Их филогенетические суждения фактически основаны на примате значения одонтологических признаков, о чем уже говорилось. Отметим, что первым такой подход обнаружил Р. Эстес (Estes, 1969, 1983а), который по поперечной двухвершинности сопоставлял ископаемого *Peneteius aquilonius* Estes, 1969 с современными *Teius* и *Dicrodon* (у них эффект, как отмечается, достигается постепенным лингвальным смещением в окципитальном направлении передней дополнительной вершинки). При этом без внимания остался ряд других фактов. Например, наличие у *Polyglyphanodon steinbergeri* Gilmore, 1940 поперечного расширения зубов, включая основания, без образования дополнительных вершинок. Интересно также отчетливое поперечное расширение оснований задних зубов у *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972, маскируемое макродонтией, а также наличие у последней формы небольшой медиальной верхушки на зубах, в том числе на молодых, то есть находящихся в обширных ямках резорбции.

Во многом взгляды на проблемы филогенеза *Adamisauridae* обусловлены действующими представлениями на классификацию ящеров. В докладе время полиглифанодонтий относили к игуаниям (Gilmore, 1942; Sulimski, 1975), что выглядело вполне естественно. Затем группу

классифицировали в составе сцинкоморф семейства Teiidae (Estes, 1983a). Последняя фенокладистическая работа (Gauthier et al., 2012) фиксирует таксон Polyglyphanodontia в объеме, близком к Polyglyphanodontinae Р. Эстеса, но вне связи с Teiidae и Scincomorpha. Работы, соединяющие данные фенокладизма и геносистематики, рассматривают Polyglyphanodontia sensu Gauthier et al., 2012, как отмечалось выше, в сестринском родстве с игуаниями (Reeder et al., 2015). Нами похожая идея высказана раньше (Алифанов, 2000) на основании морфологических признаков. Более конкретно, она указывает на связь микроотряда Polyglyphanodontia в узком смысле с агамидами и их родственниками в инфраотряде Agamognatha. В рамках этого представления адамизавриды могут быть квалифицированы архаичной группой в составе микроотряда, в рамках которого произошло сокращение числа челюстных зубов и их окципитальное увеличение.

Isodontosauridae (Pachyglossa, Agamognatha). Типовой род семейства – Isodontosaurus Gilmore, 1943 (рис. 58, *a–e*; табл. XXVIII, фиг. 1, 2) – описан из позднего мела Монголии по фрагменту нижней челюсти с зубами.

В первоописании Isodontosaurus gracilis Gilmore, 1943 классифицирован в составе Anguidae на основании внешнего сходства зубов с глиптозавридом Peltosaurus Cope, 1872 из олигоцена Северной Америки. С. МакДуэлл и Ч. Богерт (McDowell, Bogert, 1954) допускали возможность связи этой формы со Scincidae. Ряд авторов рассматривал изодонтозавра в разделе «Lacertilia incertae sedis» (Estes, 1983a; Gao, Hou, 1996). К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000), изучив серию новых находок из Монголии, отнесли данную форму к Iguania incertae sedis, указывая на отсутствие понимания ее родственных связей этого вида и на внешнее сходство с современным Uromastix. В более поздних работах I. gracilis признана сестринским таксоном по отношению к Iguania в целом (Conrad, Norell, 2007) или представлена аутгруппой «акродонтных» ящериц, более базальной, чем прискагамы (Priscagamaoidea sensu Conrad, 2008). Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012) рассматривают ископаемый вид в отдельном семействе и в родстве с некоторыми игуаноморофами из позднего мела Монголии, в частности Zapsosaurus sceliphros Gao et Norell, 2000 и Polrussia mongoliensis Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991.

Нами обсуждаемый таксон установлен сначала как подсемейство Agamidae s.l. (Alifanov, 1993), а затем как самостоятельное семейство, родственное Uromastycidae (Алифанов, 2000, 2004) и Changjiangosauridae (Алифанов, 2012б) в составе микроотряда Pachyglossa (инфраотряд Agamognatha). Основанием для классификации стало изучение полных черепов Isodontosaurus gracilis Gilmore, 1943 и Parauromastix gilmorei Alifanov, 2004 (оба вида – из сборов Совместной польско-монгольской палеонтологической экспедиции с местонахождения Байн-Дзак в Монголии). В основу классификации положено допущение позднего формирования особенностей зубной системы у агамид и родственных им групп, а также предположение об устойчивости неонтологических характеристик черепа у ящериц. У изодонтозавриды, как и у остальных агамообразных ящериц, выражены ростральное удлинение угловых костей, их вентральное положение по отношению к пластинчатым костям, высокий короноидный отросток зубных костей и положение супраангулярного отростка последних выше переднего супраангулярного отверстия.

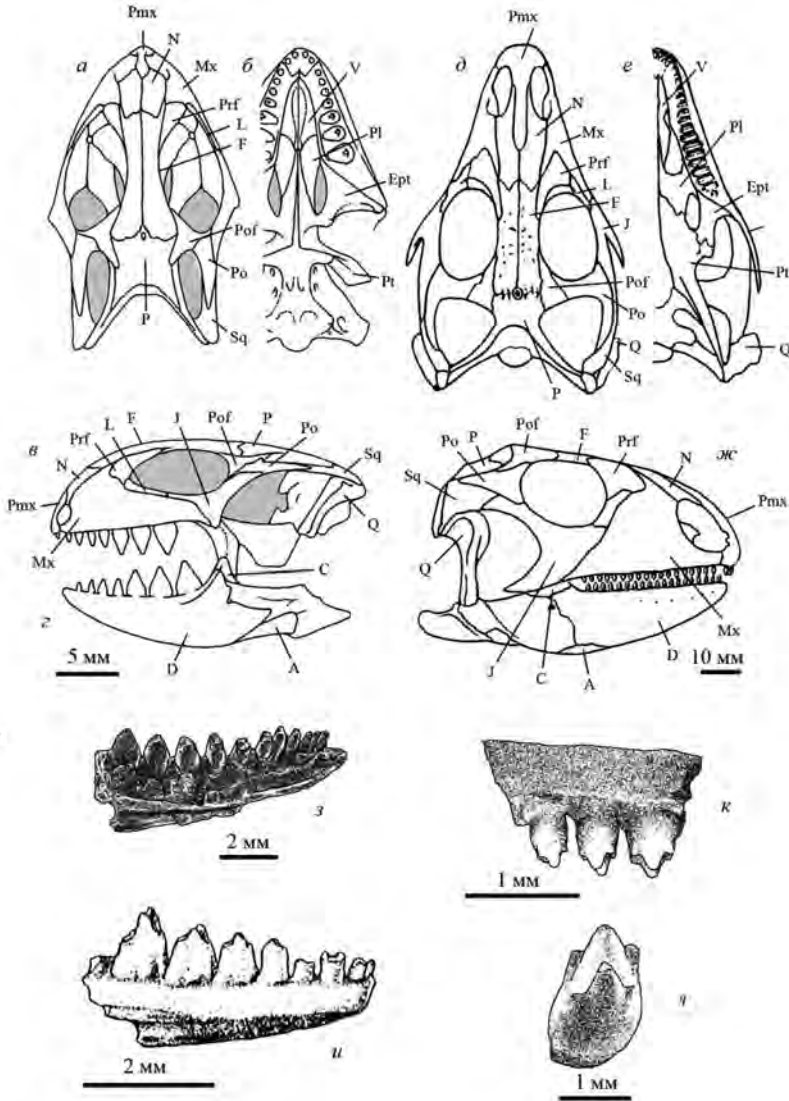


Рис. 57. Ящерицы ископаемого микроотряда Polyglyphanodontia (*Pachyglossa*): а–г – реконструкция черепа дорсально (а), вентрально (б), лабиально (в) и левая ветвь нижней челюсти лабиально (г) *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972, *Adamisauridae* (Алифанов, 2000, рис. 36; Alifanov, 2000, фиг. 18.6; Алифанов, 2012б, рис. 68); поздний мел южной Монголии; д–ж – череп дорсально (д), вентрально (е) и лабиально (ж) *Polyglyphanodon steinbergeri* Gilmore, 1940, экз. USNM 15477, *Polyglyphanodontidae* (по: Sulimski, 1975, фиг. 13, В; Estes, 1983а, фиг. 15, D); поздний мел США (Юта, Калифорния); з – левая зубная кость лабиально *Vicuspidon* aff. *hatzegiensis* Folie et Codrea, 2005, экз. MTM 2006.112.1, *Polyglyphanodontidae* (по: Makády, 2006, фиг. 3); поздний мел Венгрии; u – зубная кость и зубы лингвально *Peneteius aquilonius* Estes, 1969, голотип MCZ 3612, *Polyglyphanodontidae* (по: Estes, 1964, фиг. 21, А, часть); поздний мел США (Монтана); к, л – серия верхнечелюстных зубов (к) и отдельный зуб (л) лингвально, экз. OMNH 20904 (фрагмент верхнечелюстной кости) и экз. USMP 124747 (максиллярный зуб), *Peneteius aquilonius* Estes, 1969, *Polyglyphanodontidae* (по: Nydam et al., 2007, фиг. 4, 4; Nydam et al., 2000, фиг. 2, D); поздний мел Северной Америки.

Находка *Isodontosaurus gracilis* (Gao, Hou, 1995b, 1996) отмечена в позднем мелу Внутренней Монголии в Китае. Неожиданное открытие семейства (*Gueragama sulamericana* Simoes et al., 2015; рис. 58, з–д) из верхнемеловых отложений Бразилии указывает на его широкое распространение в прошлом. В первоописании эта группа связана с основанием ствола известных в современности хамелеонид и агамид (Simões et al., 2015).

Changjiangosauridae (*Pachyglossa*, *Agamognatha*). *Changjiangosauridae* – одно из наиболее многочисленных и разнообразных семейств ящериц в палеогене Центральной Азии. Первые виды группы – *Qianshanosaurus huangpuensis* Hou, 1974 и *Changjiangosaurus huananensis* Hou, 1976 (рис. 58, е, жс) – описаны по находкам из позднего палеоцена Китая (Аньхой). В первоописаниях *Q. huangpuensis* классифицирован в составе *Iguanidae* (Hou, 1974), а *Ch. huananensis* – в семействе *Changjiangosauridae* (*Changjiangidae*: Hou, 1976). Для последнего вида установлен необычный вентро-окципитальный отросток угловой кости. Позднее Р. Эстес (Estes, 1983а) допустил близость двух названных форм, но рассматривал их в составе *Lacertilia incertae sedis*.

По нашим представлениям, к указанной группе форм близок *Creberidentat henanensis* Li, 1996 из среднего эоцена Китая (провинция Хэнань), включенный в первоописании в состав *Anguinae* (*Anguimorpha*) без ясного обоснования (Li, 1991а). Общими для последней формы и *Qianshanosaurus huangpuensis* Hou, 1974 (по деталям зубов сопоставить эти виды с *Changjiangosaurus huananensis* Hou, 1976 не удастся из-за неполноты материала) являются массивные зубные кости, редкая для ящериц листовидная форма зубов и отсутствие гемиплевродонтии. Связь трех названных выше палеогеновых форм с неигуанотными игуаниями поддерживается сходством положения супраангулярного отростка зубных костей дорсальнее переднего супраангулярного отверстия, а с *Pachyglossa* – необычной для ящериц массивностью угловых костей (отмечено у *Ch. huananensis* и *Q. huangpuensis*). При этом ряд признаков указывает на продвинутость *Changjiangosauridae*: крупные носовые отверстия, вертикализованный премаксиллярный отросток верхнечелюстной кости (известна у *Q. huangpuensis*), редукция парартикулярных отростков ветвей нижней челюсти, лингвально выделенное основание зубов (выявлено у *Q. huangpuensis*), отсутствие сменности и гетеродонтии, а также наличие субплевродонтии. От пахиглосс таких семейств, как *Uromastycidae* и *Agamidae*, представители *Changjiangosauridae* отличаются два последних признака.

Новые находки челюстных костей *Changjiangosauridae* из палеогена Монголии (Алифанов, 2009) показывают, что в составе группы существует два морфологических направления. Одно из них связано с развитием многочисленных зубов, основания которых расширены поперечно (роды: *Creberidentat* Li, 1991; *Khaichinsaurus* Alifanov, 2009; *Lentisaurus* Alifanov, 2009; возможно, *Changjiangosaurus* Hou, 1976), а другое характеризуется сокращенным числом зубов и их лабио-лингвальным уплощением (роды: *Acrodontopsis* Alifanov, 2009; *Agamimus* Alifanov, 2009; *Graminisaurus* Alifanov, 2009; *Lavatisaurus* Alifanov, 2009; *Qianshanosaurus* Hou, 1974). Некоторые представители первой группы (*Lentisaurus* Alifanov, 2009) обладают крупными размерами.

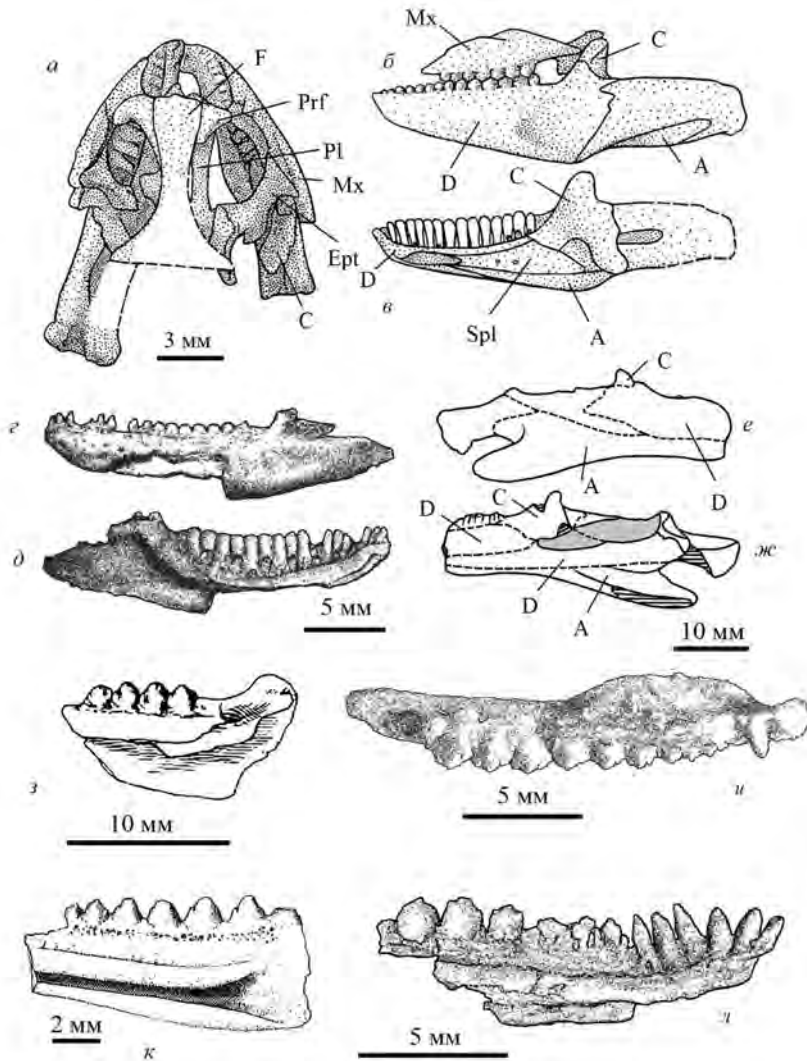


Рис. 58. Ископаемые ящерицы микроотряда Pachyglissa (Agamognatha): а-в – череп (а) и левая нижняя челюсть лабиально (б) и лингвально (в) *Isodontosaurus gracilis* Gilmore, 1943, экз. ZPAL, № MgR-II/39, Isodontosauridae (по: Alifanov, 1993, фиг. 1; 2000, рис. 18.3, с, d; Алифанов, 2000, рис. 35; 2012б, рис. 69, а-в); поздний мел Монголии; г, д – левая зубная кость лабиально (г) и лингвально (д) *Gueragama sulamericana* Simões et al., 2015, голотип CP.V 2187, Isodontosauridae (по: Simões et al., 2015, фиг. 1, а, б); поздний мел Бразилии; е, ж – фрагмент правой нижней челюсти лабиально (е) и лингвально (ж) *Changjiangosaurus huananensis* Hou, 1976, голотип IVPP V 4451, Chiangiangosauridae (по: Dong et al., 2016, фиг. 7, B2, B4); поздний палеоцен Китая (Аньхой); з – фрагмент левой зубной кости фрагмент лингвально *Pseudotinosaurus asiaticus* (Gilmore, 1943), голотип AMNH, № 6717, Uromastycidae (Gilmore, 1943, фиг. 5); поздний мел Китая (Внутренняя Монголия); и – левая верхнечелюстная кость *Agamidae* gen. indet., экз. RCPS-CAMHD06-004 (по: Smith et al., 2011, фиг. 3, А); средний эоцен Китая (Дзилинь); к – фрагмент правой зубной кости *Tinosaurus stenodon* Marsh, 1872; голотип YPM 615, Agamidae (по: Estes, 1983а, фиг. 10, C); средний эоцен США (Вайоминг); л – левая зубная кость *Anhuisaurus huainanensis* Hou, 1974, голотип IVPP V 4450, Agamidae (по: Dong et al., 2016, фиг. 5, F); поздний палеоцен Китая (Аньхой).

Недавно материалы по *Qianshanosaurus huangpuensis* Hou, 1974 и *Changjiangosaurus huananensis* Hou, 1976 были переизучены (Dong et al., 2016). Однако ясность в филогенетические связи этих форм внести не удалось из-за фрагментарности единственного образца *Ch. huananensis* (неполная нижняя челюсть и квадратная кость). В переописании последнего вида все же отмечено отсутствие лабиального отростка венечной кости и наличие удлиненной рострально угловой кости, что является признаками пахиглосс. Вместе с тем представленная в переописании характеристика зубов вызывает сомнение. Судя по фотографии образца, они сохранились в самом конце зубного ряда, где, скорее всего, присутствуют не целые зубы, а только их основания. Тем не менее детали позволяют предположить наличие у *Ch. huananensis* субплевродонтии, которая характерна для других известных *Changjiangosauridae*.

Uromastycidae (*Pachyglossa*, *Agamognatha*). Развитие современных взглядов на классификацию агамообразных ящериц стимулировала неопубликованная диссертация С. Мууди (Moody, 1980), которая вызвала широкий отклик и комментарии среди специалистов, в том числе российских (например: Ананьева, 2004, 2008). Ключевое классификационное предложение, сделанное в названной работе, с нашей точки зрения, заключено в разделении традиционного семейства на два: *Agamidae* s.str. и *Uromastycidae*. При этом последнюю группу Мууди рассматривал в составе двух подсемейств: *Uromastycinae* и *Leiolepidinae*. Такое их объединение вызывает возражение. Заметим, что палеонтологическая летопись указывает на длительное существование *Uromastycinae* sensu Moody, 1980 (с раннего эоцена). Кроме этого, группа демонстрирует устойчивый комплекс морфологических черт, который в полной мере находит выражение у типового рода этого семейства – *Uromastyx*. Признаки включают высокий короноидный отросток зубных костей (у типичных агамид он присутствует, но часто остается невысоким), отсутствие верхнечелюстных «клыков» (у типичных агамид они обычно плевродонтные по прикреплению и способны к смене) и зауженное основание заклыковых зубов. Перечисленные особенности не свойственны роду *Leiolepis*, который по наличию клыкообразных зубов на верхнечелюстных костях и округлому контуру нижней части заклыковых зубов может быть уверенно отнесен к *Agamidae*. На связь этой формы именно с последней группой параллельно указывают работы, выполненные с помощью данных и методов молекулярной систематики. В частности, тесное родство *Leiolepis* с *Agamidae*, а не с *Uromastyx*, отмечено в публикации А. Пайрона и др. (Puron et al., 2013). Однако лучше всего об этом свидетельствуют ископаемые данные, которые указывают на устойчивость морфологических типов двух обсуждаемых семейств, что не всегда осознается даже палеонтологами.

Тема палеонтологии *Uromastycidae* развита нами (Алифанов, 1991) в связи с описанием рода *Pseudotinosaurus* Alifanov, 1991 при ревизии *Tinosaurus asiaticus* Gilmore, 1943 (рис. 58, з; табл. XXXI, фиг. 1–3) из среднего эоцена Монголии и Китая и сближении данного вида с *Brevidensilacerta xichuanensis* Li, 1991 из среднего эоцена Китая (Хэнань). К обсуждаемому семейству также можно отнести находки из раннего олигоцена Европы: *Palaeochamaeleo*

(*Uromastyx sensu Augé, 1988, 2005*) *europaeus* de Stefano, 1903 и '*Tinosaurus*' sp. (Augé, 1990). Ископаемые формы из Центральной Азии показывают, что, кроме серии мелких клыкообразных зубов (для современного *Uromastyx* характерен только один и сравнительно крупный зуб данной серии), у них на нижней челюсти заметно выражена асимметрия в строении заклыковых зубов, а также V- или Y-образный контур их основания (данные признаки также отмечены и у современного рода). Достоверных меловых представителей *Uromastycidae* установить не удается.

Agamidae (*Pachyglossa, Agamognatha*). Это одно из немногих современных семейств, которое представлено в Центральной Азии в ископаемом виде. Как отмечалось выше, в отличие от *Uromastycidae*, у истинных *Agamidae*, в том числе у *Leiolepis*, всегда формируются максиллярные «клыки», а все или только постнатальные заклыковые зубы имеют U-образный контур нижнего края. Вместе с тем род *Leiolepis* очевидно архаичен по отношению почти ко всем другим родам семейства, если судить по отсутствию у него утолщения нижнего края зубной кости и отсутствию эпителического отверстия мозговой коробки. С нашей точки зрения, *Leiolepis* (возможно, и *Moloch*) допустимо рассматривать в отдельном подсемействе (*Leiolepidinae*) именно среди агамид. Весьма вероятно, что к последней группе относится часть видов ископаемого рода *Tinosaurus* Leidy, 1872, почти все представители которого описаны по фрагментам. Как показывает палеонтологическая летопись, с этим таксоном в значительной степени связана наиболее ранняя история агамид, если не считать некоторых агамообразных ящериц, относимых, в том числе и нами, к другим родам.

В составе обсуждаемого проблематичного '*Tinosaurus*' указаны виды из Северной Америки (*T. pristinus* Leidy, 1872), Западной Европы (*T. europaeus* Augé et Smith, 1997), Казахстана (*T. postremus* Averianov, 2000), Индии (*T. indicus* Prasad et Bajpai, 2008), Китая (*T. doumuensis* Hou, 1974; *T. yuanquensis* Li, 1991; *T. lushihensis* Dong, 1965) и Монголии (*Tinosaurus* sp.: Алифанов, 2000; Böhme, 2007). Все они имеют разный палеогеновый возраст. Есть сообщение о находке «тинозавра» из плейстоцена Китая (*T. luonanensis*: Li et Xue, 2002). Применение в данном случае известного родового названия скорее является данью сложившейся традиции по фиксации фрагментарных ископаемых агамид в обсуждаемом таксоне. Отличия перечисленных палеогеновых форм состоят в числе зубов, их относительной высоте, размерах дополнительных вершинок, наличии межзубных диастем и др. Данных о сравнительно полных полночерепных материалах у палеогеновых агамообразных ящериц в настоящее время нет.

Существует представление о том, что род *Tinosaurus* Leidy, 1872 является сборным, поскольку включаемые в него виды относятся или к другим родам, или к разным семействам (например, '*Tinosaurus*' *asiaticus* Gilmore, 1943 нами включен в состав рода *Pseudotinosaurus* Alifanov, 1991 и семейства *Uromastycidae*). К. Смит и др. (Smith et al., 2011) отмечают, что трехвершинное строение зубов, положенное в основу диагноза рода – широко распространенный среди современных агамид признак. Последние авторы приводят находки из среднего эоцена Китая (Цзялинь), которые охарактеризованы в открытой номенклатуре (Smith et al., 2011). Интересно, что

одна из них – верхнечелюстная кость с клыковидными зубами (рис. 58, *и*) – отчетливо доказывает наличие верхнечелюстных «клыков» и вместе с этим Agamidae в палеогене Азии. При этом часть материалов может быть включена в Leiolepidinae. К Agaminae скорее всего относится ‘*Tinosaurus*’ *stenodon* Marsh, 1872 из среднего эоцена Северной Америки. У этой формы, судя по ее изображению (рис. 58, *к*), отмечено свойственное всем или большинству современных представителей данной группы утолщение вентрального края зубной кости.

Комплекс признаков нижней челюсти и зубной системы *Leiolepis* имеет место у *Anhuisaurus huainanensis* Hou, 1974 (рис. 58, *л*) из позднего палеоцена Китая (Аньхой), что установлено при переизучении голотипа этого вида (Dong et al., 2016). Последний демонстрирует наличие всех серий зубов. При этом число клыкообразных зубов увеличено, основания «предкоренных» зубов заужено, а у «коренных» оно округлое. Все заклыковые зубы имеют трехвершинное строение. Последняя форма включена в *Lacertilia incertae sedis* (Estes, 1983a; Dong et al., 2016), но, судя по приведенным в переписании изображениям, несомненна ее филогенетическая связь с агамидами. Представителем Agamidae является *Suratagama neerae* Rana et al., 2013 из раннего эоцена Индостана. Вид является обладателем конических заклыковых зубов, имеющих субтреугольную форму, как и у ряда других ископаемых форм. Последний факт говорит о разнообразии палеогеновых агамид в прошлом.

Достоверных палеогеновых находок агамид за пределами северных континентов не установлено, несмотря на попытки сделать это по материалам плохой или неполной сохранности, которые относятся либо к сфенодонтидам, либо к современным формам с приписываемой им ископаемой историей. О таких таксонах и причинах их неверного определения к обсуждаемой группе нами сказано выше (см. главу I).

Обзор родов, видов и таксонов в открытой номенклатуре

ОТРЯД LACERTILIA

Д и а г н о з. Череп с двумя поперечными поворотными метакинетической и мезокинетической осями (амфикинетизм) и подвижными квадратными костями (стрептостилия). Фенестрация черепа анапсидного и парапсидного типов. Квадратно-скуловые кости отсутствуют. Надвисочные кости редуцированы полностью или небольшие, иногда связывают парокципитальные отростки мозговой капсулы и затылочные отростки теменной кости. Передняя часть мозговой капсулы не окостеневает. Заднеушные кости обычно самостоятельно не представлены. Парокципитальные отростки сформированы, главным образом, боковыми затылочными костями. Видиевы каналы расположены латерально. Венечные кости всегда несут высокий дорсальный отросток. Проявляются тенденции к срастанию парных осевых костей крыши черепа, утрате связи предлобных и заднелобных костей, сошников и крыловидных костей, а также к формированию крупных суборбитальных окон, алярного отростка переднеушных костей и редукции зубов костей небного комплекса. В строении нижней челюсти проявляются тенденции к редукции пластинчатых костей, развитию лабиального отростка венечных костей, окципитальному разрастанию ангулярного и супраангулярного отростков зубных костей и замыканию кромки нижнего края этих же костей и их субдентального отростка вокруг меккелевого канала. В строении таза развито крупное тироидное окно. Обычно слияние проксимальных тарзалий, формирование процелии тел позвонков и автотомии хвоста.

С о с т а в. Подотряды: *Scincogekkonomorpha* Sukhanov, 1961; средняя юра Европы и Центральной Азии – современность (всесветно); *Iguania* Latreille, 1825, средняя юра Европы – современность (всесветно).

ПОДОТРЯД SCINCOGEKKONOMORPHA SUKHANOV, 1961

Д и а г н о з. Верхние височные окна развиты не всегда. Теменное отверстие, когда сформировано, расположено в поле теменной кости. Окципитальная часть чешуйчатых костей изогнута вентрально и редко уплощена дорсовентрально. Медиальный отросток этих костей зачаточный или отсутствует. В редких случаях мембранная часть мозговой коробки замещается отростками окружающих ее костей. Проявляются тенденции к размыканию височных дуг, слиянию заднелобных и заглазничных костей, расширению основания стремечек (у специализированно роющих форм), редукции конечностей, формированию остеодермального панциря. Алярные отростки переднеушных костей обычно развиты, удлиненные и, как правило, входят в контакт с теменной костью. Ретроартикулярный отросток нижней челюсти обычно расширен терминально. Параартикулярный отросток часто выражен и имеет вид широкого фестона.

С о с т а в. Инфраотряды: *Anguimorpha* Furbringer, 1900; поздняя юра Европы и Северной Америки – современность (всесветно, кроме Мадагаскара); *Scincomorpha* Camp, 1923; средняя юра Европы и Азии – современность (всесветно); *Lacertognatha* Alifanov, 2000; ранний мел Азии – современность (всесветно).

ИНФРАОТРЯД ANGUIMORPHA FÜRBRINGER, 1900

Д и а г н о з. Предчелюстные кости всегда непарные. Надглазничные кости часто выражены. Лабиальный отросток венечных костей сформирован и налегает на внешнюю поверхность зубных костей. Корonoидный отросток зубных костей всегда развит. Супраангулярный отросток этих же костей равен ангулярному, но обычно шире и длинее. За уровень переднего супраангулярного отверстия, как правило, он не распространяется. Замена зубов интерстициальная или промежуточного типа.

С о с т а в. Микроотряды: *Platynota* Dumeril et Bibron, 1836; поздний мел – современность Центральной Азии и Северной Америки, палеоген Европы, палеоген – современность Африки (всесветно, кроме Южной Америки); миоцен – современность Австралии; *Diploglossa* Cope, 1864; поздняя юра – современность Европы и Северной Америки; ранний мел – современность Азии, поздняя юра – современность Африки и современность Южной Америки.

МИКРООТРЯД PLATYNOTA DUMERIL ET BIBRON, 1836

Д и а г н о з. Скуловые отростки верхнечелюстных костей обычно не пересекают уровень центра глазниц. Тип неба платинотопалатинарный. Лабиальный отросток венечных костей, как правило, вытянут рострально и срastается, по крайней мере, частично с дорсальными краями медиолингвального отростка. Зубы немногочисленные, обычно субплевродонтные по прикреплению, как правило, исходно всегда заострены и загнуты назад. В основании зубов обычно формируются складки дентина. Развиты тенденции к ретракции носовых отверстий и обрамлению их заднего края лобными костями, к редукции размеров носовых костей, удлинению премаксиллярного и укороченного скулового отростков верхнечелюстных костей, разитию и медиальному смыканию субольфакторных отростков лобных костей, а также к формированию режущих кромок верхней части зубов и складок дентина в их основании.

С о с т а в. Надсемейства *Helodermatoidea* Gray, 1837; поздний олигоцен – современность Северной Америки, современность Юго-Восточной Азии; палеоген Европы, *Varanoidea* Hardwicke et Gray, 1824; поздний мел – современность Азии, палеоген Северной Америки, палеоген – современность Африки, миоцен Европы и миоцен – современность Австралии; *Necrosauroidea* Hoffstetter, 1943; поздний мел – палеоген Центральной Азии, поздний мел Северной Америки, палеоцен – ранний олигоцен Европы.

Н а д с е м е й с т в о *Varanoidea* Hardwicke et Gray, 1824

Д и а г н о з. Остеодермальная скульптура на костях черепа и остеодермальный панцирь из туловищных остеодерм отсутствуют. Носовые отверстия всегда удлиненные. Носовые кости небольшие. Верхние височные дуги всегда полные. Лобные кости нередко формируют задний край носовых отверстий. Заглазничные кости всегда входят в состав обрамления глазниц. Выражена тенденция к срastанию заднелобных и заглазничных костей.

С о с т а в. Семейства: *Varanidae* Hardwicke et Gray, 1824; миоцен Европы, палеоген Северной Америки, палеоген – современность Азии и Африки, миоцен – современность Австралии; *Cherminotidae* Alifanov, 2000; поздний мел Азии; *Saniwididae* Alifanov, 2012; поздний мел Центральной Азии.

Семейство Chermintidae Alifanov, 2000

Типовой род – *Chermintus* Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел южной Монголии.

Диагноз. Лобные кости входят в обрамление носовых отверстий. Предлобные кости формируют соединение с заднелобными костями. Небные зубы редкие или отсутствуют. Слезные отверстия одиночные, располагаются на шве между слезными и предлобными костями. Заглазничная дуга замкнута. Ольфакторный канал теменной кости открыт. Дорсальный отросток венечных костей низкий. Постдентальная часть нижней челюсти длиннее зубных костей. Стрептогнатия развита. Предмышцелковое сужение тел туловищных позвонков отсутствует, а сам мышцелок небольшой. Обычно выражена межзигапофизная вырезка позвонков. Шейный отдел включает 9 позвонков.

Состав. Кроме типового, роды: *Aiolosaurus* Gao et Norell, 2000; *Estesia* Norell, McKenna et Novacek, 1992; *Ovoo* Norell, Gao et Conrad, 2007; поздний мел южной Монголии; *Asprosaurus* Park et al., 2015; поздний мел Южной Кореи.

Замечания. К. Гао и Л. Хоу (Gao, Hou, 1996) сообщают о позвонках и фрагментах черепа херминотида из позднего мела Внутренней Монголии (Китай).

Род Chermintus Borsuk-Bialynicka, 1984

Chermintus: Borsuk-Bialynicka, 1984, p. 60; Алифанов, 2012б, с. 48.

Типовой вид – *Chermintus longifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел южной Монголии.

Диагноз. Небольшая ящерица с черепом длиной около 3 см. Верхние височные окна крупные. Носовые кости короткие. Заднелобные и заглазничные кости не срастаются. Затылочные отростки теменной кости вытянутые и широкие в основании. Теменное отверстие выражено. Лобные кости парные. Длинные и тонкие сошники тесно сближены на всем протяжении. Межптеригоидная яма крупная. Небные зубы на крыловидных костях выражены, однорядные. Функционирующих зубов на каждой верхнечелюстной и зубной костях не более пяти.

Видовой состав. Типовой вид.

***Chermintus longifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984**

Рис. 44, б, в; табл. I, фиг. 1

Chermintus longifrons: Borsuk-Bialynicka, 1984, p. 61, pl. 2; fig. 4, pl. 11, fig. 1–3, pl. 12, fig. 1, 2; fig. 4, e, 9, g, 17; Alifanov, 1993, fig. 2; 2000, p. 380, fig. 18.10, с, e; Алифанов, 2000, с. 69, рис. 29, в, д; 2012б, с. 48, рис. 19; Gao, Norell, 2000, p. 95, fig. 33.

Голотип – ZPAL, № MgR-III/59, поврежденный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Поздний мел южной Монголии.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ZPAL, № MgR-III/64; экз. ПИН, № 3142/323; фрагментарные черепа (местонахождение Хермин-Цав); экз. IGM, № 3/170, неполный череп с нижней челюстью и часть посткраниального скелета (Тугрикийн-Ширэ); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская (Хермин-Цав) и джадохтская (Тугрикийн-Ширэ) свиты.

Род *Estesia* Norell, McKenna et Novacek, 1992

Estesia: Norell et al., 1992, p. 5; Алифанов, 2012б, с. 50.

Т и п о в о й в и д – *Estesia mongoliensis* Norell, McKenna, Novacek, 1992; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной до 15 см. Верхние височные окна небольшие, а ограничивающие их кости височных дуг массивные. Носовые кости очень длинные, практически равны по длине лобным костям. Последние парные. Теменного отверстия нет. Затылочные отростки теменных костей сильно вытянутые, длиннее тела самой кости. Верхнечелюстные кости рostrально широкие. Заднелобные и заглазничные кости срастаются. Вырезка между задними концами сошников достигает уровня четверти этих костей. Наружнокрыловидные кости массивные. Зубы на костях неба формируют широкие поля. Верхний край зубных костей дугообразно искривлен. Челюстные зубы редкие. На каждой зубной кости по пять функционирующих зубов. На их расширенных основаниях выражены многочисленные складки дентина.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой род.

***Estesia mongoliensis* Norell, McKenna et Novacek, 1992**

Рис. 44, *z–e*; табл. I, фиг. 2, 3

Estesia mongoliensis: Norell et al., 1992, p. 5. fig. 4–7; Norell, Gao, 1997, p. 2, fig. 1–3; Gao, Norell, 2000, p. 94, fig. 32; Alifanov, 2000, p. 380; Алифанов, 2000, с. 69; 2012б, с. 50, рис. 20; Yi, Norell, 2013, p. 3, fig. 2, 3, 5a, 6, 7a, 8.

Г о л о т и п – IGM, № 3/14, почти полный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел южной Монголии.

З а м е ч а н и я. Накопление материалов по крупным херминотидам из позднего мела Монголии показывает наличие у них краниологического полиморфизма.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, IGM, № 3/196, фрагментарный череп и нижняя челюсть; экз. ПИН, № 3142/363; фрагментарный череп без крыши (местонахождение Хермин-Цав); экз. IGM, № 3/15, фрагментарный скелет с мозговой капсулой; экз. ПИН, № 3142/363, фрагментарный скелет с черепом (Хермин-Цав); экз. IGM, № 3/169, челюсти с зубами; экз. IGM, № 3/760, часть посткраниального скелета (Ухаа-Толгод); без номеров: экз. IGM (Баин-Дзак); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская (Баин-Дзак) и барунгойотская (Хермин-Цав, Ухаа-Толгод) свиты.

Род **Ovoo Norell, Gao et Conrad, 2007**

Ovoo : Norell et al., 2007, p. 3; Алифанов, 2012б, с. 49.

Т и п о в о й в и д – Ovoo gurvel Norell, Gao et Conrad, 2007; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной не более 25 мм. Носовые кости удлиненные. Премаксиллярные отверстия крупные. Ростромедиальные отростки предчелюстных костей контактируют медиально позади предчелюстной кости. Дорсальное септомаксиллярное отверстие небольшое и расположено медиально. Медиоростральные отростки лобных костей удлиненные. Носовой отросток предчелюстных костей короткий и широкий. На верхнечелюстных костях по шесть действующих зубов. Небные и крыловидные кости озубленные.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

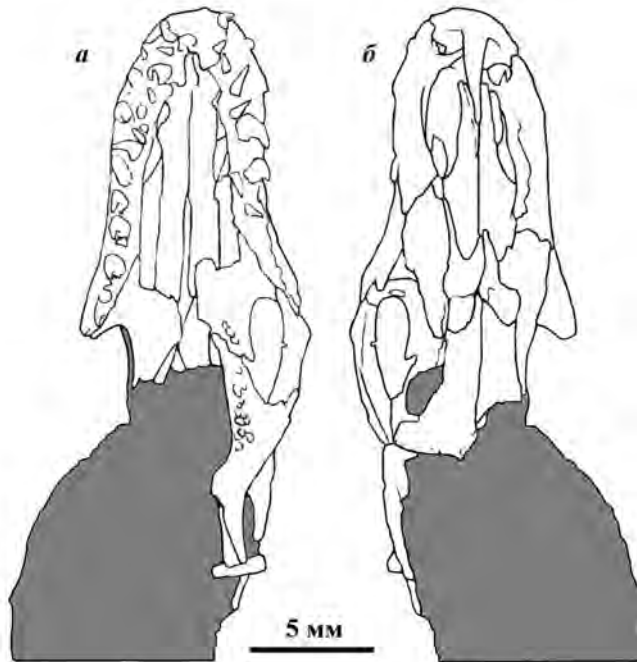


Рис. 59. Фрагмент черепа *Ovoo gurvel* Norell et al., 2007, *Cherminotidae*; голотип IGM, № 3/767 (по: Norell et al., 2007, фиг. 4, a, b): *a* – сверху, *б* – снизу; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита. Здесь и далее серым цветом изображена порода.

Ovoo gurvel Norell, Gao et Conrad, 2007

Рис. 59

Ovoo gurvel: Norell et al., 2007, p. 3, fig. 4–6; Алифанов, 2012б, с. 50.

Г о л о т и п – IGM, № 3/767, череп без нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Литтл-Ухаа-Толгод; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. *Ovoo gurvel* Norell et al., 2007 отличается от *Cherminotus longifrons* удлинненными носовыми костями и увеличенным числом челюстных зубов. В отличие от *Estesia mongoliensis* Norell et al., 1992, данная форма обладает глубокой межшощниковой вырезкой и развитием небного озубления. В качестве отличительного признака *O. gurvel* указывают также «загадочные» дополнительные окостенения, лежащие между носовыми и лобными костями. Последние, скорее всего, образованы трещинами (это следует из отсутствия симметричности: правый элемент короче и окципитально шире левого). Если это не так, то речь может идти об индивидуальной патологии, указывающей также на формирование лобных костей из двух пар закладок, срастание которых в онтогенезе подверглось задержке. Однако, по нашему мнению, верным является первое предположение.

Материал. Голотип.

Род *Aiolosaurus* Gao et Norell, 2000

Aiolosaurus: Gao, Norell, 2000, p. 97; Алифанов, 2012б, с. 49.

Типовой вид – *Aiolosaurus oriens* Gao et Norell, 2000; поздний мел южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной не более 40 мм. Верхнечелюстные кости соединены друг с другом ростромедиальными отростками позади предчелюстной кости. Премаксиллярные отверстия выражены. Переднее супраангулярное отверстие лежит на уровне вершины венечной кости. Задний край пластинчатой кости скошен. На каждой челюстной кости не более пяти функционирующих зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

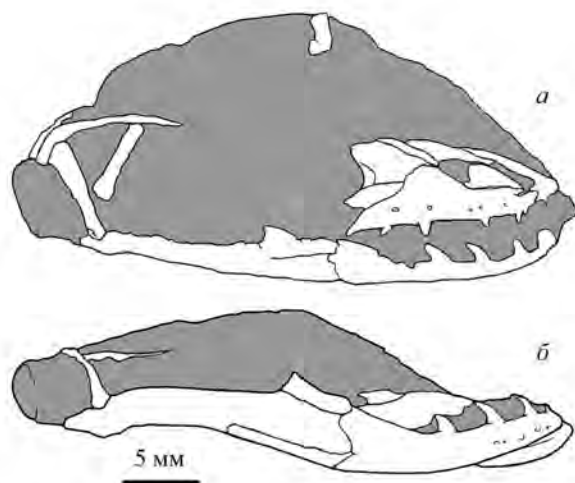


Рис. 60. Фрагментарный череп и нижняя челюсть *Aiolosaurus oriens* Gao et Norell, 2000, *Cherminotidae*; голотип IGM, № 3/171 (по: Gao, Norell, 2000, фиг. 34, а, б): а – сверху и сбоку, б – сбоку; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Aiolosaurus oriens Gao et Norell, 2000

Рис. 60

Aiolosaurus oriens: Gao, Norell, 2000, p. 97, fig. 34; Алифанов, 2012б, с. 49.

Г о л о т и п – IGM, № 3/171, фрагментарный череп и части посткраниального скелета; Монголии, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. *Aiolosaurus oriens* Gao et Norell, 2000 близок к *Cherminotus longifrons* Borsuk-Białynicka, 1984 по дорсальному положению септомаксиллярного отверстия и наличию премаксиллярных отверстий (у многих херминотид они плохо известны). От *Estesia mongoliensis* Norell et al., 1992 отличается меньшим количеством зубов и более крупными максилло-премаксиллярными отверстиями. По небольшому числу зубов *A. oriens* близок к *Ch. longifrons*.

М а т е р и а л. Голотип.

Cherminotidae gen. indet. 1

Varanoidea gen. et sp. undeterm.: Gao, Norell, 2000, p. 100, fig. 35; Алифанов, 2012б, с. 53.

М а т е р и а л. Экз. IGM, № 3/172, фрагмент верхнечелюстной кости и три туловищных позвонка; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

З а м е ч а н и я. К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000) указывают на принадлежность данной находки к крупной вараноидной ящерице, сравнимой по размерам с *E. mongoliensis*, с которой экз. IGM, № 3/172 проявляет сходство по строению верхнечелюстной кости и зубов. Однако этому выводу противоречит то, что на основаниях зубов складки дентина ясно не выражены. Тело позвонков короткое и широкое. Презигапофизы обширные. Межпрезигапофизная вырезка отчетливая. Сохраняется шов соединения мышцелка и тела позвонков. Мышцелки позвонков из Ухаа-Толгод укрупненные, ориентированы дорсально, как у современных варанид, но без прекондилярного сужения.

Cherminotidae gen. indet. 2

Saniwa sp.: Alifanov, 1993, p. 11, fig. 3; Алифанов, 2012б, с. 54.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 3142/322, туловищный позвонок; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

З а м е ч а н и я. Относительно крупный туловищный позвонок (без мышцелка) напоминает строением туловищный позвонок *Estesia mongoliensis* Norell et al., 1992 (Norell, Gao, 1997). Вероятнее всего, он принадлежит *Cherminotidae* gen. indet., но не *E. mongoliensis*, поскольку отличается от последнего вида менее широкой предмышцелковой зоной тела, сравнительно небольшими постзигапофизами и более глубокой вырезкой переднего межпрезигапофизного края.

Семейство Saniwididae Alifanov, 2012

Д и а г н о з. Предлобные и заднелобные кости разъединены, а лобные и верхнечелюстные кости сочленены. Лобные кости в состав носовых отверстий не входят. Надглазничные кости небольшие или утрачены. Слезные отверстия одиночные, расположены на шве между слезными и предлобными костями. Заглазничная дуга замкнута. Ольфакторный канал открыт. Небные зубы многорядные, развиты на крыловидных и небных костях. Стрептогнатия не сформирована. Дорсальный отросток венечных костей низкий. Постдентальная часть нижней челюсти длиннее зубных костей. Предмышцелковое сужение тел туловищных позвонков отсутствует, а сам мышцелок небольшой.

С о с т а в. Кроме типового, роды: *Saniwides Borsuk-Bialynicka*, 1984; *Telmasaurus Gilmore*, 1943; поздний мел южной Монголии.

З а м е ч а н и я. *Saniwididae* отличаются от *Cherminotidae* иным сочетанием продвинутых и архаичных признаков, о которых говорилось в предыдущем разделе. Большое число последних (сохранение сочленения лобных и верхнечелюстных костей, исключение предлобных и лобных костей из обрамления носовых отверстий из-за связи носовых и предчелюстных костей, многорядность небных зубов, отсутствие стрептогнатии) указывает на базальное положение этой группы в составе *Varanoidae*.

Род *Saniwides Borsuk-Bialynicka*, 1984

Saniwides: Borsuk-Bialynicka, 1984, p. 50; Алифанов, 2012б, с. 52.

Saniwides: Estes et al., 1988, p. 231; Borsuk-Bialynicka, 1984, p. 58.

Т и п о в о й в и д – *Saniwides mongoliensis* Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Ящерицы средних размеров с длиной черепа до 4,5 см. Предглазничная часть черепа уплощена. Лобные кости парные. Носовые кости относительно небольшие. Их задние края округлые. Предлобные кости широкие дорсально. Окципитально уровня центра орбит они не достигают. Заднелобные и заглазничные кости сросшиеся. Межсошниковая щель глубокая. Контакт пластинчатых и венечных костей удлинённый. Угловые кости небольшие, окципитально они не достигают уровня середины постдентальной части нижней челюсти. Число мест прикрепления зубов на каждой челюстной кости – 13.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Saniwides mongoliensis Borsuk-Bialynicka, 1984

Рис. 44, жс-и

Saniwides mongoliensis: Borsuk-Bialynicka, 1984, p. 51, pl. 8, pl. 9, figs 3, 4; fig. 9, b, 14, 20, e; Алифанов, 2000, p. 380; Алифанов, 2000, с. 69; 2012б, с. 52, рис. 21.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-1/72, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. В первоописании *Saniwides mongoliensis* Borsuk-Bialynicka, 1984 трактовался как архаичный представитель варанид, кото-

рый по ряду признаков более архаичен, чем *Saniwa Leidy, 1870*. В рамках *Saniwididae* данный вид близок к *Telmasaurus Gilmore, 1943* (Алифанов, 2000). От него *S. mongoliensis* отличается парностью лобных костей, формой и размерами предлобных костей, а также рядом других признаков.

М а т е р и а л. Голотип.

Род **Telmasaurus Gilmore, 1943**

Telmasaurus: Gilmore, 1943, p. 379; Estes, 1983a, p. 187; Алифанов, 2012б, с. 52.

Т и п о в о й в и д – *Telmasaurus grangeri* Gilmore, 1943; поздний мел центральной Монголии.

Д и а г н о з. Лобные кости непарные. Предлобные кости удлиненные. На уровне отхождения длинных затылочных отростков теменная кость очень узкая. Антеролатеральные отростки теменной кости крупные. Рострально на дорсальной поверхности теменной кости образован короткий и невысокий гребень. Зубы на небных и крыловидных костях многорядные.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, *Telmasaurus bialynickae* Alifanov, 2012; поздний мел южной Монголии.

Telmasaurus grangeri Gilmore, 1943

Рис. 61

Telmasaurus grangeri: Gilmore, 1943; p. 379, fig. 17; Estes, 1983a, p. 188, fig. 48 A, B; Borsuk-Białynicka, 1984, p. 56; Alifanov, 2000, p. 380; Алифанов, 2000, с. 69; 2012б, с. 53.

Г о л о т и п – AMNH, № 6645, теменной отдел крыши черепа, фрагмент зубного ряда, несколько туловищных позвонков и фрагменты ребер; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; поздний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Д и а г н о з. Реконструированная длина черепа 6 см. Отверстия теменной кости нет. Заглазничная и заднелобные кости отдельные, сравнительно небольшие. Чешуйчатые кости рострально тонкие. Надвисочные кости протяженные.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. Ч. Гилмор (Gilmore, 1943) отнес *Telmasaurus grangeri* Gilmore, 1943 к подсемейству *Saniwinae* (*Varanidae*) по наличию на позвонках зигосфенов (видимо, имелись в виду так называемые псевдозигосфены, в качестве которых принимаются зоны начала вырезки на межпрезигапозной перемычке). Р. Эстес (Estes, 1983a) после дополнительной препаровки указал на отсутствие у *T. grangeri* теменного отверстия. Он также усомнился в связи этого вида с *Saniwa Leidy, 1870*.

М а т е р и а л. Голотип.

Telmasaurus bialynickae Alifanov, 2012

Рис. 44, к, л; табл. I, фиг. 4–6

Telmasaurus grangeri (partim): Borsuk-Białynicka, 1984, p. 56, pl. 9, fig. 1, pl. 10, fig. 1; fig. 4, g. 15, 16, 20, с. 21, d; Алифанов, 2012б, с. 53, рис. 22.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-I/65, поврежденный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Теменное отверстие выражено. Заглазничные и заднелобные кости сросшиеся. Чешуйчатые кости массивные и утолщены рострально. Базиптеригоидные отростки крупные.

С р а в н е н и е. От типового вида отличается наличием теменного отверстия, срастанием заглазничных и заднелобных костей, массивными и расширенными рострально чешуйчатыми костями.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. М. Борсук-Бялыницкая (Borsuk-Białynicka, 1984) отнесла экз. ZPAL, № MgR-I/65 (голотип вида), представляющий собой почти полный череп, к *Telmasaurus grangeri* Gilmore, 1943. В отношении этого образца отмечено его существенное сходство с голотипом последнего вида, а отличия, в том числе размеров, интерпретированы как индивидуальные. Однако новый образец не имеет гребня теменной кости и несет теменное отверстие, которого нет у *T. grangeri*.

Непарная лобная кость, наличие срединного гребня лобной кости, а также раздвоенного рострального концов чешуйчатой кости, отмеченные у *Telmasaurus bialynickae* Alifanov, 2012, обнаруживаются также у *Saniwa ensidens* Leidy, 1870 из раннего эоцена Вайоминга (США), судя по экз. FMNH, PR № 2378 (Rieppel, Grande, 2007). Это пример параллельного сходства у представителей неблизкородственных семейств.

М а т е р и а л. Голотип.

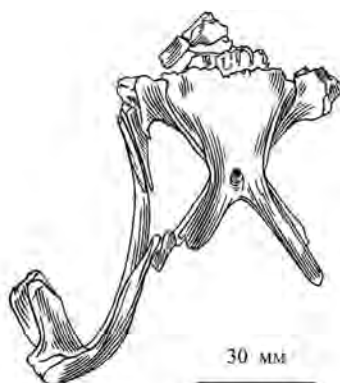


Рис. 61. Задняя часть крыши (вид снизу) черепа *Telmasaurus grangeri* Gilmore, 1943, Saniwidae; голотип AMNH, № 6645 (Gilmore, 1943, фиг. 17); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; поздний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Семейство *Varanidae* Hardwicke et Gray, 1824

Т и п о в о й р о д – *Varanus* Merrem, 1820.

Д и а г н о з. Слезные отверстия парные. Лобные кости всегда входят в обрамление носовых отверстий. Нисходящие отростки теменной кости смыкаются друг с другом. Связи предлобных и заднелобных костей нет. Надглазничные кости всегда выражены и крупные. Стрептогнатия выражена. Предмышцелковое сужение туловищных позвонков отчетливое.

Мышелок туловищных позвонков относительно крупный и образует выступающие фланги.

С о с т а в. Кроме типового, роды: *Varanus Merrem*, 1820; ранний миоцен – современность Австралии, средний – поздний миоцен Европы, плейстоцен – современность Азии, граница эоцена и олигоцена – современность Африки; *Iberovaranus Hoffstetter*, 1969; средний эоцен Испании и Португалии; *Saniwa Leidy*, 1870; ранний эоцен – ранний олигоцен Азии, средний эоцен – ранний олигоцен Северной Америки, ранний эоцен Европы.

Род **Saniwa Leidy, 1870**

Saniwa: Leidy, 1870, p. 124; Estes, 1983a, p. 184; Rieppel, Grande, 2007, p. 644.

Saniwa: Leidy, 1872, p. 370.

Thinosaurus: Marsh, 1872, p. 299.

Т и п о в о й в и д – *Saniwa ensidens* Leidy, 1870; ранний – средний эоцен Северной Америки.

Д и а г н о з. Предчелюстная кость сильно редуцирована. Скуловые кости массивные. Заглазничные дуги замкнуты. На челюстных костях до шести функционирующих зубов. Шейный отдел позвоночника удлиненный. Интерцентры шейных позвонков редуцированы. Наклон остистых отростков назад увеличивается каудально. Зубы на небных и крыловидных костях выражены. Носовые отверстия ретрагированы незначительно. Окципитальный отросток верхнечелюстных костей сравнительно длинный. Межпрезигапофизная перемычка позвонков всегда несет вырезку, которой противостоит гребень, сформированный на окципитальном ребре остистого отростка. Коракоидное отверстие одно.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового, виды: *S. agilis* Marsh, 1872; *S. crassa* Marsh, 1872; средний – поздний эоцен Северной Америки; *S. grandis* Marsh, 1872; *S. paucidens* Marsh, 1872; средний эоцен Северной Америки; *S. brooksi* Brattstrom, 1955; поздний эоцен Северной Америки; *S. orsmaelensis* Dollo, 1923; ранний эоцен Бельгии.

З а м е ч а н и я. Из нескольких видов рода *Saniwa* Leidy, 1870 лучше всего изучен типовой, который представлен скелетными материалами. Данные о строении последнего лежат в основе вышеприведенного диагноза рода.

Saniwa cf. S. paucidens Marsh, 1872

Табл. II, фиг. 1, 2

Varanus sp.: Alifanov, 1993, p. 13, fig. 4.

Saniwa sp.: Алифанов, 2000, с. 68, рис. 31, а, б; 2012б, с. 47, рис. 18.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 4757/7 (ранее № 3139/15), туловищный позвонок; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Хушу; палеоген, нижний эоцен, свита наран-булак, пачка бумбан.

З а м е ч а н и я. Позвонок имеет типичное для варанид строение, судя по крупному мышелку и наличию у него четких выступающих флангов, сформированных в том числе и в результате предмышцелкового сужения тела позвонка. Наличие межпрезигапофизной вырезки указывает на ошибочность определения данной формы к *Varanus*, которое нами давалось

ранее (Alifanov, 1993). Находка принадлежит представителю рода *Saniwa* Leidy, 1870. По пропорциям и размерам межпрезигапофизной вырезки указанные выше позвонки из Монголии напоминают *Saniwa raucidens* Marsh, 1872 из среднего и позднего эоцена Северной Америки (Gilmore, 1928, табл. IX, пл. 7–9). Последний вид характеризуется небольшими размерами (длина тела позвонка – 13 мм). Ч. Гилмор (Gilmore, 1928) заметил, что имеет место перекрытие его диагностических черт с *Saniwa crassa* Marsha, 1872 и что только размер отличает данный вид от *Saniwa ensidens* Leidy, 1870. с нашей точки зрения, последнее неверно: *S. ensidens* отличает обширный вырез межпрезигапозной перемычки туловищных позвонков, тогда как у *S. crassa* формируются необычные для ящериц удлиненные отростки, которые, видимо, следует считать так называемыми псевдозигосфенами.

***Saniwa* cf. *S. grandis* Marsh, 1872**

Табл. II, фиг. 3, 4.

Saniwa cf. *ensidens*: Алифанов, 2000, с. 68;

Saniwa sp.: Алифанов, 2012б, с. 47.

Varanus cf. *hoffmani*: Алифанов, 2000, с. 68; 2012б, с. 46.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 3107/332–340, изолированные и сильно поврежденные с поверхности туловищные позвонки; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; палеоген, средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч; экз. ПИН, № 4752/7, элементы посткраниального скелета (туловищные позвонки и фрагменты костей конечностей); Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Эргилийн-Дзо; палеоген, нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо.

З а м е ч а н и я. Крупные туловищные позвонки варанид из Хайчин-Улы II и Эргилийн-Дзо имеют четкое сходство (форма из последнего местонахождения немного более крупная: ее туловищные позвонки достигают более 25 мм в длину). По пропорциям они сходны с *Saniwa ensidens* Leidy, 1870. Отличия состоят в небольшой межпрезигапофизной вырезке, более узком невральном канале и значительном наклоне синапофизов. По форме рострального края межпрезигапофизной вырезки форма из Хайчин-Улы II сходна с *Saniwa* cf. *raucidens* из Цаган-Хушу, но отличается от нее более коротким телом и в целом более крупными размерами. В Северной Америке крупные формы *Saniwa* (длина тела позвонков достигает 20 мм) принадлежат *Saniwa grandis* Marsh, 1872. Последний вид, кроме размеров, отличает массивность и неглубокая межпрезигапофизная вырезка позвонков.

***Saniwa* cf. *S. crassa* Marsh, 1872**

Табл. II, фиг. 5, 6

М а т е р и а л. Экз. колл. ПИН, № 4751/1, туловищный позвонок; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Хоер-Дзан; палеоген, нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо.

З а м е ч а н и я. Форма представлена единственным туловищным позвонком. Возможно, она принадлежит отдельному виду или роду, поскольку отличается удлиненными крыльями псевдозигосфенов и, соответственно, глубокой вырезкой между ними, а также развитием высокого гребня на кау-

дальном «ребре» остистого отростка. Судя по изображениям, приведенным Ч. Гилмором (Gilmore, 1928, пл. X, фиг. 6–10), данный вид сходен с *Saniwa crassa* Marsh, 1872 из среднего и позднего эоцена Северной Америки.

?Saniwa sp.

?Saniwa sp.: Averianov, Danilov, 1997, p. 143, fig 1, 2; Алифанов, 2012б, с. 47.

М а т е р и а л. Экз. ZISP, PH № 10/1–PH № 12/1, туловищный, второй тазовый и первый хвостовой позвонки; Кыргызстан, Ляйлякский район, Баткенская обл., местонахождение Андарак 2; палеоген, ранний эоцен, ранний ипр, нижеалайский подгоризонт.

З а м е ч а н и я. Мышечки туловищных позвонков поперечно расширены, как у типичных варанид. Крестцовый и переднехвостовые позвонки не имеют развитого неврального отростка. Их тела широкие и короткие, несут поперечно вытянутый мышелок. В первоописании (Averianov, Danilov, 1997) отмечается сходство позвонка ZISP, PH № 12/1 с позвонками варанид из Цаган-Хушу в Монголии (см. *Saniwa cf. paucidens*), несмотря на то, что они представлены разными отделами позвоночника.

Н а д с е м е й с т в о Necrosauroidea Hoffstetter, 1943

Д и а г н о з. Остеодермы туловища выражены. Верхние височные дуги полные. Заглазничные кости входят в состав обрамления орбит. Выражена тенденция к срастанию заднелобной и заглазничной костей. Лобные и верхнечелюстные кости обычно образуют контакт. Ольфакторные отростки лобных костей не смыкаются. Премаксиллярные отверстия сформированы. Вертикальная ось дорсального отростка верхнечелюстных костей расположена на уровне середины кости. Зубы на костях неба присутствуют, нередко они многорядные. По длине зубные кости равны постдентальной части ветвей нижней челюсти. Стрептогнатия не развита.

С о с т а в. Семейства: Parasaniwidae Estes, 1969; поздний мел – палеоцен Северной Америки, поздний мел – палеоцен Азии; Necrosauridae Hoffstetter, 1943; палеоцен – ранний олигоцен Европы.

Семейство Parasaniwidae Estes, 1964

Т и п о в о й р о д – Parasaniwa Gilmore, 1928; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Остеодермы имеют полигональную или округлую форму. Друг друга они не перекрывают.

С о с т а в. Кроме типового, роды: Gobiderma Borsuk-Bialynicka, 1984; Parviderma Borsuk-Bialynicka, 1984; Proplatynotia Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел южной Монголии; Tsagansaurus Alifanov, 2018; поздний палеоцен южной Монголии; Chianghsia Mo et al., 2012; поздний мел Китая; Primaderma Nydam, 2000; альб – сеноман Северной Америки; Paraderma Estes, 1964; Colpodontosaurus Estes, 1964; поздний мел Северной Америки.

Род Proplatynotia Borsuk-Bialynicka, 1984

Proplatynotia: Borsuk-Bialynicka, 1984, p. 28; Алифанов, 2012б, с. 42.

Т и п о в о й в и д – Proplatynotia longirostrata Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп до 4 см в длину, низкий, с удлинённой предглазничной частью. Премаксиллярные отверстия крупные. Носовые отверстия вытянуты ростоокципитально. Носовые кости длинные и узкие. Лобные кости парные и формируют контакт с верхнечелюстными костями. Расположенные на них краевые остеодермальные щитки сливаются в продольные гребни. Теменное отверстие лежит в центре теменной кости. Скуловые кости широкие в средней части. Небные и крыловидные кости срастаются. Нижний край ветвей нижней челюсти спрямленный. На зубных костях расположено по 16 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

***Proplatynotia longirostrata* Borsuk-Bialynicka, 1984**

Рис. 45, з, д; табл. III, фиг. 1–4

Proplatynotia longirostrata: Borsuk-Bialynicka, 1984, p. 29, pl. 4, fig. 2, 5, pl. 5, fig. 1, 2, pl. 7, fig. 4, pl. 13, fig. 4; fig. 4, b, 8, 9, a; Alifanov, 2000, p. 181, fig. 18.10, a, b; Алифанов, 2000, с. 71, рис. 29, а, б; 2012б, с. 42, рис. 15, табл. IV, фиг. 4–7.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-I/68, почти полные череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. У вида отмечается необычное для ящериц сращение небных и крыловидной костей. По многочисленным и небольшим по размеру зубам он сходен с *Colpodontosaurus cracens* Estes, 1964 из позднего мела США (Вайоминг).

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Gobiderma* Borsuk-Bialynicka, 1984

Gobiderma: Borsuk-Bialynicka, 1984, p. 39; Алифанов, 2012б, с. 39.

Т и п о в о й в и д – *Gobiderma pulchrum* Estes, 1964; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Головные остеодермы в щитки не соединяются. По форме они округлые или субполигональные, со слабо бугристой поверхностью. Некоторые из них прирастают к костям крыши черепа. Лобные кости парные. Латеральные края теменной кости узкие, а их затылочные отростки широкие в основании. Крыловидные и небные кости срастаются и несут многорядные зубы. Озубленные поля сошников и небных костей сливаются друг с другом. Нижнечелюстные зубы крупнее верхнечелюстных. На зубных костях расположено не более шести зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

***Gobiderma pulchrum* Borsuk-Bialynicka, 1984**

Рис. 45, е–и; табл. III, фиг. 5–7

Gobiderma pulchra: Borsuk-Bialynicka, 1984, p. 39, pl. 4, fig. 3, pl. 6, fig. 1–4, pl. 7, fig. 1–3, pl. 10, fig. 2, pl. 13, fig. 3; fig. 4, d, 9, c, 11; Alifanov, 2000, p. 181.

Gobiderma pulchrum: Gao, Norell, 2000, p. 93, fig. 31; Алифанов, 2000, с. 71; 2012б, с. 39, рис. 13, табл. IV, фиг. 1–3.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-III/64, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел южной Монголии.

З а м е ч а н и я. *Gobiderma pulchrum* Borsuk-Bialynicka, 1984, не исключено, близка к *Paraderma bogerti* Estes, 1964 из позднего мела Северной Америки. Последний вид известен по фрагментарным остаткам, иногда его включали в состав *Helodermatidae* (Estes, 1964, 1983a; Pregill et al., 1986).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ZPAL, № MgR-III/65, № MgR-III/66; экз. IGM, № 3/59 (местонахождение Хермин-Цав), экз. ZPAL, № MgR-I/54, экз. IGM, № 3/60 (Хульсан); экз. IGM, № 3/56–№ 3/58 (Ухаа-Толгод); фрагментарные черепа; экз. IGM, № 3/55, полный череп (Удан-Сайр); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская (местонахождение Удан-Сайр) и барунгойотская (Хульсан, Хермин-Цав, Ухаа-Толгод) свиты.

Род *Parviderma* Borsuk-Bialynicka, 1984

Parviderma: Borsuk-Bialynicka, 1984, p. 35; Алифанов, 2012б, с. 41.

Т и п о в о й в и д – *Parviderma inexactum* Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Реконструированная длина черепа – около 3 см. Лобные кости сросшиеся и очень узкие. Их связи с верхнечелюстными костями нет. Заднелобные кости крупные. Краевая остеодермальная скульптура лобных костей сглаженная и рострально формирует два протяженных остеодермальных гребня. Ольфакторные отростки лобных костей рудиментарные. На зубных костях по 7–8 действующих зубов. Зубы на крыловидных костях занимают почти всю поверхность их небного отростка.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Parviderma inexactum Borsuk-Bialynicka, 1984

Рис. 45, к, л

Parviderma inexactum: Borsuk-Bialynicka, 1984, p. 35, pl. 5, fig. 3, 4, pl. 6, fig. 5; fig. 9, p. 10; Alifanov, 2000, p. 181; Алифанов, 2000, с. 71; 2012б, с. 41, рис. 14.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-I/43, фрагментарный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. Крупная надглазничная кость *Parviderma inexactum* Borsuk-Bialynicka, 1984 косвенно свидетельствует об отсутствии сплошного остеодермального панциря у этого вида.

М а т е р и а л. Голотип.

Род **Tsagansaurus Alifanov, 2018**

Tsagansaurus: Alifanov, 2018, с. 1433.

Т и п о в о й в и д – *Tsagansaurus nemegetensis* Alifanov, 2018; поздний палеоцен южной Монголии.

Д и а г н о з. Остеодермальные щитки к поверхности кости не прирастают. Вершина дорсального отростка верхнечелюстной кости приходится на третью четверть длины кости. Ее лобный отросток выражен и располагается на уровне четвертого действующего зуба. Верхушки зубов тонкие и загнутые назад. Складки эмали в основании зубов многочисленные. Зубов не менее семи. Тело туловищных позвонков относительно короткое. Остистый отросток высокий и удлинён кранио-каудально. Сочленовная поверхность презигапофизов ориентирована к горизонтали под углом 45°. Вертикальная ось синапофизов почти перпендикулярна длинной оси позвонка. Просвет неврального канала относительно крупный и субтреугольный по форме.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

***Tsagansaurus nemegetensis* Alifanov, 2018**

Табл. IV, фиг. 1, 2

Necrosaurus sp.: Алифанов, 2000, с. 71, рис. 31, в–д; 2012б, с. 44, рис. 16; Alifanov, 2018, р. 1433, pl. 14.

Г о л о т и п – ПИН, № 4758/1, правая верхнечелюстная кость; Монголия, Южно-Гобийский аймак, Нэмэгэтинская котловина, урочище Цаган-Хушу, местонахождение Цаган-Сайр; верхний палеоцен, свита наран-булак, пачка жигден.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний палеоцен южной Монголии.

З а м е ч а н и я. Наличие заостренных зубов, складок дентина в их основании, а также остеодермальной скульптуры гранулярного типа на внешней поверхности верхнечелюстной кости, в сочетании со строением туловищного позвонка, который несет небольшой мышцелок и неглубокую межпрезигапозную вырезку, указывают на связь данной формы с *Parasaniwidae*. Судя по увеличенному числу зубов, ящерица из Цаган-Сайра близка к парасанивидам группы *Parviderma* Borsuk-Bialynicka, 1984, а судя по вертикально ориентированными сочленовным плоскостям пре- и постзигапофизов, она особенно близка к проблематичному платиноту («*Varaniformes*» gen. indet.) из формации доуму (верхний палеоцен) в Китае (Dong et al., 2016).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 4758/6, левая верхнечелюстная кость; экз. ПИН, № 4758/2, фрагмент левой зубной кости; экз. ПИН, № PIN 4758/8, туловищный позвонок; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Сайр; верхний палеоцен, свита наран-булак, пачка жигден.

***Parasaniwidae* gen. et sp. non describ.**

Табл. IV, фиг. 3, 4

Necrosauridae gen. et sp. nov.: Алифанов, 2000, с. 70, рис. 30, г.

Parasaniwidae gen. et sp. nov.: Алифанов, 2012б, с. 42.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 4216/201, череп; экз. ПИН, № 4216/ 202, скелет; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Гурилийн-Цав; верхний мел, верхний кампан, нэмэгэтинский горизонт, нэмэгэтинская свита.

З а м е ч а н и я. Указанные выше образцы принадлежат еще неопisanному роду и виду платинот, предположительно близкому к *Gobiderma pulchrum* Borsuk-Bialynicka, 1984, но отличному от нее рядом признаков (например, изолированными остеодермами на костях крыши черепа, длинными затылочными отростками теменных костей, широким медиальным отростком заглазничных костей). Находка демонстрирует наличие у парасанивид автотомии.

Parasaniwidae gen. indet. 1

Табл. IV, фиг. 5–8

Cherminotinae indet: Алифанов, 2000, с. 69, рис. 30, а–в; Алифанов, 2012б, с. 53.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 4216/204, серия туловищных позвонков; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Гурилийн-Цав; верхний мел, верхний кампан, нэмэгэтинский горизонт, нэмэгэтинская свита.

З а м е ч а н и я. Мышцелок небольшой, предмышцелковое сужение тела и псевдозигосфены отсутствуют. Внешне позвонки сходны по строению и размерам с позвонками *Estesia mongoliensis* Norell et al., 1992 из позднего мела Монголии. От последнего вида ящерица из Гурилийн-Цава отличается относительно большей длиной тела позвонков и их сравнительно невысоким остистым отростком. К парасанивидам носители позвонков отнесены по наличию остеодерм, которые обнаружались после дополнительного препарирования образца.

Parasaniwidae gen. indet. 2

Рис. 62

Varanidae indet.: Kordikova et al., 2001, p. 397, fig. 6; Алифанов, 2012б, с. 54.

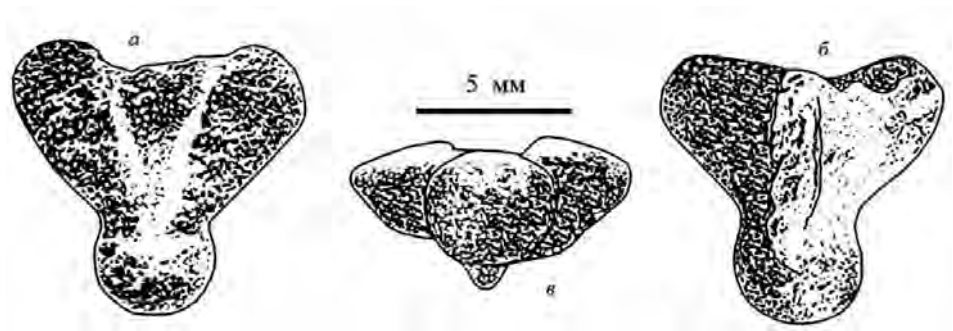


Рис. 62. Тело (?второго) шейного позвонка *Parasaniwidae* gen. indet.; экз. КГЕ-Т, № 1/11 (по: Kordikova et al., 2001, фиг. 6): а – дорсально, б – вентрально, в – окципитально; Казахстан, Северо-Восточное Приаралье, местонахождение Тюлькили; верхний мел, турон – коньяк, жиркендекская свита.

М а т е р и а л. Экз. KGE-T, № 1/11, тело (?второго) шейного позвонка; Казахстан, Северо-Восточное Приаралье, местонахождение Тюлькили; верхний мел, турон – коньяк, жиркендская свита.

З а м е ч а н и я. Фрагментарный позвонок (примерно 10 мм в длину), видимо, принадлежит шейному отделу, судя по наличию на его вентральной поверхности невысокого кия. Тело позвонка сужено, мышцелок относительно крупный, котилус обширный и овальный в поперечнике.

Parasaniwidae nomen dubium
Ekshmer bissektaensis Nesson, 1981

Рис. 63

Ekshmer bissektaensis: Несов, 1981, с. 106; Алифанов, 2012б, с. 42.

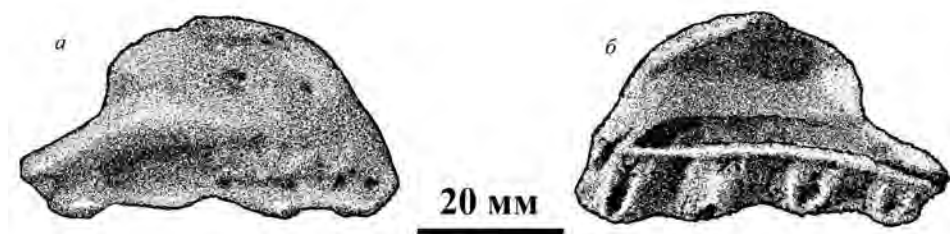


Рис. 63. Правая верхнечелюстная кость *Ekshmer bissektaensis* Nesson, 1981, nomen dubium, Parasaniwidae; экз. ЦНИГР музей, № 2/11727 (по: Несов, 1981, рис. на стр. 106): *a* – лабиально, *б* – лингвально; Узбекистан, центральные Кызылкумы, местонахождение Джаракудук; верхний мел, средний – верхний турон, биссектинская свита.

М а т е р и а л. Экз. ЦНИГР музей, № 2/11727, правая верхнечелюстная кость; центральные Кызылкумы, Узбекистан, местонахождение Джаракудук; верхний мел, средний – верхний турон, биссектинская свита.

З а м е ч а н и я. Вид описан по верхнечелюстной кости без зубов. Последних, судя по местам прикрепления, было немного (видимо, не более шести). Удлиненный скуловой отросток и, возможно, наличие остеодерм (шероховатая поверхность дорсального отростка), характерны для Parasaniwidae. Признаков для установления рода и вида выявить на единственном образце не удается.

МИКРООТРЯД DIPLOGLOSSA COPE, 1864

Д и а г н о з. Небный комплекс диплоглоссопалатинарный. Скуловой отросток верхнечелюстных костей, как правило, пересекает уровень середины орбит.

С о с т а в. Надсемейства: Xenosauroidea Cope, 1886; ранний мел – современность Центральной Азии, современность Юго-Восточной Азии, поздняя юра – палеоген Европы, поздняя юра – современность Северной Америки; Anguioidea Gray, 1825; поздний мел – современность Северной Америки и Азии, палеоген – современность Европы, современность Южной Америки и Африки.

Надсемейство Xenosauroidea Cope, 1868

Диагноз. Остеодермального панциря в области туловища нет. Развиты остеодермы головы и шеи. Надглазничные кости крупные.

Состав. Семейства: Xenosauridae Cope, 1886; ранний мел Центральной Азии, поздний мел – современность Северной Америки; Dorsetisauridae Hoffstetter, 1967; поздняя юра Северной Америки, поздняя юра – ранний мел Европы, ранний мел Азии; Shinisauridae Ahl, 1930, ранний миоцен Европы, ранний эоцен Северной Америки, современность Юго-Восточной Азии.

Семейство Dorsetisauridae Hoffstetter, 1967

Типовой род – Dorsetisaurus Hoffstetter, 1967; поздняя юра Северной Америки, поздняя юра – ранний мел Европы, ранний мел Азии.

Диагноз. Лобные кости парные. Остеодермальная скульптура покровных костей черепа среднещиткового типа. Зубы немногочисленные, высокие и ланцетовидные по форме. Остеодермы головы выражены. Друг от друга они изолированы.

Состав. Кроме типового, роды: Chometokadmon Costa, 1864; ранний мел Италии; Kuwajimalla Evas et Manabe, 2008; ранний мел Японии; Paradorsetisaurus Alifanov, 2019; ранний мел Монголии.

Род Paradorsetisaurus Alifanov, 2019

Paradorsetisaurus: Алифанов, 2019б, с. 78.

Типовой вид – Paradorsetisaurus postumus Alifanov, 2019; ранний мел центральной Монголии.

Диагноз. Премаксиллярный и скуловой отростки верхнечелюстных костей относительно длинные, последний заострен на конце. Дорсально на медиальной ветви премаксиллярного отростка выражен бугорок. Крупнейшие зубы расположены в середине ряда. Их вершины уплощены, изогнуты немного вовнутрь, повернуты под небольшим углом к оси челюсти и выходят за край челюстной кости примерно на половину их собственной высоты. Кромки вершинок протяженные и гладкие. Число верхнечелюстных зубов – 15.

Видовой состав. Типовой вид.

Paradorsetisaurus postumus Alifanov, 2019

Табл. V, фиг. 1

Dorsetisaurus [sp.]: Alifanov, 1993, p. 9; Alifanov, 2000, p. 382.

Dorsetisaurus sp.: Алифанов, 2000, с. 73, рис. 28, д; 2012б, с. 57, рис. 24.

Paradorsetisaurus postumus: Алифанов, 2019б, с. 78, рис. 2, ж, табл. XIV, фиг. 1–4.

Голотип – ПИН, №3334/517, правая верхнечелюстная кость; Монголия, Увэрхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, верхний апт – нижний альб, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Форма из Хобура морфологически близка к типовому роду семейства, от которого отличается развитием дорсального бугорка

на медиальной ветви премаксиллярного отростка верхнечелюстных костей, сравнительно длинными отростками последних и поворотом вершинок зубов под углом к оси челюсти.

М а т е р и а л. Голотип.

Семейство Xenosauridae Cope, 1886

Т и п о в о й р о д – Xenosaurus Cope, 1886.

Д и а г н о з. На черепе развита остеодермальная скульптура гранулярного или мелкощиткового типа. Лобные кости непарные и узкие. Носовые кости небольшие. Заднелобные и заглазничные кости обычно срастаются. Скуловые кости широкие. Чешуйчатые кости уплощены. Зубы небольшие, конические или притупленные.

С о с т а в. Кроме типового рода, Exostinus Cope, 1873, поздний мел – ранний олигоцен Северной Америки; Restes Gauthier, 1982; поздний палеоцен Северной Америки; Oxia Nesson, 1985; ранний мел Узбекистана.

Род Oxia Nesson, 1985

Oxia: Несов, 1985, с. 209; Gao, Nesson, 1988, р. 294; Алифанов, 2012б, с. 55

Т и п о в о й в и д – Oxia karakalpakensis Nesson, 1985; ранний мел Узбекистана.

Д и а г н о з. Зубные кости имеют прогиб в средней части. Меккелева борозда роstralно узкая. Зубы цилиндрические и имеют притупленную верхушку. Задние зубы утолщены, крупнее и выше передних. Всего на зубных костях по 20 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

Oxia karakalpakensis Nesson, 1985

Рис. 64

Oxia karakalpakensis: Несов, 1985, с. 209, табл. 1, фиг. 1, 2; Gao, Nesson, 1988, р. 294, fig. 3; Alifanov, 2000, р. 382; Алифанов, 2012б, с. 55, рис. 23.

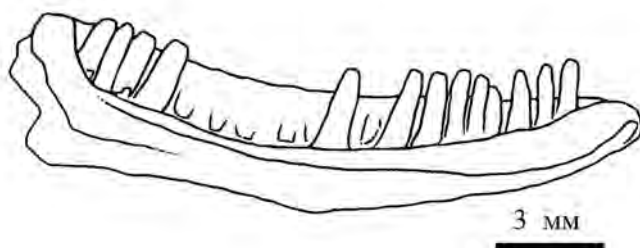


Рис. 64. Левая зубная кость лингвально Oxia karakalpakensis Nesson, 1985, Xenosauridae; голотип ЦНИГР музей, № 28/12000 (по: Gao, Nesson, 1988, фиг. 3; Алифанов, 2012б, рис. 23); Узбекистан, Каракалпакстан, местонахождение Ходжакуль; нижний мел, верхний альб, свита не определена.

Г о л о т и п – ЦНИГР музей, № 28/12000; левая зубная кость; Узбекистан, Каракалпакстан, местонахождение Ходжакуль; нижний мел, верхний альб, нижняя часть ходжакульской свиты.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

З а м е ч а н и я. Неполнота сохранности затрудняет уверенное отнесение *Oxia karakalpakensis* Nessov, 1985 к какой-либо группе ящериц. Однако предложенное в первоописании определение новой формы в составе семейства Xenosauridae можно подтвердить с помощью короткого ангулярного отростка зубных костей и борозды, отделяющей короноидный и супраангулярный отростки этих же костей.

М а т е р и а л. Кроме голотипа; экз. ЦНИГР музей, № 29/12000, № 43/12000, № 44/12000, зубные кости с зубами; типовое местонахождение.

Род *Xenostius* Alifanov, 2019

Xenostius: Алифанов, 2019б, с. 80.

Т и п о в о й в и д – *Xenostius futilus* Alifanov, 2019; ранний мел центральной Монголии.

Д и а г н о з. Зубные кости длинные, тонкие, выпрямленные и слабо расширены окципитально. Задний край этих костей не формирует глубокой вырезки. Фланг субдентального гребня узкий на всем протяжении. Зубы относительно крупные, прямые и слабо расширены книзу. Их выступающая за дорсальную кромку зубной кости часть составляет от трети до половины общей высоты. Крупнейшие зубы формируются в средней части ряда. На верхушках развито небольшое ростральное плечо. Общее число зубов – 20.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Xenostius futilus Alifanov, 2019

Рис. 65

Xenostius futilus: Алифанов, 2019б, с. 80, рис. 4, в; табл. XIV, фиг. 6.



Рис. 65. Левая зубная кость Xenosauridae gen. et sp. nov. лингвально; экз. ПИН, № 3334/522; Монголия, Увэрхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Г о л о т и п – ПИН, № 3334/522, левая зубная кость; Монголия, Увэрхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, верхний апт – нижний альб, хухтыкский горизонт, свита не определена.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, №3334/521; левая зубная кость с зубами; типовое местонахождение.

Надсемейство Anguioidea Gray, 1825

Д и а г н о з. Остеодермальный панцирь сплошной. Надглазничные кости рудиментарные, лежат ниже слоя надглазничных остеодерм. Лобные остеодермальные щитки парные. Переднетеменной щиток крупнее боковых теменных и заднетеменного щитков.

С о с т а в. Семейства: Anguidae Gray, 1825; поздний мел Центральной Азии и Северной Америки – современность (всесветно, кроме Австралии и Мадагаскара); Glyptosauridae Marsh, 1872; поздний мел – миоцен Северной Америки, ранний эоцен – ранний олигоцен Азии, палеоцен – поздний эоцен Европы.

Семейство Anguidae Gray, 1825

Т и п о в о й в и д – Anguis Linnaeus, 1758.

Д и а г н о з. Головные остеодермы обычно прирастают к костям крыши черепа в виде крупных щитков. Остеодермы всегда перекрывающиеся, округлые или прямоугольные по форме. Поверхность остеодерм выемчатая. Зубы обычно конические по форме.

С о с т а в. Подсемейства: Anguinae Gray, 1825; современность Северной Африки, Передней и Центральной Азии; нижний олигоцен – современность Европы, поздний миоцен – современность Северной Америки; Diploglossinae Bocourt, 1873–1879; плейстоцен – современность Южной и Центральной Америки, ранний эоцен Северной Америки; Gerrhonotinae McDowell et Bogert, 1954; поздний мел – современность Северной Америки, современность Южной Америки; Bainguinae Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел Центральной Азии.

Подсемейство **Bainguinae** Borsuk-Bialynicka, 1984, rank nov.

Т и п о в о й р о д – Bainguis Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел Центральной Монголии и северо-восточного Китая.

Д и а г н о з. Интерпариетальный остеодермальный щиток к теменной кости не прирастает. Заглазничные кости и височные дуги тонкие. Алярный отросток переднеушных костей короткий или отсутствует. Зубы немногочисленные, с расширенными основаниями. Конечности развиты. Туловищные остеодермы перекрывающиеся, субпрямоугольной формы. Зубы многочисленные, предположительно, конические.

С о с т а в. Типовой род.

Род Bainguis Borsuk-Bialynicka, 1984

Bainguis: Borsuk-Bialynicka, 1984, p. 20; Gao, Hou, 1996, p. 589; Алифанов, 2012б, с. 57.

Т и п о в о й в и д – Bainguis parvus Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел центральной Монголии и северо-восточного Китая.

Д и а г н о з. Ящерицы с длинным и узким черепом длиной до 30 мм. Орбиты небольшие. Теменного отверстия нет. Лобные кости парные. Субольфакторные отростки выражены. Основная затылочная кость небольшая. Небные зубы отсутствуют. Ветви нижней челюсти тонкие. Венечные кости удлинённые.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Bainguis parvus Borsuk-Bialynicka, 1984

Рис. 46, а

Bainguis parvus: Borsuk-Białynicka, 1984, p. 21, pl. 2, fig. 1, 2; fig. 4, c. 5, 6; Gao, Hou, 1996, p. 589, fig. 6, a–c; Алифанов, 2000, с. 73; 20126, с. 58, рис. 25; Alifanov, 2000, p. 382.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-II/46, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел южной Монголии.

З а м е ч а н и я. В позднем мелу северо-восточного Китая (Gao, Hou, 1996) обнаружены элементы посткраниального скелета *Bainguis parvus* Borsuk-Białynicka, 1984 (*Bainguis* sp. cf. *B. parvus*). Судя по строению височных дуг и остеодерм, вид, возможно, близок к *Gerthonotinae*. Однако точно его филогенетические связи определить сложно, поскольку ряд ключевых деталей строения черепа на образце отсутствует.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ZPAL, № MgR-II/90, ювенильный череп; экз. ZPAL, № MgR-II/9–№ MgR-II/11, фрагменты посткраниального скелета и остеодермы; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Семейство Glyptosauridae Marsh, 1872

Т и п о в о й р о д – *Glyptosaurus* Marsh, 1871; эоцен Северной Америки.

Д и а г н о з. Ангвиморфы с робустным черепом, ясно выраженными верхними височными окнами и сильно озубленными костями неба. Поверхность головных и туловищных остеодерм зернистая. Зубы часто имеют коническую и немного уплощенную вершинку, которая может иметь небольшие плечи у своего основания.

С о с т а в. Подсемейства: *Glyptosaurinae* Marsh, 1872; средний палеоцен – ранний миоцен Северной Америки, поздний эоцен Европы, средний эоцен – ранний олигоцен Центральной Азии; *Melanosaurinae* Sullivan 1979; поздний мел – поздний олигоцен Северной Америки, средний – поздний эоцен Европы, ранний эоцен Центральной Азии.

Подсемейство Glyptosaurinae Marsh, 1872

Д и а г н о з. Остеодермы непрерывающиеся, округлой или полигональной формы, крупных щитков не образуют. Заглазничные кости обычно самостоятельные и не образуют края глазниц.

С о с т а в. Кроме типового, роды: *Eoglyptosaurus* Sullivan, 1979; ранний эоцен Северной Америки; *Helodermoides* Douglass, 1903; ранний олигоцен

Северной Америки; *Paraglyptosaurus* Sullivan, 1979; ранний эоцен – ранний олигоцен Северной Америки; *Placosaurus* Gervais, 1848–1852; поздний эоцен Франции и Германии; *Stenoplacosaurus* Sullivan et Dong, 2018; поздний эоцен Китая.

Glyptosaurinae gen. et sp. indet. 1

Placosaurus cf. *europaeus*: Алифанов, 2000, с. 74; 2012б, с. 61.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 4751/4, фрагмент левой зубной кости с зубами; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Хоер-Дзан; палеоген, нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо.

З а м е ч а н и я. Определение сделано по фрагменту левой зубной кости, с тонкими зубами и слабо развитой штриховкой эмали на их апикальной части. находка из Хоер-Дзана внешне по строению зубов довольно сходна с *Placosaurus rugosus* Gervais, 1848–1852, отличаясь от последнего небольшими размерами и незначительным дугообразным изгибом зубов.

Placosaurus – плохо изученный род, близкий к *Paraglyptosaurus* Sullivan, 1979. Р. Салливан (Sullivan, 1979) относил его к *nomen dubium*. Однако затем таксон все же удалось диагностировать (Estes, 1983а; Sullivan, Augé, 2006). Лучше известный *P. rugosus* Gervais 1848–1852 из палеогена Западной Европы (включая *P. europaeus* Filhol, 1876; Augé, 2005) установлен по фрагментам крыши черепа и челюстным костям с зубами. Последние тонкие, высокие и немного искривленные. Основание зубов заужено, а верхушка расширена продольно. Р. Салливан и М. Оже (Sullivan, Augé, 2006) большую часть видов рода (*P. gaudryi*, *P. margariticeps*, *P. gallae*, *P. sayluxi*, *P. waltheri*) относят к *nomina dubia*. Вид *P. quercyi* Filhol, 1882 рассмотрен в одной из ревизий (Augé, Sullivan, 2006) в составе самостоятельного рода – *Paraplacosauriops* (Melanosaurinae).

Glyptosaurinae [gen. indet.] по остеодермам (без номеров) определены (Зерова, Чхиквадзе, 1984) из позднего эоцена – раннего олигоцена (верхняя часть аксыирской и кустовской свит) Казахстана (Зайсанская котловина).

Glyptosaurinae gen. et sp. indet. 2

Табл. V, фиг. 2

Placosaurus sp.: Алифанов, 2000, с. 74, рис. 39, б, в; 2012б, с. 61, рис. 26.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 4751/2; левая верхнечелюстная кость с приросшими остеодермами; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Хоер-Дзан; палеоген, нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо.

З а м е ч а н и я. Как предыдущий, указанный образец по строению зубов и остеодерм внешне сходен с *Placosaurus rugosus* Gervais 1848–1852 из палеогена Западной Европы. От *Glyptosauridae* gen. et sp. indet. 1 отличается более массивными и выпрямленными зубами.

Подсемейство **Melanosaurinae** Sullivan, 1979

Т и п о в о й р о д – *Melanosaurus* Gilmore, 1928; ранний эоцен Северной Америки и Европы.

Д и а г н о з. Остеодермы прирастают к костям крыши черепа. Лобный щиток крупный и непарный. Боковые теменные щитки крупнее переднего

теменного щитка. Крупные остеодермальные чешуи прирастают к верхнечелюстным костям. Туловищные остеодермы прямоугольной формы и частично перекрывают друг друга. Заглазничные кости входят в обрамление орбит и нередко срастаются с заднелобными костями.

С о с т а в. Кроме типового, роды: *Melanosaurus* Gilmore, 1928; ранний эоцен Северной Америки и Европы; *Apodosauriscus* Gauthier, 1982; *Arpadosaurus* Meszoely, 1970; ранний эоцен Северной Америки; *Machaerosaurus* Gilmore, 1928; средний палеоцен – средний олигоцен Северной Америки; *Odaxosaurus* Gilmore, 1928; поздний мел – поздний палеоцен Северной Америки; *Paraxestops* Hoffstetter, 1961; поздний эоцен Европы; *Peltosaurus* Cope, 1872; олигоцен Северной Америки; *Placosauriops* Kuhn, 1940; средний эоцен Европы; *Proxestops* Gauthier, 1981; поздний палеоцен – ранний эоцен Северной Америки; *Xestops* Cope, 1873; средний – поздний эоцен Северной Америки.

З а м е ч а н и я. *Melanosaurinae* [gen. indet.] указаны (Böhme, 2007) предварительно по серии остеодерм из позднего олигоцена (свита шанд-гол) Монголии (местонахождение Хсанда-Гол; Долина озер, Увэрхангайский аймак, Монголия).

Melanosaurinae gen. indet. 1

Табл. V, фиг. 3, 4

Paraglyptosaurus sp.: Алифанов, 2000, с. 74; 2012б, с. 60.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 4757/5, фрагмент левой верхнечелюстной кости с зубами; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Хушу; палеоген, нижний эоцен, свита наран-булак, пачка бумбан.

З а м е ч а н и я. Образец демонстрирует длинные и притупленные зубы, лишённые обычной для ангвиоидей штриховки на эмали их верхушечной части. Из-за небольшого центрального бугорка зубы при увеличении кажутся трехвершинными. Точное определение рода сделать затруднительно, поскольку зубы разных родов и видов глиптозаврид имеют сходство, но сами эти таксоны выделены обычно с учетом особенностей строения остеодерм. По форме и размерам зубов монгольская форма напоминает европейского *Placosauriops* sp. (Augé, 2005, фиг. 147).

Melanosaurinae gen. indet. 2

Рис. 66

Scincomorpha fam. indet.: Gao, Dashzeveg, 1999, p., fig. 6, A, B.

М а т е р и а л. Экз. PSS, № 41/110, фрагмент правой верхнечелюстной кости, № 41/111, фрагмент зубной кости с зубами; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; палеоген, средний эоцен, формация не определена.

З а м е ч а н и я. Один из двух указанных экземпляров (PSS, № 41/110) – это фрагмент центральной части правой верхнечелюстной кости с шестью сохранившимися высокими и тесно посаженными зубами. Другой экземпляр (PSS, № 41/111) представляет собой фрагмент правой зубной кости с пятью зубами. Последние прямые и высокие, выступают на треть выше высокого зубного гребня. Их верхушки конические, а кончики слабо загнуты

вовнутрь, как у экз. PSS, № 41/110. Верхняя треть зубов немного уплощена лабио-лингвально. Фрагмент зубной кости демонстрирует сужение меккелева канала до узкой щели.

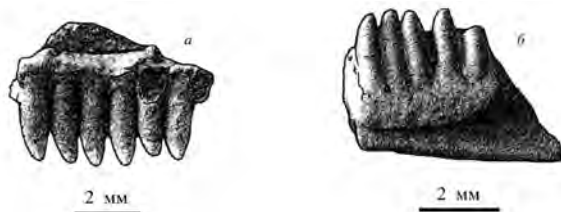


Рис. 66. Фрагменты правых челюстных костей *Melanosaurinae* gen. indet., *Glyptosauridae* (по: Gao, Dashzeveg, 1999, фиг. 6, А, В); Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; палеоген, средний эоцен, свита не определена: *a* – верхнечелюстная кость лингвально; экз. PSS, № 41/110; *b* – зубная кость лингвально, экз. PSS, № 41/111.

Оба экземпляра принадлежат одному виду, судя по строению зубов. В первоописании допущена их принадлежность к сцинкоморфам на основании формы субдентального гребня и узкого меккелева канала (Gao, Dashzeveg, 1999). Однако следует заметить, что достоверных находок сцинкоморф в палеогене Азии нет. Узкий меккелев канал, выявленный на экз. PSS, № 41/111, характерен для *Anguimorpha* в средней части зубной кости. Кроме того, по строению зубов указанные образцы более всего близки к глиптозавридам родов *Apodosaurus minutus* Gauthier, 1982 из раннего эоцена Вайоминга и *Machaeosaurus torrejonensis* Gilmore, 1928 из палеоцена Северной Америки. Плотное расположение зубов указывает на большую вероятность родства ангиформы из местонахождения Мерген с *A. minutus* из палеогена Северной Америки. Последнюю форму Р. Эстес (Estes, 1983a), вслед за Ж. Готье (Gauthier, 1982), включает в состав *Anguinae*, в частности, в состав *Anniellinae*, связь которого с *Diploglossa* сомнительна. Точную систематическую принадлежность образцов установить можно вместе с более полными находками.

Melanosaurinae gen. indet. 3

Рис. 67

Scincomorpha fam. indet.: Gao, Dashzeveg, 1999, p., fig. 6, c, d.



Рис. 67. Фрагменты левых зубных костей лингвально *Melanosaurinae* gen. indet., *Glyptosauridae*; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; палеоген, средний эоцен, свита не определена: *a* – экз. PSS, № 41/112, окципитальный фрагмент; *b* – экз. PSS, № 41/113, ростральный фрагмент (по: Gao, Dashzeveg, 1999, фиг. 6, c, d).

М а т е р и а л. Экз. PSS, № 41/112, № 41/113, фрагменты зубных костей; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; палеоген, средний эоцен, свита не определена.

З а м е ч а н и я. Два фрагмента костей представляют левую зубную кость, ее передний и задний конец. По размерам и строению зубов они идентичны, но принадлежат разным особям, судя по различным пропорциям субдентального фланга. По этим образцам зубная кость представляется короткой и несущей 15–17 зубов. Боковая поверхность зубной кости сильно выпуклая. Меккелев канал неглубокий. Зубы расположены плотно и немного наклонены рострально. За челюстной край выступает верхняя треть зубов. Зубные коронки являются более или менее усеченными, но имеют небольшой острый выступ, который немного изогнут вовнутрь. Коронки медиально несут бороздчатость. В основании некоторых зубов выражены ямки резорбции.

В первоописании допускается принадлежность образцов ранее неизвестному таксону ящериц (Gao, Dashzeveg, 1999), но формально они отнесены к *Scincomorpha* на основании присутствия сохранившегося короноидного отростка зубной кости. Некоторые особенности зубной кости интерпретируются как признаки сходства с *Contogenys sloani* Estes 1969, сцинкоморфа из позднего мела Северной Америки. С нашей точки зрения, образцы из местонахождения Мерген соответствуют *Glyptosauridae* (см. выше) из местонахождения Цаган-Хушу (см. выше) в южной Монголии и могут принадлежать общей форме.

П О Д О Т Р Я Д IGUANIA LATREILLE, 1825

Д и а г н о з. Верхние височные окна всегда широко открыты. Алярные отростки переднеушных костей часто отсутствуют или небольшие. Медиоокципитальный отросток чешуйчатых костей обычно выражен, а вентрокципитальный отросток этих костей отсутствует. Ретроартикулярные отростки нижней челюсти заостренные. Характерны тенденции к срастанию лобных костей, редукции заднелобных костей, уплощению костей височных дуг, смещению теменного отверстия на лобно-теменной шов и формированию зигосфен-зигантрального сочленения позвонков. Туловищных остеодерм щиткового типа не бывает.

С о с т а в. Инфраотряды: *Iguanota* Alifanov, 2000; средняя юра – палеоген Европы, поздняя юра – современность Северной Америки, поздний мел – современность Южной Америки, мел – палеоген Азии, современность Мадагаскара и Африки; *Chamaeleomorpha* Furbringer, 1900; поздний мел Центральной Азии; поздний мел – современность Южной Америки, современность Мадагаскара и Африки; палеоген – современность Индостана; *Agamognatha* Alifanov, 2000; поздний мел Южной Америки, палеоген Северной Америки, поздний мел – современность Азии, палеоген Европы, палеоген – современность Индостана, миоцен – современность Австралии, современность Африки.

ИНФРАОТРЯД IGUANOTA ALIFANOV, 2000

Д и а г н о з. Лобные кости всегда непарные. Супраангулярный отросток зубных костей расположен ростральнее или вентральнее переднего супраангулярного отверстия. Смена зубов происходит по игуанидному типу. Характерно наличие зигосфен-зигантрального сочленения позвонков.

С о с т а в. Микроотряды: Teiunomorpha Alifanov, 2000; поздний мел – современность Северной Америки, палеоген – современность Южной Америки, поздний мел Европы и Азии; Mosasauria Marsh, 1880; средняя юра – поздний мел Европы, мел Азии, поздняя юра – мел Северной Америки, поздний мел Южной Америки и Австралии; Iguanomorpha Furbinger, 2000; мел – палеоген Центральной Азии, поздний мел – современность Северной Америки, миоцен – современность Южной Америки, палеоген Европы, современность Мадагаскара, Фиджи и Тонга.

МИКРООТРЯД TEIUMORPHA ALIFANOV, 2000

Д и а г н о з. Остеодермальная скульптура костей крыши черепа обычно выражена. Заднелобные кости иногда имеют теменные отростки. Алярные отростки переднеушных костей сформированы. Небный комплекс платинотопалатинарный. Лабиальный отросток венечных костей всегда развит. Коронидного отростка зубных костей нет. Ангулярный и супрангулярный отростки этих костей выражены, но уровня переднего супраангулярного отверстия не достигают. Пластинчатые кости крупные. Зубы субплевродонтные по прикреплению, конические, двухвершинные или несимметрично трехвершинные по форме. Трехвершинным зубам обычно предшествует серия двухвершинных. Выражена тенденция к образованию обширных отложений цемента в основании зубов.

С о с т а в. Семейства: Teiidae Gray, 1827; современная Южная Америка; Tupinambidae Daudin, 1802; поздний мел – современность Северной Америки, палеоген – современность Южной Америки, поздний мел Центральной Азии и Европы.

Семейство Tupinambidae Daudin, 1802

Т и п о в о й р о д – Tupinambis Daudin, 1802.

Д и а г н о з. Серия трехвершинных часто зубов выражена. Плоскость верхушек зубов ориентирована росто-окципитально.

С о с т а в. Подсемейства: Tupinambinae Daudin, 1802; поздний мел Европы; миоцен – современность Южной Америки; Chamopinae Denton et O'Neill, 1995; поздний мел Северной Америки, Азии и Европы.

Подсемейство Chamopinae Denton et O'Neill, 1995

Т и п о в о й р о д – Chamops Marsh, 1892; поздний мел Северной Америки.

Д и а г н о з. Теменное отверстие расположено на теменной кости. Серия двухвершинных зубов короткая. Дополнительные вершинки зубов небольшие.

С о с т а в. Кроме типового, роды: Naptosphenus Estes, 1964; Meniscognathus Estes, 1964; Glyptogenys Gao et Fox, 1991; Tripennaculus Nydam et Voci, 2007; поздний мел Северной Америки; Leptochoamops Estes, 1964; поздний мел Северной Америки и южной Монголии; Barbatteius Venczel et Codrea, 2016; Oardasaurus Codrea et al., 2017; поздний мел Европы.

З а м е ч а н и я. Подсемейство установлено (Denton, O'Neill, 1995) при описании Prototeius stageri Denton et O'Neill, 1995 из кампана США (Нью-Джерси). Нами вид рассмотрен в составе семейства Mongolochamopidae (Macrocephalosauria).

Род **Leptochamops Estes, 1964**

Leptochamops: Estes, 1964, p. 110; 1983, p. 91; Алифанов, 2012б, с. 65.

Т и п о в о й в и д – Chamops denticulatus (Gilmore, 1928); поздний мел Северной Америки.

Д и а г н о з. Зубы высокие и одородные. На челюстных костях их по 20–25.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

З а м е ч а н и я. Определение Leptochamops (Daza et al., 2016; фиг. 4, J-A, J-B) из альб-сеноманского янтаря Бирмы по верхнечелюстной кости сомнительно. В частности, на образце нет серии двухвершинных зубов, которая характерна для Turpinambidae.

Leptochamops sp.

Рис. 51, з; табл. XIV, фиг. 1

Leptochamops sp.: Алифанов, 2000, с. 75, рис. 30, е; Алифанов, 2012б, с. 65, рис. 28.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 3139/10, правая зубная кость; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Хушу; верхний мел, верхний кампан, нэмэгэтинский горизонт, нэмэгэтинская свита.

З а м е ч а н и я. Образец из Цаган-Хушу сходен по строению зубов Leptochamops (Chamops) denticulatus Gilmore, 1928, но отличается их меньшим числом (не более 20).

МИКРООТРЯД MOSASAURIA MARSH, 1880

Д и а г н о з. Остеодермальной скульптуры костей крыши черепа нет. Носовые отверстия удлиненные, ориентированы ростродорсально. Носовые кости небольшие и часто редуцированы. Заглазничные кости образуют длинный теменной отросток, расположенный окципитальнее заднелобных костей. Тип неба диплоглоссопалатинарный. Между задними концами сошников обычно расположена глубокая вырезка. Алярные отростки переднеушных костей развиты. Короноидного отростка зубных костей нет. Зубные кости уровня переднего супраангулярного отверстия не пересекают. Лабального отростка венечных костей нет. Зубы субплевродонтные. Их верхушки заостренные, нередко загнутые.

С о с т а в. Надсемейства: Mosasauroidea Gervais, 1859; ранний мел Европы, поздний мел всесветно; Bavarisauroidea Kuhn, 1961, средняя юра – ранний мел Европы и Северной Америки, мел Центральной Азии и средняя юра – ранний мел Северной Америки.

Н а д с е м е й с т в о Bavarisauroidea Kuhn, 1961

Д и а г н о з. Нижнечелюстные ветви тонкие. Зубные кости короткие; их ангулярный и супраангулярный отростки разделяет глубокая вырезка. Зубы мелкие заостренные и загнуты назад. Конечности не редуцированы.

С о с т а в. Семейства: Bavarisauridae Kuhn, 1961, поздняя юра Европы, ранний мел Центральной Азии; Huehuescuetzpallidae fam. nov.; средняя юра – ранний мел Северной Америки; Paravaranidae Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел Центральной Азии.

Семейство *Bavarisauridae* Kuhn, 1961

Типовой род – *Bavarisaurus* Hoffstetter, 1953; поздняя юра Германии.

Диагноз. Заднелобные кости небольшие. Чешуйчатые кости без явно выраженного вентрального отростка. Предчелюстные и носовые кости парные. Позвонки амфицельные. Зигосфен-зигантрального сочленения позвонков нет.

Состав. Типовой род.

Род *Bavarisaurus* Hoffstetter, 1953

Bavarisaurus: Hoffstetter, 1953, p. 348; Estes, 1983a, p. 65; Evans, 1994b, p. 37; Алифанов, 2012б, с. 66.

Типовой вид – *Homoeosaurus macrodactylus* Wagner 1852; поздняя юра Германии.

Диагноз. Предлобные кости широкие. Зубы немногочисленные, острые и искривленные. Конечности длинные. Проксимальные тарзалии сливаются.

Видовой состав. Типовой вид.

?*Bavarisaurus* sp.

Табл. XIV, фиг. 2

Bavarisaurus sp.: Алифанов, 2000, с. 75; Алифанов, 2012б, с. 66.

Материал. Экз. колл. ПИН, № 3953/100, фрагмент левой зубной кости с зубами; Монголия, Кобдоский аймак, Сангиндалайнурская впадина, местонахождение Татал; ранний мел, готерив – баррем, цаганцабская свита.

Замечания. Челюстные зубы крючковидные и острые, как у *Bavarisaurus macrodactylus* Hoffstetter, 1953. Они расположены близко и утолщены в средней части.

Семейство *Paravaranae* Borsuk-Bialynicka, 1984

Типовой род – *Paravaranus* Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел южной Монголии.

Диагноз. Ящерицы сравнительно небольших размеров, с длиной черепа до 3 см. Скуловые отростки верхнечелюстных костей длинные. Глазницы крупные. Носовые кости срастаются друг с другом и с лобными костями. Лобные кости узкие рострально. Скуловые кости в средней части расширены. Все кости височных дуг уплощены дорсовентрально. Теменное отверстие выражено и располагается на лобно-теменном шве, имеющем синусоидовидную форму. Сошниковые отростки крыловидных костей смыкаются друг с другом. Зубы на крупных крыловидных костях мелкие и многорядные. Алярных отростков переднеушных костей нет. Позвонки процельные. Таранная и пяточная кости сросшиеся.

Состав. Типовой род.

Род *Paravaranus* Borsuk-Bialynicka, 1984

Paravaranus: Borsuk-Bialynicka, 1984, p. 14; Алифанов, 2012б, с. 67.

Типовой вид – *Paravaranus angustifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984; поздний мел южной Монголии.

Диагноз. Род монотипического семейства.

Видовой состав. Типовой вид.

Paravaranus angustifrons Borsuk-Bialynicka, 1984

Рис. 52, *a–в*; табл. XIV, фиг. 3–5

Paravaranus angustifrons: Borsuk-Bialynicka, 1984, p. 15, pl. 1, fig. 1, 2; pl. 4, fig. 1; fig. 2, 3, 4, *a*; Alifanov, 2000, p. 382; Алифанов, 2000, с. 74, рис. 32; 2012б, с. 67, рис. 29.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-I/67, череп; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипического рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел южной Монголии.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3142/361, череп, нижняя челюсть и шейные позвонки (местонахождение Хермин-Цав); экз. ПИН, № 4487/15, почти полный скелет (местонахождение Хульсан); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

МИКРООТРЯД IGUANOMORPHA FÜRBRINGER, 1900

Д и а г н о з. Тип неба диплоглоссопалатинарный. Нередко развиты короноидный отросток зубных костей и лабиальный отросток венечных костей. Ангулярный отросток этих костей всегда пересекает уровень переднего супраангулярного отростка, часто вместе с супрангулярным отростком этих же костей. Пластинчатые кости обычно редуцированы, а впереди них зубные кости образуют частично или полностью замкнутый канал. Зубы обычно симметрично трехвершинные, иногда многовершинные.

С о с т а в. Надсемейства: *Temujiniioidea* Alifanov, 2012; мел Центральной Азии; *Phrynosomatoidea* Fitzinger, 1843; поздний мел – палеоген Центральной Азии, поздний мел – современность Северной Америки, палеоген Европы, современность Мадагаскара; *Corytophanoidea* Fitzinger, 1843; поздний мел Центральной Азии; палеоген Европы; палеоген – современность Северной Америки, миоцен – современность Южной Америки; *Iguanoidea* Orpèl, 1811; миоцен – современность Северной Америки, современность Южной Америки и архипелагов Фиджи и Тонга.

Надсемейство Temujiniidae Alifanov, 2012

Д и а г н о з. Медиальный отросток заглазничных костей короткий. Заднелобные кости крупные и формируют теменной отросток. Латерально они раздвоены и охватывают медиальный отросток заглазничных костей спереди и сзади. Лабиальный отросток венечных костей на зубную кость не налегает. Супраангулярный отросток короткий и отделен от ангулярного отростка обширной вырезкой. Тубулярность неполная.

С о с т а в. Типовое семейство.

Семейство Temujiniidae Alifanov, 2012

Т и п о в о й р о д – *Temujinia* Gao et Norell, 2000; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Семейство мноотипичного надсемейства.

С о с т а в. Типовой род.

Род *Temujinia* Gao et Norell, 2000

Temujinia: Gao, Norell, 2000, p. 18; Алифанов, 2012б, с. 69.

Saichangurvel: Conrad, Norell, 2007, p. 2.

Т и п о в о й в и д – *Temujinia ellisoni* Gao et Norell, 2000; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп широкий и уплощенный, длиной до 25 мм. Его предорбитальная часть сравнительно короткая. На лобных и теменных костях слабо выражена остеодермальная скульптура. Теменное отверстие расположено на лобно-теменном шве. Роstralный конец лобных костей уже окципитального почти в три раза. Слезные и надвисочные кости крупные. Вентрально верхнечелюстные кости контактируют позади предчелюстной кости. Предлобные кости тянутся окципитально до середины лобных костей, а медиально формируют контакт с носовыми костями. Окципитально носовые кости разделены вырезкой. Заглазничные кости дорсовентрально уплощены. Фланги теменной кости высокие. Окципитальные отростки этих костей немного длиннее тела самой кости. Базисфеноид и основная затылочная кость примерно равного размера. Парокципитальные отростки длинные. Лабиальный отросток венечных костей широкий и короткий. Вентральный край зубных костей утолщен. Впереди пластинчатых костей зубные кости образуют замкнутый канал. Передняя треть меккелева канала щелевидная. Зубы трехвершинные, эуплевродонтные по прикреплению. На каждой верхнечелюстной и зубной кости по 20–22 зуба. Зигосфен-зигантральное сочленение отсутствует. Автотомия хвостовых позвонков выражена.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой род.

Temujinia ellisoni Gao et Norell, 2000

Рис. 53, а–г

Temujinia ellisoni: Gao, Norell, 2000, p. 18, fig. 5, 6; Алифанов, 2012б, с. 69, рис. 30; 2018б, с. 63, рис. 2, а, б.

Saichangurvel davidsoni: Conrad, Norell, 2007, p. 2, fig. 1, 3–18.

Г о л о т и п – IGM, № 3/63, неполный череп; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел южной Монголии.

З а м е ч а н и я. Судя по первоописанию, экз. IGM, № 3/858), представленный как *Saichangurvel davidsoni* Conrad et Norell, 2007 сходен с *Temujinia ellisoni* Gao et Norell, 2000. Некоторые особенности (например, недоокостенение элементов черепа вокруг теменного отверстия, отсутствие парных выемок на окципитальном крае теменной кости) не выходят за рамки характеристики *T. ellisoni* (Gao, Norell, 2000).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. IGM, № 3/64–№ 3/69, фрагментарные черепа; экз. IGM, № 3/858, скелет (местонахождение Ухаа-Толгод); экз. IGM, № 3/70, фрагментарный череп с нижней челюстью (Тугрикийн-Ширэ); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская (Тугрикийн-Ширэ) и барунгойотская (Ухаа-Толгод) свиты.

Temujiniidae gen. indet. 1

Рис. 53, д; табл. XV, фиг. 1

Pleurodontagamidae indet.: Алифанов, 2000, с. 84, рис. 28, ж.

Iguania fam. indet.: Алифанов, 2012б, с. 129.

Temujiniidae gen. indet.: Алифанов, 2018б, с. 64, рис. 1.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, №№ 3334/513, 3334/557, 3334/558 лобные кости; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, хухтыкский горизонт, свита не определена.

З а м е ч а н и я. На указанных лобных костях субольфакторных отростков нет. Ширина их наиболее узкой части меньше рострального края кости почти в два раза, а окципитального края – чуть более чем в три с половиной раза. Фасетки для крепления носовых костей глубокие, V-образной формы, медиальными краями не смыкаются. Скульптура дорсальной поверхности составлена небольшими бугорками, их группами и слабо выраженными щитками вдоль краев задней части, отделенными друг от друга неглубокими промежутками. Область теменного отверстия окружена широким желобом, который имеет ростральный рукав. Последний до середины кости не доходит. Окципитально на кости формируются две вырезки, придающие лобно-теменному шву волнообразный характер. Основные размеры экз. ПИН, № 3334/513 (в мм): общая длина – 7.2, ширина рострального и окципитального концов – 3 и 5.2, ширина в средней и наиболее узкой части – 1.5, длина фасеток для крепления предлобных и заднелобных костей – 3.2 и 1.5.

Лобные кости игуаноморфа из Хобура и *Temujinia ellisoni* Gao et Norell, 2000 (рис. 53, з) сходны по развитию слабой скульптуры, ее бугорчато-щитковому типу, раздельности фасеток носовых костей, удлиненным фасеткам для крепления предлобных костей и наличию обширного желоба вокруг теменного отверстия (у *T. ellisoni* он преобразован в обширную депрессию, охватывающую практически всю заднюю половину лобной кости). От лобной кости голотипа *T. ellisoni* (IGM, № 3/63) хобурские образцы отличаются крупными вырезками заднего края, несколько более вытянутые фасетки для крепления носовых костей, резче выраженная остеодермальная скульптура. Последняя имеет разную степень отчетливости на разных экземплярах, как и среди отнесенных к *T. ellisoni* образцов.

Temujiniidae gen. indet. 2

Рис. 53, е

Iguania fam. indet.: Gao, Nesso, 1998, p. 291, fig. 2, a, b.

Iguania fam. indet.: Алифанов, 2012б, с. 129.

Temujiniidae gen. indet.: Алифанов, 2018б, с. 64, рис. 2, в.

М а т е р и а л. Экз. SMGE, № 40/12000, лобная и теменная кость; экз. SMGE, № 41/12000, теменная кость; Узбекистан, Каракалпакстан, местонахождение Ходжакуль; нижний мел, верхний альб, нижняя часть ходжакульской свиты.

З а м е ч а н и я. Непарная лобная кость (более 6 мм в длину) несет вырезку теменного отверстия по лобно-теменному шву. Для кости также удается отметить скульптуру бугорчато-щиткового типа и отчетливые фасетки крепления заднелобных костей. Теменная кость следов скульптуры не имеет.

Вырез теменного отверстия сохраняется, но он меньше, чем на лобной кости. Широкие фланги и затылочный край теменной кости окципитально скошены. При этом нижние края кости экспонируются дорсально так, как это выражено у *Temujinia ellisoni* Gao et Norell, 2000. От *T. ellisoni* экз. SMGE, № 40/12000 отличается широкой центральной частью, чуть более резкой скульптурой, более крупными выступами заднего края и обширной депрессией ростральнее и вокруг теменного отверстия.

На д с е м е й с т в о *Phrynosomatoidea* Fitzinger, 1843

Д и а г н о з. Медиальный отросток заглазничной кости длинный, контактирует с осевыми костями крыши черепа. Заднелобная кость небольшая или отсутствует. Меккелев желобок несросшийся.

С о с т а в. Семейства: *Phrynosomatidae* Fitzinger, 1843; поздний мел Центральной Азии; поздний мел – современность Северной Америки; *Arretosauridae* Gilmore, 1943; средний эоцен – нижний олигоцен Азии; *Crotaphytidae* Smith et Brodie, 1982; палеоген – современность Северной Америки; средний – поздний эоцен Европы; *Opluridae* Moody, 1983; палеоген Северной Америки, современность Мадагаскара.

З а м е ч а н и я. С точки зрения морфологии, выделение ряда семейств *Iguanomorpha* выглядит излишним, либо их обособление не подтверждается данными морфологии, о чем говорилось выше. Например, *Leiosaurus*, типовой род *Leiosauridae*, морфо-типологически неотличим от *Polychrus* (*Polychrotidae*), а *Liolaemus* (*Liolaemidae*) – от *Anolis* (*Anolidae*). Эти факты не допускают возможность синонимизировать *Anolidae* с *Polychrotidae*, в свою очередь, идентичных по строению нижней челюсти с *Corytophanidae*. В итоге валидность ряда групп, включая *Leiosauridae* и *Liolaemidae*, краниологическими данными подтвердить невозможно. Часть таксонов, напротив, требует таксономического выделения на уровне семейства: например, группа *Sceloporus*. Песчаные ящерицы, не исключено, могут быть обособлены в отдельном семействе или подсемейством в составе *Phrynosomatidae* в силу их морфологических отличий от группы *Phrynosoma*. Последние касаются, главным образом, строения зубных и венечных костей.

Семейство *Phrynosomatidae* Fitzinger, 1843 s.str.

Т и п о в о й р о д – *Phrynosoma* Wiegmann, 1828.

Д и а г н о з. Венечные кости формируют ориентированный ростровентрально лабиальный отросток, который налегает сверху на зубную кость. Корonoидный отросток зубных костей выражен. Супраангулярный отросток не пересекает уровня переднего супраангулярного отверстия, отделен от более длинного ангулярного отростка глубокой вырезкой.

С о с т а в. Кроме типового, роды: *Desertiguana* Alifanov, 2012; *Igua Borsuk-Bialynicka* et Alifanov, 1991; *Zapsosaurus* Gao et Norell, 2000; поздний мел южной Монголии; *Anchaurosaurus* Gao et Hou, 1995; поздний мел северо-восточного Китая; *Sphenasaurus* Gao et Fox, 1996; поздний мел Канады; *Magnuviator* Demar et al., 2017; *Pariguana* Longrich et al., 2012; поздний мел США.

Род *Igua Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991*

Igua: Borsuk-Bialynicka, Alifanov, 1991, p. 331; Алифанов, 2012б, с. 74.

Типовой вид – *Igua minuta* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991; поздний мел южной Монголии.

Диагноз. Небольшая ящерица с черепом длиной до 15 мм. Предглазничная часть черепа укорочена. Заднелобные кости крупные. Заглазничные и теменная кости контакта не образуют. Небные кости широкие, формируют контакт с ростральными отростками крыловидных костей. Квадратные кости удлинённые. Меккелев канал замкнутый, но несросшийся. Передний конец пластинчатых костей располагается на уровне середины зубного ряда. Зубы трехвершинные. На каждой челюстной кости не больше 13 зубов.

Видовой состав. Типовой вид.

***Igua minuta* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991**

Рис. 53, и, к; табл. XV, фиг. 2–5

Igua minuta: Borsuk-Bialynicka, Alifanov, 1991, p. 331, fig. 1, 2, 3, а, 4, а; Alifanov, 2000, p. 369; Алифанов, 2000, с. 77, рис. 33, а, б; 2012б, с. 74, рис. 32.

Голотип – ZPAL, № MgR-I/60, фрагментарный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгой-отская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. В семействе *Igua minuta* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 выглядит наиболее обособленно по развитию крупных аддукторных ям, низким пластинчатым костям и небольшому числу зубов.

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 4487/8, фрагментарный череп; типовое местонахождение.

Род *Desertiguana* Alifanov, 2013

Desertiguana: Алифанов, 2013, с. 67.

Типовой вид – *Desertiguana gobiensis* Alifanov, 2013; поздний мел южной Монголии.

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

Видовой состав. Типовой вид.

Desertiguana gobiensis Alifanov, 2013

Табл. XV, фиг. 6, 7

Desertiguana: Алифанов, 2013, с. 68, рис. 2.

Г о л о т и п – ПИН, № 4487/9, левая ветвь нижней челюсти без окципитального конца; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. Desertiguana gobiensis Alifanov, 2013 более всего близка Zapsosaurus sceliphros Gao et Norell, 2000 и Anchaurosaurus gilmorei Gao et Hou, 1995 из позднего мела Монголии и Китая, соответственно (Алифанов, 2013). D. gobiensis и A. gilmorei, видимо, филогенетически близки друг к другу по увеличенному числу зубов и их высокому основанию.

М а т е р и а л. Голотип.

Род Zapsosaurus Gao et Norell, 2000

Zapsosaurus: Gao, Norell, 2000, p. 25; Алифанов, 2012б, с. 70.

Т и п о в о й в и д – Zapsosaurus sceliphros Gao et Norell, 2000; поздний мел центральной Монголии.

Д и а г н о з. Череп достигает в длину 30 мм. Лобные кости относительно узкие и слабо расширяются рострально. Окципитальные отростки теменной кости длиннее тела самой кости. Дорсально предлобные кости широкие. Эти кости, предположительно, находятся в контакте с носовыми костями. Теменное отверстие крупное. Задний конец чешуйчатой кости отчетливо расширен. Медиально меккелевы каналы закрыты щелевидно на три четверти длины зубного ряда. Аддукторные ямы узкие. Зубы низкие. Первые пять зубов одновершинные, остальные трехвершинные. Верхняя часть трехвершинных зубов уплощена. Боковые вершинки заметно меньше центральной. На каждой из челюстных костей по 27 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Zapsosaurus sceliphros Gao et Norell, 2000

Рис. 68

Zapsosaurus sceliphros: Gao, Norell, 2000, p. 25, fig. 7; Алифанов, 2012б, с. 71.

Г о л о т и п – IGM, № 3/71, неполный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, джадохтский горизонт, нижний – средний кампан, джадохтская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. В первоописании указано на сходство Zapsosaurus sceliphros Gao et Norell, 2000 с Anchaurosaurus gilmorei Gao et Hou, 1995 из позднего мела Китая. Кроме этого, отмечается отсутствие ясности в определении филогенетических связей двух последних форм. Они также сближались с Temujinia ellisoni Gao et Norell, 2000 в составе ископаемого и не получившего далее признания таксона Gobiguania (Conrad, Norell, 2007) или

в качестве обособленной пары таксонов среди базальных Iguania (Conrad, 2008). Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012) классифицируют *Z. sceliphros* в семействе Isodontosauridae (Pachyglossa, Agamognatha), куда они также включают проблематичного игуаноморфа *Polrussia mongoliensis* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991, известного из позднего мела Монголии.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, IGM, № 3/72, левые половины верхней и нижней челюсти; типовое местонахождение.

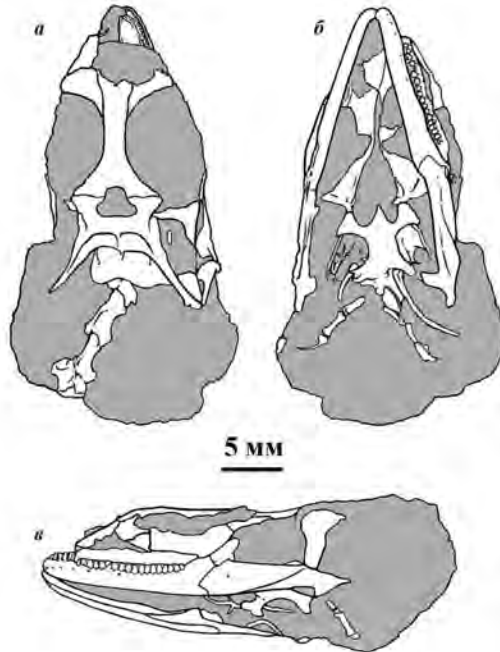


Рис. 68. Череп и нижняя челюсть *Zapsosaurus sceliphros* Gao et Norell, 2000, Phrynosomatidae; голотип IGM, № 3/71 (по: Gao, Norell, 2000); *a* – сверху, *б* – снизу, *в* – сбоку; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, джадохтский горизонт, нижний – средний кампан, джадохтская свита.

Семейство Arretosauridae Gilmore, 1943

Т и п о в о й р о д – *Arretosaurus* Gilmore, 1943; поздний эоцен северо-восточного Китая.

Д и а г н о з. Череп широкий. Кости крыши черепа несут остеодермальную скульптуру гранулярного и (или) мелкощиткового типа. Окципитальный отросток верхнечелюстных костей удлиненный. Фланг супраденального гребня этих костей расширен вертикально. Ангулярный и супраангулярный отростки зубных костей разделены глубокой вырезкой и пересекают окципитально уровень центра венечных костей. Корonoидный отросток зубных костей и лабиальный отросток венечных костей отсутствуют. Зубы конические, заостренные. На нижней челюсти они субплевродонтные по типу прикрепления.

С о с т а в. Кроме типового, роды: *Hemishinisaurus* Li, 1991; поздний эоцен северо-восточного Китая; *Dornosaurus Alifanov*, 2012; *Khaichingwana Alifanov*, 2012; средний эоцен южной Монголии; *Ergiliinsaurus Alifanov*, 2012; ранний олигоцен юго-восточной Монголии.

Род *Dornosaurus Alifanov*, 2012

Dornosaurus: Алифанов, 2012а, с. 82.

Т и п о в о й в и д – *Dornosaurus gobiensis* Alifanov, 2012; средний эоцен южной Монголии.

Д и а г н о з. Реконструируемая длина черепа – 30–35 мм. Теменное отверстие крупное. Скульптура уплощенной лобной кости представлена бугорками, щитками и гребнями со сглаженными контурами. Окципитальный конец кости шире переднего не более чем в три раза. Рострально скуловые кости ориентированы к линии верхнечелюстного зубного ряда под углом 45°. Края меккелева желобка постепенно сближаются рострально до образования щели, которая на уровне передней трети зубного ряда меняет положение с латерального на вентральное. Верхне- и нижнечелюстные зубы прямые, иногда незначительно отклонены назад. Каждая челюстная кость несет до 30 зубов, которые постепенно увеличиваются окципитально.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Dornosaurus gobiensis Alifanov, 2012

Табл. XVI, фиг. 1–7

Dornosaurus gobiensis: Алифанов, 2012а, с. 83, табл. XV, фиг. 1–4.

Arretosauridae gen. indet.: Алифанов, 2012б, с. 73.

Г о л о т и п – ПИН, № 3107/321, лобная кость с обломанными передним и латероокципитальными концами; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, №№ 3107/322, 323, фрагменты верхнечелюстных костей; экз. ПИН, №№ 3107/307, 314–320, фрагменты зубных костей; типовое местонахождение.

Род *Khaichingwana Alifanov*, 2012

Khaichingwana: Алифанов, 2012а, с. 83.

Т и п о в о й в и д – *Khaichingwana eosaenica* Alifanov, 2012; средний эоцен южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной 25–30 мм. Остеодермальные щитки на костях крыши черепа отчетливые, невысокие, небольшие или мелкие, отделены друг от друга широкими желобками. Ростральный конец дорсальной поверхности лобной кости уже окципитального более чем в три раза. Поверхность средней и задней части этой кости вогнутая, а латеральные края приподняты. Рострально скуловые кости расположены к линии верхнечелюстного зубного ряда под углом 30°. Ростромедиально края зубных костей охватывают меккелев желобок с образованием медиально ориен-

тированной щели. Зубы дугообразные, иногда с небольшим отклонением их оси назад. На нижней челюсти они увеличены в середине зубного ряда. Зубная кость несет не менее 23 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

***Khaichingwana eocaenica* Alifanov, 2012**

Табл. XVI, фиг. 8–13

Hemishinisaurus sp.: Алифанов, 2000, с. 86, рис. 39, г–е.

Arretosauridae gen. indet.: Алифанов, 2012б, с. 73.

Khaichingwana eocaenica: Алифанов, 2012а, с. 84, табл. XV, фиг. 5–7.

Г о л о т и п – ПИН, № 3107/308, почти полная лобная кость; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3107/309–313, фрагменты верхнечелюстных костей; экз. ПИН, №№ 3107/324–328, фрагменты зубных костей; типовое местонахождение.

Род *Ergiliinsaurus* Alifanov, 2012

Ergiliinsaurus: Алифанов, 2012а, с. 84.

Т и п о в о й в и д – *Ergiliinsaurus postumus* Alifanov, 2012; ранний олигоцен восточной Гоби.

Д и а г н о з. Скульптура костей крыши очень слабая. Дорсальный отросток верхнечелюстных костей низкий и имеет медиальный наклон. Окципитальный отросток этих костей высокий и широкий дорсовентрально, слабо отогнут латерально на уровне переднего края орбит. Ростральный отросток скуловых костей соединен с верхнечелюстной костью под углом 30° к линии зубного ряда. Зубы прямые или слабо изогнуты назад, иногда имеют окципитальный наклон. Их средняя часть расширена, а верхушка слабо притупленная. Верхнечелюстные зубы выступают за край зубного гребня на треть своей высоты.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

***Ergiliinsaurus postumus* Alifanov, 2012**

Табл. XVII, фиг. 1–4

Ergiliinsaurus postumus: Алифанов, 2012а, с. 85, табл. XVI, фиг. 1, 2.

Г о л о т и п – ПИН, № 4751/3, фрагмент левой верхнечелюстной кости; Монголия, Дорноговь аймак, местонахождение Хоер-Дзан; нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний олигоцен восточной Гоби.

З а м е ч а н и я. Экз. ПИН, № 4752/1 (табл. XVII, фиг. 4), представляющий собой часть окципитального отростка верхнечелюстной кости, мельче голотипа, но, скорее всего, принадлежит той же форме, судя по немного расширенным в средней части семи зубам и по возвышению их на треть собственной высоты над краем зубного гребня.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 4752/1, фрагмент правой верхнечелюстной кости с зубами; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Эргилийн-Дзо; нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо (верхняя аллювиальная пачка).

Arretosauridae gen. indet. 1

Табл. XVII, фиг. 5

Arretosauridae gen. indet.: Алифанов, 2012а, с. 85, табл. XVI, фиг. 3.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 3107/329; правая заглазничная кость; Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

З а м е ч а н и я. Заглазничная кость массивная и относительно крупная. Ее чешуйчатый отросток обломан, но был широким и тонким, а медиальный отросток удлинённый и субтреугольный в сечении. Латерально кость формирует широкую фасетку для прикрепления скуловой кости. Дорсальная поверхность вогнутая. Остеодермальная скульптура на ней в виде небольших по площади, но высоких бугорков и щитков. Крупные элементы скульптуры тяготеют к роstralьному и окципитальному краям кости. Наличие широких и высоких краевых остеодермальных щитков характерно также для *Hemishinisaurus latifrons* Li, 1991 из позднего эоцена северо-восточного Китая, как у *Arretosaurus ornatus* Gilmore, 1943. Они на костях крыши черепа различны по форме и размерам.

Arretosauridae gen. indet. 2

Табл. XVII, фиг. 6, 7

Arretosauridae gen. indet.: Алифанов, 2012а, с. 85, табл. XVI, фиг. 4.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 3107/330; фрагмент окципитального отростка правой верхнечелюстной кости; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

З а м е ч а н и я. Переход между лабиальным и дорсальным флангами верхнечелюстной кости резкий. Межзубные гребни отчетливо развиты. Зубы прямые и невысокие, расположены друг от друга на удалении, слабо выходят за кромку зубного гребня. Точно установить принадлежность к роду и виду по представленному в коллекции фрагменту затруднительно. Образец выглядит выветрелым с поверхности. Он, как и экз. ПИН, № 3107/329, принадлежит крупному экземпляру.

Arretosauridae gen. indet. 3

Рис. 69, а

Platynota fam. indet.: Gao, Dashzeveg, 1999; p. 334, фиг. 6, E, F.

Arretosauridae fam. indet.: Алифанов, 2012а, с. 85.

М а т е р и а л. Экз. PSS, № 41/114, фрагмент правой верхнечелюстной кости с двумя зубами; Монголия, Восточно-Гобийский аймак местонахождение Мерген; палеоген, средний эоцен, свита не определена.

З а м е ч а н и я. Зубные коронки заострены и загнуты медиально, что привело к определению этого образца к платинотам. Однако образец, скорее, принадлежит представителю семейства Arretosauridae, судя по небольшому расширению нижней половины, что характерно для его представителей.

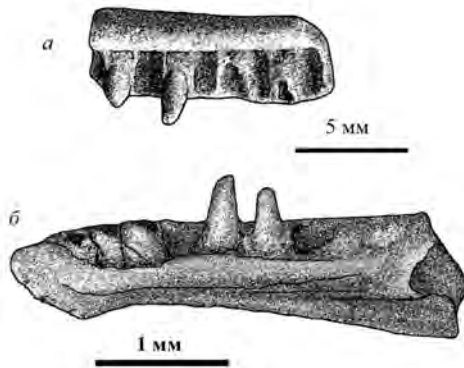


Рис. 69. Фрагменты челюстной кости *Arretosauridae* gen. indet.: *a* – левая верхнечелюстная кость лингвально; экз. PSS, № 41/113; местонахождение Мерген, Восточно-Гобийский аймак, Монголия; свита не определена, средний эоцен, палеоген; *б* – правая зубная кость лингвально; экз. NHMW, № 2007z0054/0001 (по: Böhme, 2007, text-fig. 1, fig. 2b); Монголия, Баянхонгорский аймак, Долина Озер, местонахождение Тацин-Гол; палеоген, нижний олигоцен, свита не указана.

Arretosauridae gen. indet. 4

Рис. 69, б

Squamata indet: Böhme, 2007, p. 45, fig. 1/2.

Lacertilia fam. indet.: Алифанов, 2012б, с. 130.

М а т е р и а л. Экз. NHMW, № 2007z0054/0001, правая зубная кость с зубами; Монголия, Баянхонгорский аймак, Долина Озер, местонахождение Тацин-Гол; палеоген, нижний олигоцен; свита не указана.

З а м е ч а н и я. В числе находок ящериц из различных кайнозойских местонахождений Долины Озер (Böhme, 2007) указанный образец единственный, для которого приведен номер и изображение. Он, несомненно, принадлежит представителю *Lacertilia*, судя по высоким субплевродонтным зубам с заостренной и загнутой назад верхушкой (в первоописании образец отнесен к скваматам без определения отряда). Поскольку задний край представленной зубной кости обломан, идентификация находки затруднительна. Однако в связи с описанием новых данных по *Arretosauridae* (Алифанов, 2012а) для нас стала очевидной ее принадлежность представителю семейства *Arretosauridae*. Возможно, находка из Тацин-Гола принадлежит особому роду и виду, судя по небольшому числу зубов. Последних не более восьми.

Н а д с е м е й с т в о *Corytophanoidea* Fitzinger, 1843

Д и а г н о з. Заднелобные кости обычно полностью редуцированы. Медиально края зубной кости срастаются (полный меккелев канал). Лабиальный отросток венечных костей отсутствует или направлен вентрально, иногда слабо перекрывая зубную кость.

С о с т а в. Семейства: *Polrussiidae* Alifanov, 2018; поздний мел Центральной Азии; *Corytophanidae* Fitzinger, 1843; *Tropiduridae* Bell, 1843; современность Центральной и Южной Америки; *Polychrotidae* Fitzinger, 1843; миоцен – современность Южной Америки, палеоген Европы, палеоген – современность Северной Америки.

Семейство Polrussiidae Alifanov, 2018.

Типовой род – Polrussia Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991; поздний мел южной Монголии.

Диагноз. Лабиальный отросток венечных костей выражен. Он минитюрный, на наружную поверхность зубной кости не налегает. Корonoидный отросток высокий. Супрангулярный отросток зубной кости короткий, уровня переднего супраангулярного отростка не достигает. Ангулярный отросток зубных костей развит; немного длиннее супраангулярного.

Состав. Кроме типового, род Xihaina Gao et Hou, 1995; поздний мел северо-восточного Китая.

Род Polrussia Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991

Polrussia: Borsuk-Bialynicka, Alifanov, 1991, p. 337; Алифанов, 2012б, с. 73.

Типовой вид – Polrussia mongoliensis Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991; поздний мел южной Монголии.

Диагноз. Череп уплощенный, до 10 мм в длину. Предглазничная часть черепа короткая. Орбиты крупные. Носовые кости небольшие. Рострально лобная кость очень узкая. Теменная кость широкая и слабо заужена в средней части. Инфраорбитальные окна обширные. Ангулярный и супраангулярный отростки зубных костей выражены, короткие и разделены широкой вырезкой. Рострально пластинчатые кости доходят до уровня середины задней четверти зубного ряда. На зубных костях по 18 зубов. Последние имеют коническую форму.

Видовой состав. Типовой вид.

Polrussia mongoliensis Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991

Рис. 54, и–м

Polrussia mongoliensis: Borsuk-Bialynicka, Alifanov, 1991, p. 337, fig. 3, с, 4, с, 5, 6; Alifanov, 2000, p. 369, fig. 18.1; Алифанов, 2000, с. 77, рис. 33, в–д; 2012б, с. 73, рис. 31.

Голотип – ZPAL, № MgR-I/119; череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

ИНФРАОТРЯД CHAMAELEOMORPHA FÜRBRINGER, 1900

Диагноз. Супраангулярный отросток зубных костей сформирован и расположен дорсальнее переднего супраангулярного отверстия. Корonoидный отросток зубных костей отсутствует. Развита тенденция к формированию лабиального отростка венечных костей. Остеодермальная скульптура на костях крыши черепа обычно выражена, имеет гранулярный или мелкощитковый тип.

Состав. Микроотряды: Macrocephalosauria Alifanov, 2000; поздний мел Северной Америки, Европы и Азии; Priscagamia Alifanov, 2012; поздний мел Азии, поздний мел – современность Южной Америки; ранний эоцен Индостана; Rhiptoglossa Weigmann, 1834; миоцен Европы, миоцен – современность Африки, современность Мадагаскара и Индии.

МИКРООТРЯД MACROCEPHALOSAURIA ALIFANOV, 2000

Д и а г н о з. Алярный отросток переднеушных костей выражен, обычно небольшой и ориентирован рострально. Лобные кости парные. Заднелобные кости формируют вытянутую продольно седловидную сочленовную поверхность для контакта с вертикально раздвоенным медиальным отростком заглазничных костей. Тип неба платинотоплатинарный. Пластинчатые кости всегда крупные. Зубы обычно субплевродонтные, игуанидные по типу замены. Остеодермальная скульптура часто выражена.

С о с т а в. Надсемейства: *Gilmoreteioidea* Langer, 1998; поздний мел Азии; *Mongolochamoroidea* Alifanov, 1993; поздний мел Азии, Северной Америки и Европы.

Надсемейство Gilmoreteioidea Langer, 1998

Д и а г н о з. Задняя часть верхних височных дуг уплощена. Чешуйчатые кости рострально обычно контактируют со скуловыми костями. Надвисочных костей нет. Крыловидные кости и сошники в контакте. Инфраорбитальные окна небольшие или отсутствуют. Нижнечелюстной фланг небных стержней высокий. Угловые кости смещены к вентральному краю ветвей нижней челюсти. Озубления на костях небного комплекса нет. Ангулярный отросток зубных костей не развит. Верхушка зубов уплощена и разделена на четыре-шесть асимметрично расположенных округлых зубчиков. Зигосфен-зигантральное сочленение позвонков развито.

С о с т а в. Семейства: *Gilmoreteiidae* Langer, 1998; поздний мел Центральной Азии; *Cherminosauridae* Alifanov, 2000; поздний мел южной Монголии.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел Центральной Азии.

Семейство Gilmoreteiidae Langer, 1998

Т и п о в о й р о д – *Gilmoreteius* Langer, 1998; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Максиллярный отросток скуловых костей массивный. Теменное отверстие расположено вблизи или на лобно-теменном шве. На уровне связи наружных крыловидных и собственно крыловидных костей на вентральной поверхности последних сформированы поперечные гребни. Венечные кости небольшие. Их лабиальный отросток миниатюрный, на внешнюю поверхность зубной кости не заходит. Челюстные зубы относительно мелкие, их основания ростоокципитально сжаты. На каждой верхнечелюстной или зубной кости не менее 20 зубов. Зубов на нижней челюсти больше, чем на верхней.

С о с т а в. Подсемейства: *Gilmoreteiinae* Langer, 1998; *Tuberocephalosaurinae* Alifanov, 2000; поздний мел Монголии; *Tianysaurinae* Alifanov, 2012; поздний мел Китая.

Подсемейство Gilmoreteiinae Langer, 1998

Т и п о в о й р о д – *Gilmoreteius* Langer, 1998; поздний мел центральной Монголии.

Д и а г н о з. Задний край парных носовых костей по форме U-образный. Связь предлобных и носовых костей выражена и протяженная. Ветви нижней

челюсти массивные. Серия передних конических зубов короткая – не более трех.

С о с т а в. Кроме типового, роды *Aprisaurus* Alifanov, 2000; *Darchansaurus* Sulimski, 1975; *Macrocephaleon* Alifanov, 2000; поздний мел южной Монголии.

З а м е ч а н и я. В подсемействе роды *Gilmoreteus* Langer, 1998 и *Aprisaurus* Alifanov, 2000 могут быть сближены друг с другом по наличию клыкообразных зубов и суборбитальных окон, а роды *Darchansaurus* Sulimski, 1975 и *Macrocephaleon* Alifanov, 2000 (рис. 80) – по утрате остеодермальной скульптуры.

Род *Gilmoreteius* Langer, 1998

Macrocephalosaurus (nom. preocup): Tupi-Caldas, 1933, p. 339; Gilmore, 1943, p. 362; Sulimski, 1975, p. 28; Estes, 1983a, p. 83; Gao, Norell, 2000, p. 70; Алифанов, 2000, с. 20.

Gilmoreteius: Langer, 1998, p. 16; Алифанов, 2012б, с. 89.

Т и п о в о й в и д – *Macrocephalosaurus ferrugenusus* Gilmore, 1943; поздний мел центральной Монголии.

Д и а г н о з. Теменное отверстие расположено только в поле теменной кости. Лобные кости немного шире теменной кости в области их контакта. Угол расхождения затылочных отростков теменной кости – 60°. Скуловой отросток верхнечелюстных костей длинный. Инфраорбитальные окна выражены. На верхнечелюстных костях клыкообразно увеличен один (задний) зуб в роstralной конической серии. Всего на этих костях по 24 зуба.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового, вид *Gilmoreteius sulimskii* (Alifanov, 2000); поздний мел южной Монголии.

З а м е ч а н и я. Число зубов в диагнозе рода указано по голотипу *Gilmoreteius sulimskii* (Alifanov, 2000); для *G. ferrugenusus* (Gilmore, 1943) оно точно не известно.

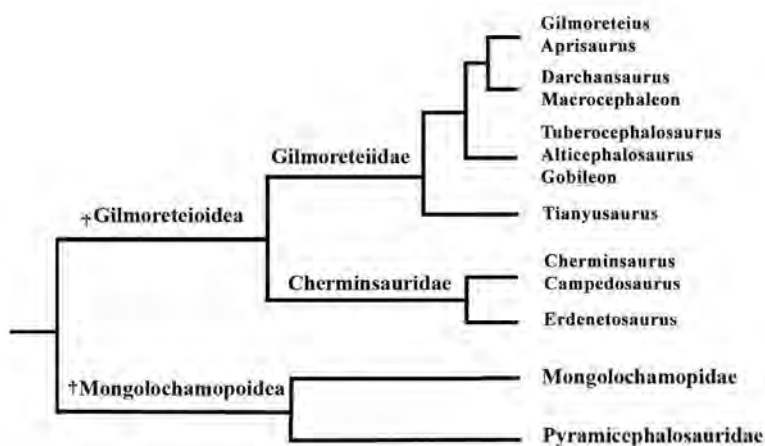


Рис. 70. Филогенетические связи семейств Macrocephalosauria и родов Gilmorteioidea.

Gilmoreteius ferrugenus (Gilmore, 1943)

Рис. 55, а–в

Macrocephalosaurus ferrugenus: Gilmore, 1943, p. 363, fig. 1; Sulimski, 1975, p. 30, fig. 3; Estes, 1983a, p. 83, fig. 17, b; Gao, Norell, 2000, p. 71; Алифанов, 2000, с. 20, рис. 2, а; Alifanov, 2000, p. 373.

Gilmoreteius ferrugenus: Алифанов, 2012б, с. 90, рис. 45.

Г о л о т и п – AMNH, № 6520, фрагментарные череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Д и а г н о з. Череп длиной до 12 см. Орбиты по продольному диаметру в два раза крупнее верхних височных окон. Теменной отросток заднелобных костей неотчетливый. Заднелобные и теменная кости связи не образуют.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Голотип.

Gilmoreteius sulimskii (Alifanov, 2000)

Рис. 71

Macrocephalosaurus gilmorei (partim): Sulimski, 1975, p. 31, pl. IX, pl. X, fig. 2.

Macrocephalosaurus sulimskii: Алифанов, 2000, p. 20, рис. 2, б.

Gilmoreteius sulimskii: Алифанов, 2012б, с. 90, рис. 46.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-III/17, череп с неполной нижней челюстью; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Длина черепа 70 мм. Теменной отросток заднелобных костей четкий. Выражен контакт затылочных отростков чешуйчатых и теменной костей.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Голотип.

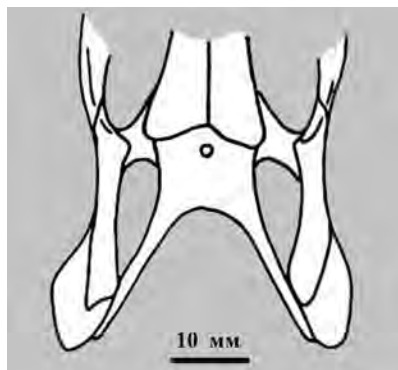


Рис. 71. Реконструкция задней части крыши черепа дорсально *Gilmoreteius sulimskii* (Alifanov, 2000), *Gilmoreteiidae* (по голотипу ZPAL, № MgR-III/17; Алифанов, 2000, рис. 2, б; 2012б, рис. 46); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род *Aprisaurus* Alifanov, 2000

Aprisaurus: Алифанов, 2000, с. 21; 2012б, с. 90.

Т и п о в о й в и д – *Aprisaurus bidentatus* Alifanov, 2000; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной до 55 мм. На костях крыши черепа выражена слабая остеодермальная скульптура. Предглазничная часть черепа широкая. Переход ее латеральной поверхности на дорсальную угловатый. Теменное отверстие расположено на лобно-теменном шве. Вентроокципитальный отросток скуловых костей выражен. Инфраорбитальные окна открыты. Теменного отростка заднелобных костей нет. Антеролатеральные отростки теменной кости массивные. Угол расхождения затылочных отростков этой кости достигает почти 100°. Верхнезатылочные кости широкие, формируют всю верхнюю часть большого затылочного отверстия. Из трех конических зубов клыкообразно увеличены два последних, причем крупнейшим является средний. На верхнечелюстных костях по 20, на зубных костях по 22–23 зуба.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Aprisaurus bidentatus Alifanov, 2000

Рис. 72; табл. XVIII, фиг. 1, 2

Aprisaurus bidentatus: Алифанов, 2000, с. 21, рис. 3; 2012б, с. 91.

Г о л о т и п – ПИН, № 3142/302, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Голотип.

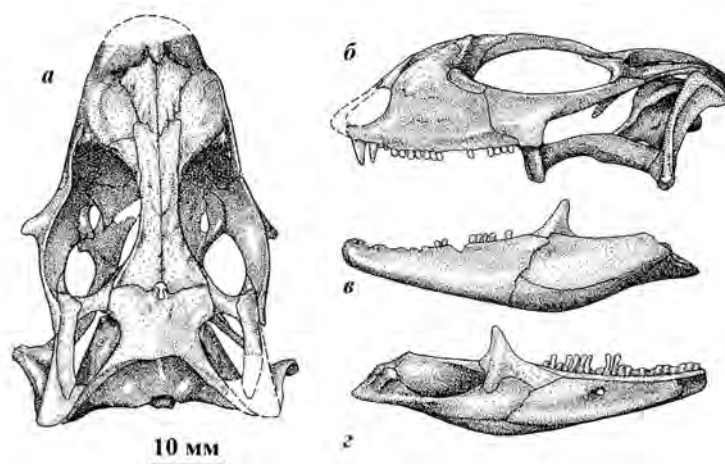


Рис. 72. Череп и нижняя челюсть *Aprisaurus bidentatus* Alifanov, 2000, Gilmoreteiidae; голотип ПИН, № 3142/302 (Алифанов, 2000, рис. 3; 2012б, рис. 47): а, б – череп дорсально (а) и латерально (б), в, г – левая ветвь нижней челюсти лабиально (в) и лингвально (г); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род *Darchansaurus* Sulimski, 1975

Darchansaurus: Sulimski, 1975, p. 70; Estes, 1983a, p. 80; Алифанов, 2000, с. 23; 2012б, с.92.

Т и п о в о й в и д – *Darchansaurus estesi* Sulimski, 1975; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной до 56 мм. Скульптура костей крыши черепа не выражена. Теменное отверстие располагается в поле теменной кости. Скуловые кости массивные. Теменных отростков заднелобных костей нет. Заглазничные кости очень широкие, затылочных отростков теменной кости не достигают. Последние расходятся друг от друга под углом 120°. Задний край сошников достигает уровня третьей четверти зубного ряда. Ростральные отростки крыловидных костей короткие. Суборбитальных окон нет. Верхнезатылочные кости формируют отчетливый сагиттальный гребень. Ветви нижней челюсти высокие в средней части. На каждой верхнечелюстной кости до 28, а на зубной кости до 30 зубов. Клыкообразные зубы отсутствуют.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

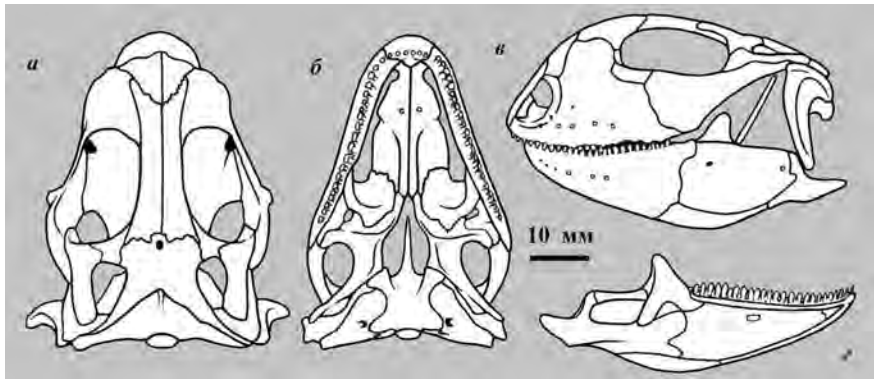


Рис. 73. Череп и нижняя челюсть *Darchansaurus estesi* Sulimski, 1975, Gilmoreiidae; голотип ZPAL, № MgR-I/14 (по: Sulimski, 1975, текст-фиг. 12, b1, b4–b6; Алифанов, 2012б, рис. 48): а–в – череп дорсально (а), вентрально (б) и латерально, с левой ветвью нижней челюсти (в), г – левая ветвь нижней челюсти лингвально; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

***Darchansaurus estesi* Sulimski, 1975**

Рис. 73, табл. XVIII, фиг. 3, 4

Darchansaurus estesi: Sulimski, 1975, p. 72, pl. XXI, XXIII; fig. 12; Estes, 1983a, p. 80, fig. 15, b, 18, g, 19, d; Алифанов, 2000, p. 373, fig. 18.4; Алифанов, 2000, с. 23, рис. 2, в; 2012б, с. 92, рис. 48, табл. V, фиг. 3, 4.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-III/6, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ZPAL, № MgR-III/12, фрагментарный скелет с черепом молодой особи; типовое местонахождение.

Род **Macrocephaleon Alifanov, 2000**

Macrocephaleon: Алифанов, 2000, с. 23; Алифанов, 2012б, с. 93.

Типовой вид – Macrocephalosaurus chulsanensis Sulimski, 1975; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной до 77 мм. Скульптура костей крыши черепа выражена. Носовые отверстия по площади просвета сравнимы с верхними височными окнами. Теменное отверстие расположено на лобно-теменном шве. Затылочные отростки теменной кости расходятся под углом в 120°. Теменной отросток заднелобных костей выражен. Ростролатеральные отростки теменной кости развиты слабо. Инфраорбитальных окон нет. Передние максиллярные зубы увеличены, но не клыкообразные. На зубных костях по 27–28 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

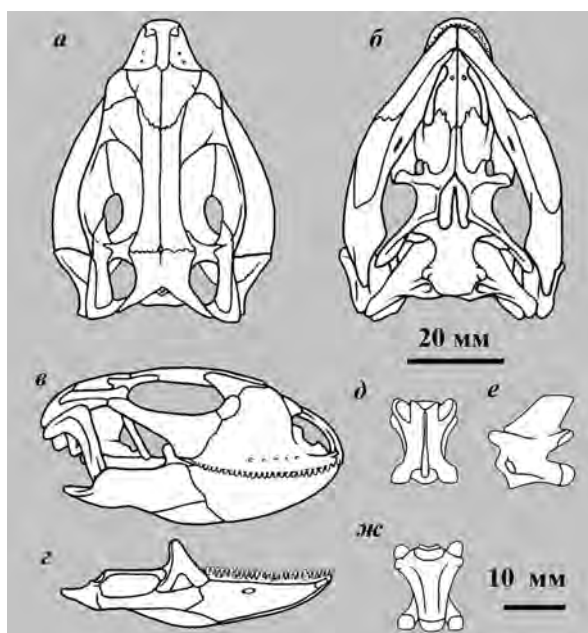


Рис. 74. Скелет и череп *Macrocephaleon chulsanensis* (Sulimski 1975), Gilmoreteiidae; голотип ZPAL, № MgR-I/14 (по: Sulimski, 1975, текст-фиг. 5, a1, a3–a5, текст-фиг. 6, text-фиг. 7, b3–b7; Алифанов, 2012б, рис. 49): а – череп и нижняя челюсть сверху, б – то же снизу, в – то же сбоку, г – левая ветвь нижней челюсти лингвально, д–ж – туловищный позвонок сверху (д), сбоку (е), снизу (ж); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Macrocephaleon chulsanensis (Sulimski, 1975)

Рис. 74, табл. XIX, фиг. 1–4

Macrocephalosaurus chulsanensis: Sulimski, 1975, p. 41, pl. XI–XXII; fig. 2, 5–7, 9–11, 14, j; Estes, 1983a, p. 83, fig. 16, d, 17, c, 18, h, 19, e, g, 20, a–f; Gao, Norell, 2000, p. 70, fig. 21, 22.

Macrocephaleon chulsanensis: Алифанов, 2000, с. 24, рис. 2, г; 2012б, с. 93, рис. 49.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-I/14, почти полный скелет с черепом; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел южной Монголии.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ZPAL, № MgR-I/21, скелет с черепом (местонахождение Нэмэгэту); экз. ZPAL, № MgR-I/15–№ MgR-I/17, фрагменты черепов; № MgR-I/18, часть посткраниального скелета; экз. ZPAL, № MgR-I/20, поврежденный череп; экз. ZPAL, № MgR-I/22–№ MgR-I/23, фрагменты посткраниального скелета; экз. ZPAL, № MgR-I/24–№ MgR-I/28, черепа разного качества сохранности; экз. ZPAL, № MgR-I/29–№ MgR-I/31, фрагменты нижних челюстей (Хульсан); экз. ПИН, № 3142/300, № 3142/326, № 3142/327, фрагменты черепов; экз. ПИН, № 3142/331, нижняя челюсть; экз. ПИН, № 3142/337, часть черепа; экз. ПИН, № 3142/338, фрагмент нижней челюсти (Хермин-Цав); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Подсемейство **Tuberocephalosaurinae** Alifanov, 2000

Т и п о в о й р о д – Tuberocephalosaurus Alifanov, 2000; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Рыло удлиненное. Предлобные и носовые кости обычно контактируют друг с другом, разделяя лобные и верхнечелюстные кости. Носовые кости сросшиеся. Их задний край V-образный. Теменной отросток заднелобных костей развит. Связь предлобных и носовых костей протяженная. В области контакта зубных и угловых костей ветви нижней челюсти массивные. Серия конических максиллярных зубов – не менее пяти.

С о с т а в. Кроме типового, роды: Alticephalosaurus Alifanov, 2000; Gobileon Alifanov, 2000; поздний мел южной Монголии.

Род **Tuberocephalosaurus** Alifanov, 2000

Tuberocephalosaurus: Алифанов, 2000, с. 24; 2012б, с. 93.

Т и п о в о й в и д – Tuberocephalosaurus pompabilis Alifanov, 2000; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп до 86 мм в длину. Предглазничная часть составляет более трети от его длины. Носовые отверстия крупные, сопоставимы по размерам с верхними височными окнами. По продольному диаметру последние в 1.5 раза меньше орбит. Теменное отверстие расположено на лобно-теменном шве. По длине восходящий отросток предчелюстных костей равен носовым костям. Окципитально носовые кости пересекают уровень переднего края орбит, а их ширина заметно меньше длины. Слезная кость широкая. Вентроокципитальный отросток скуловых костей выражен. Антеролатеральные отростки теменной кости нечеткие. Их затылочные отростки расходятся под углом 120°. Заглазничные кости окципитально достигают затылочных отростков теменной кости. Инфраорбитальных окон нет. На верхнечелюстной кости последние три зуба конической серии клыкообразные и увеличены окципитально. На каждой челюстной кости не менее 24 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Tuberocephalosaurus pompabilis Alifanov, 2000

Рис. 75, табл. XX, фиг. 1, 2

Tuberocephalosaurus pompabilis: Алифанов, 2000, с. 24, рис. 4; 2012б, с. 93, рис. 50.

Г о л о т и п – ПИН, № 3142/328, полный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3142/330, фрагментарный череп; экз. ПИН, № 3142/329, верхнечелюстная кость и часть зубной кости; типовое местонахождение.

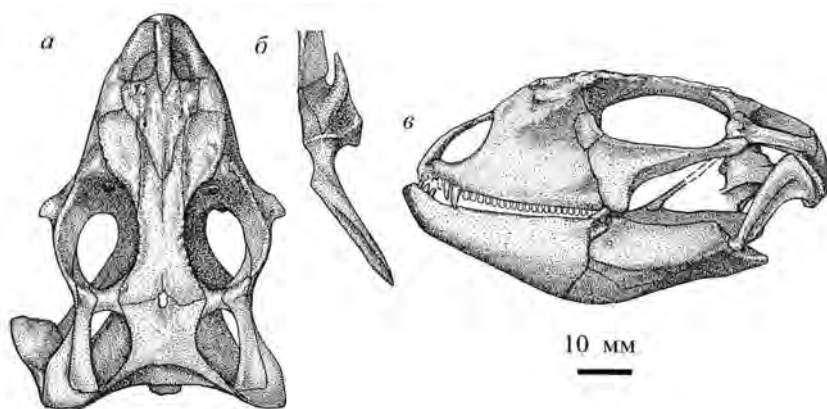


Рис. 75. Череп *Tuberocephalosaurus pompabilis* Alifanov, 2000, Gilmoreteiidae; голотип ПИН, № 3142/328 (Алифанов, 2000, рис. 4; 2012б, рис. 50): *a* – дорсально, *б* – левая часть небной поверхности вентрально, *в* – латерально, с левой ветвью нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род Alticephalosaurus Alifanov, 2000

Alticephalosaurus: Алифанов, 2000, с. 26; Алифанов, 2012б, с. 95.

Т и п о в о й в и д – *Macrocephalosaurus gilmorei* Sulimski, 1975; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп до 80 мм в длину. Его предглазничная часть относительно короткая и составляет треть от общей длины. Носовые отверстия небольшие. Теменное отверстие расположено на теменной кости. Остеодермальная скульптура на костях височных дуг гранулярного типа. Ширина носовых костей незначительно меньше их длины. Скуловой отросток верхнечелюстных костей очень высокий. Вентроокципитальный отросток скуловых костей отчетливый. Затылочные отростки заглазничных и теменной костей разделены. На теменной кости роstralатеральные отростки небольшие. Ее окципитальные отростки расходятся под углом, равным примерно 100°. Инфраорбитальные окна выражены. В серии конических максиллярных зубов клыкообразно увеличен один задний зуб. На зубных костях по 26–28 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Alticephalosaurus gilmorei (Sulimski, 1975)

Рис. 76, табл. XX, фиг. 3–5.

Macrocephalosaurus gilmorei: Sulimski, 1975, p. 30, pl. VIII, X, fig. 1, 3; fig. 4, a, b, d; Estes, 1983a, p. 85, fig. 17, a, 18, i, k; Alifanov, 2000, p. 373.

Alticephalosaurus gilmorei: Алифанов, 2000, с. 26, рис. 2, л; 2012б, с. 95, рис. 51.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-III/18, почти полный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел южной Монголии.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ZPAL, № MgR-III/7, фрагмент черепа; экз. ZPAL, № MgR-III/8, левая ветвь нижней челюсти; экз. ZPAL, № MgR-III/9, фрагмент черепа; экз. ZPAL, № MgR-III/10, сильно деформированный череп; экз. ZPAL, № MgR-III/11, сильно поврежденный череп и посткраниальный скелет; экз. ZPAL, № MgR-III/13, фрагмент правой ветви нижней челюсти; экз. ZPAL, № MgR-III/15, № MgR-III/16, фрагментарные черепа; экз. ZPAL, № MgR-III/17, череп с нижней челюстью; экз. ZPAL, № MgR-I/19, фрагмент черепа; экз. ZPAL, № MgR-III/20, № MgR-III/21, черепа; экз. ZPAL, № MgR-III/28, фрагмент левой ветви нижней челюсти; экз. ZPAL, № MgR-III/29, фрагмент правой ветви нижней челюсти (местонахождение Хермин-Цав); экз. ПИН, № 4487/4, почти полный череп с нижней челюстью; экз. IGM, № 3/134, почти полный череп (Хульсан); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

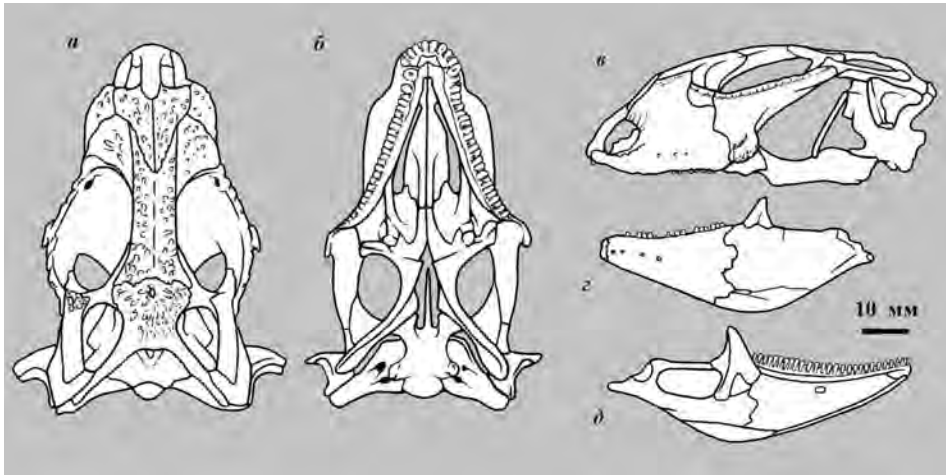


Рис. 76. Череп и нижняя челюсть *Alticephalosaurus gilmorei* (Sulimski, 1975), Gilmoreteiidae; голотип ZPAL, № MgR-III/18 (по: Sulimski, 1975, text-фиг. 4, a1, a2, a4, text-фиг. 5, e1, e2; Алифанов, 2012б, рис. 51): *a* – череп дорсально, *б* – то же вентрально, *в* – то же латерально, *г*, *д* – левая ветвь нижней челюсти лабиально (*г*) и лингвально (*д*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род **Gobileon Alifanov, 2000**

Gobileon: Алифанов, 2000, с. 27; 2012б, с. 97.

Т и п о в о й в и д – *Gobileon emersoculatus* Alifanov, 2000; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной 70 мм. Инфраорбитальных окон нет. Лобные кости сросшиеся. Носовые кости не достигают уровня переднего края глазниц. Затылочные отростки теменной кости расходятся под углом 100°. Теменное отверстие расположено на лобно-теменном шве. Вентрально зубная кость угловатая. Последний верхнечелюстной зуб конической серии слабо увеличен. На каждой зубной кости по 26–27 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

***Gobileon emersoculatus* Alifanov, 2000**

Рис. 77

Gobileon emersoculatus: Алифанов, 2000, с. 27, рис. 2, е; 2012б, с. 97, рис. 52.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-I/21, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел южной Монголии.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3142/332–№ 3142/335, фрагменты черепов и правая ветвь нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

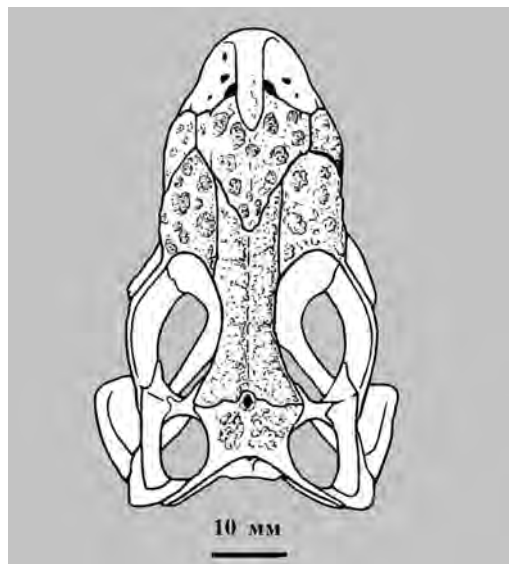


Рис. 77. Реконструкция черепа *Gobileon emersoculatus* Alifanov, 2000, Gilmoreteiidae (по голотипу ZPAL, № MgR-I/21; Sulimski, 1975, text-fig. 5, В; Алифанов, 2012б, рис. 52) дорсально; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Tuberocephalosaurinae gen. indet.

Macrocephalosaurus sp.: Gao, Norell, 2000, p. 70, fig. 21; Алифанов, 2012б, с. 97.

М а т е р и а л. Экз. IGM, № 3/132, скелет с фрагментарным черепом; IGM, № 3/133, позвонки; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

З а м е ч а н и я. Судя по большому числу зубов конической серии на верхнечелюстной кости (оно достигает пяти) и увеличению их высоты в окципитальном направлении, экз. IGM, № 3/132 принадлежит к Tuberocephalosaurinae и, возможно, к Tuberocephalosaurus Alifanov, 2000. Фрагментарность образца требует подтверждения такого определения. В сборах из исключительно продуктивного местонахождения Ухаа-Толгод, где обнаружено до 1000 находок ящериц (Gao, Norell, 2000), отмечается редкость находок гилмортейиид, что контрастирует с другими местонахождениями барунгойотского возраста.

Семейство Cherminosauridae Alifanov, 2000

Т и п о в о й р о д – Cherminosaurus Sulimski, 1975; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Остеодермальная скульптура костей крыши черепа слабая или отсутствует. Теменное отверстие всегда располагается позади лобно-теменного шва. Контакт лобных и верхнечелюстных костей короткий. Дорсальный отросток венечных костей крупный. Их лабиальный отросток широкий и налегает на латеральную поверхность зубной кости. Основания зубов округлые. Уплощенные верхушки зубов развернуты под углом к линии зубного края. Число дополнительных вершинок на зубах 5–6. Число зубов на каждой верхнечелюстной и зубной кости. Оно не превышает 19.

С о с т а в. Подсемейства: Cherminosaurinae Alifanov, 2000; Erdenetesaurinae Alifanov, 2000; поздний мел южной Монголии.

Подсемейство **Cherminosaurinae** Alifanov, 2000

Т и п о в о й р о д – Cherminosaurus Sulimski, 1975; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Зубы увеличиваются в размерах окципитально. Уплощенная верхушка наиболее крупных зубов повернута под углом по отношению к краю челюстных костей. В основании верхушек образуются лингвальный выступ и неглубокая выемка на них. Многовершинный край зубов выпрямлен. Крупнейшими являются пятая или шестая вершинки зуба.

С о с т а в. Кроме типового, род Campedosaurus Alifanov, 2000; поздний мел южной Монголии.

Род **Cherminosaurus Sulimski, 1975**

Cherminosaurus: Sulimski, 1975, p. 81; Estes, 1983a, p. 79; Алифанов, 2000, с. 28; 2012б, с. 98.

Т и п о в о й в и д – Cherminosaurus kozlowskii, 1975; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной до 65 мм. Ширина переднего края и осевая длина теменной кости примерно равны. Ростролатеральные отростки последней кости развиты нечетко. Задний край носовых костей имеет U-образный контур. Угол расхождения затылочных отростков теменной кости составляет почти 60°. Окципитально пластинчатые кости достигают уровня центра венечной кости. Наиболее крупные зубы повернуты к оси челюсти под углом 40–45°. При смыкании челюстей задние верхнечелюстные зубы входят в промежутки противостоящих им нижнечелюстных зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового, вид *Ch. tereschenkoii* Alifanov, 2000; поздний мел южной Монголии.

***Cherminsaurus kozlowskii* Sulimski, 1975**

Рис. 78; табл. XXI, фиг. 1–3

Cherminsaurus kozlowskii: Sulimski, 1975, p. 81, pl. XXV–XXVII; fig. 13, a, 14, a; Estes, 1983a, p. 79, fig. 15, a, 18, f, o, 19, b; Gao, Norell, 2000, p. 73, fig. 23 c, d; Alifanov, 2000, p. 373; Алифанов, 2000, с. 28, рис. 5, д; 2012б, с. 99, рис. 53.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-III/24, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Восходящий отросток предчелюстной кости узкий. Переход наружной поверхности скуловых костей в постероventральную угловатый. Зона контакта предчелюстной и верхнечелюстных костей узкая. Фланг предлобных костей выражен. Медиальный край субдентального гребня окципитально заужен. На челюстных костях по 18–19 зубов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. Позвонки *Cherminsaurus kozlowskii* Sulimski, 1975, известные у экз. ПИН, № 3142/342, указывают на их существенное сходство

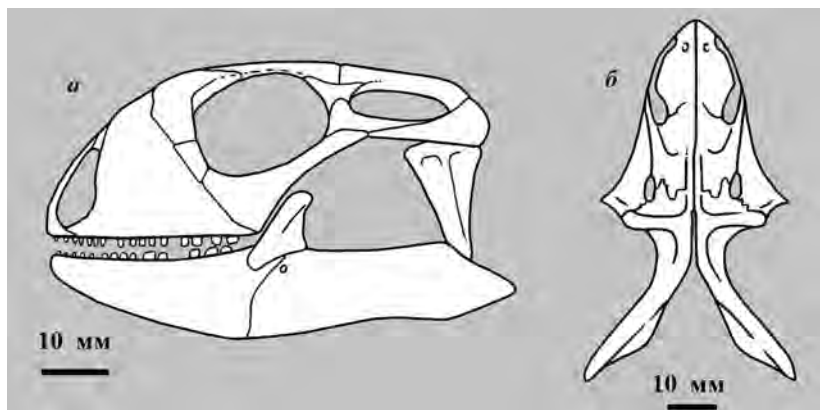


Рис. 78. Реконструкция черепа *Cherminsaurus kozlowskii* Sulimski, 1975, Cherminsauridae (Алифанов, 2000, рис. 5, д; 2012б, рис. 53): *a* – вид сбоку, с левой ветвью нижней челюсти (по экз. ПИН, № 3142/303), *б* – небная поверхность снизу (по голотипу ZPAL, № MgR-III/24; Sulimski, 1975, фиг. 13, а3); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

с позвонками гилмортейид. В отличие от *Gobideon chulsanensis* (Sulimski, 1975), у *Ch. kozlowskii* выявляется большой угол наклона синапофизов переднешейных позвонков, а также широкая и гладкая вентральная поверхность тела переднеуловоищных позвонков.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. IGM, № 3/136, фрагментарный череп и нижняя челюсть; № 3/137, часть черепа; экз. ПИН, № 3142/303, череп и левая ветвь нижней челюсти; № 3142/342, кости теменного блока черепа, зубная кость, шейные и переднегрудные позвонки; типовое местонахождение.

***Cherminsauros tereschenkoi* Alifanov, 2000**

Рис. 79; табл. XXI, фиг. 4–7

Cherminsauros tereschenkoi: Алифанов, 2000, с. 28, рис. 5, а–г; 2012б, с. 99, рис. 54.

Г о л о т и п – ПИН, № 4487/1, предглазничная часть черепа с фрагментами ветвей нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Носовые отверстия крупные. Восходящий отросток предчелюстной кости широкий. Фланг предлобных костей отсутствует. Передний отросток скуловых костей массивный. Зона контакта верхнечелюстных и предчелюстной костей широкая. На скуловых костях переход латеральной поверхности в постероventральную плавный. Фланг субдентального гребня зубной кости расширен почти на всем протяжении. На каждой верхнечелюстной и зубной костях по 17 зубов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Голотип.

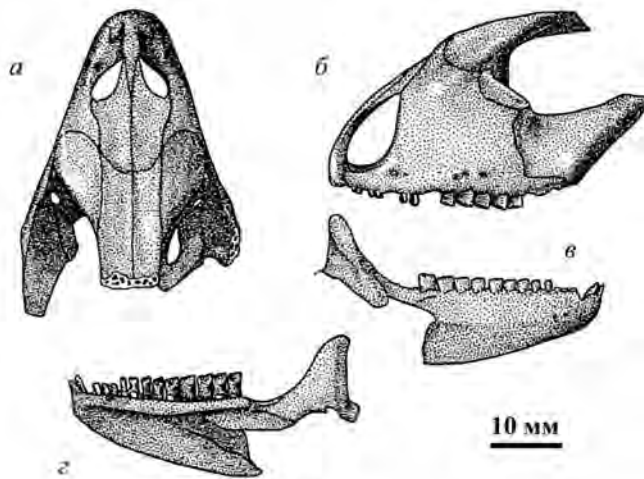


Рис. 79. Череп и нижняя челюсть *Cherminsauros tereschenkoi* Alifanov, 2000, *Cherminosauridae*; голотип ПИН, № 4487/1 (Алифанов, 2000, рис. 5, а–г; 2012б, рис. 54): а – роstralная часть черепа сверху, б – то же латерально, в, з – роstralная часть правой ветви левой нижней челюсти лабиально (в) и лингвально (з); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род *Campedosaurus* Alifanov, 2000

Campedosaurus: Алифанов, 2000, с. 30; 2012б, с. 100.

Типовой вид – *Campedosaurus sulcularis* Alifanov, 2000; поздний мел южной Монголии.

Диагноз. Череп длиной не менее 50 мм. Теменная кость широкая с отчетливо выраженными антеролатеральными отростками. Угол расхождения ее окципитальных отростков составляет примерно 90°. Пластинчатые кости окципитально пересекают уровень центра венечной кости. На каждой зубной и верхнечелюстной костях по 14 зубов. Последние 5–6 зубов на них развернуты верхними лопастями к оси костей под углом 15–20°. Кроме нескольких передних, все остальные зубы плотно прилегают друг к другу.

Видовой состав. Типовой вид.

Campedosaurus sulcularis Alifanov, 2000

Рис. 80; табл. XXII, фиг. 1, 2

Campedosaurus sulcularis: Алифанов, 2000, с. 30, рис. 6; 2012б, с. 100, рис. 55.

Голотип – ПИН, № 3142/341, фрагмент черепа, правая ветвь нижней челюсти, два шейных позвонка, левая ключица и лопатка; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Материал. Голотип.

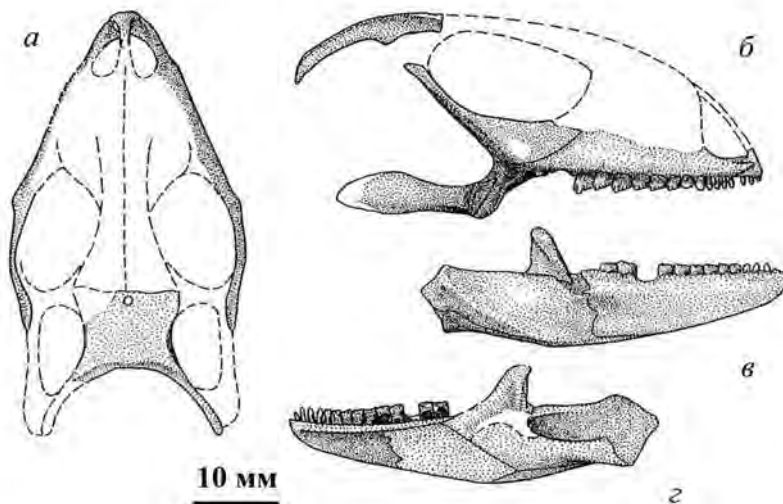


Рис. 80. Фрагментарный череп и нижняя челюсть *Campedosaurus sulcularis* Alifanov, 2000, Cherminosauridae; голотип ПИН, № 3142/341 (Алифанов, 2000, рис. 6; 2012б, рис. 55): *a* – череп сверху, *б* – то же сбоку, *в*, *г* – правая ветвь нижней челюсти лабиально (*в*) и лингвально (*г*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Подсемейство **Erdenetesaurinae** Alifanov, 1999

Т и п о в о й р о д – *Erdenetesaurus* Sulimski, 1975; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной до 55 мм. Зубы относительно небольшие, сравнительно немногочисленные и увеличены в средней части ряда. Угол поворота их вершинок к оси челюстной кости очень небольшой. Верхняя кромка зубов имеет небольшой дугообразный изгиб. Крупнейшей является четвертая дополнительная вершинка зуба.

С о с т а в. Типовой род.

Род ***Erdenetesaurus*** Sulimski, 1975

Erdenetesaurus: Sulimski, 1975, p. 78; Estes, 1983a, p. 80; Алифанов, 2000, с. 31; 2012б, с. 101.

Erdenetesaurus: Gao, Norell, 2000, p. 73.

Т и п о в о й в и д – *Erdenetesaurus robinsonae* Sulimski, 1975; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп высокий, до 55 мм в длину. Орбиты округлые. Окципитально верхнечелюстные кости почти доходят до уровня центра орбит. Максиллярный отросток скуловых костей низкий. Антеролатеральные отростки теменной кости выражены слабо. Окципитальные отростки теменной кости расходятся под углом в 90°. Ретроартикулярный отросток ветвей нижней челюсти широкий и длинный. На каждой верхнечелюстной и зубной костях не более 16 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

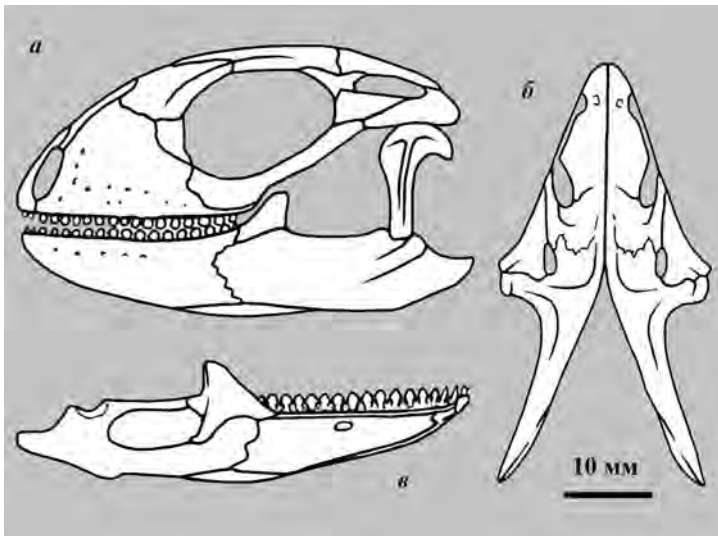


Рис. 81. Череп и нижняя челюсть *Erdenetesaurus robinsonae* Sulimski, 1975, Cherminosauridae; голотип ZPAL, № MgR-III/19 (по: Sulimski, 1975, текст-фиг. 14, е1–е3): *а* – череп и левая ветвь нижней челюсти сбоку, *б* – небная поверхность вентрально, *в* – левая ветвь нижней челюсти лингвально (Алифанов, 2012б, рис. 56); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Erdenetesaurus robinsonae Sulimski, 1975

Рис. 81; табл. XXII, фиг. 3–5

Erdenetesaurus robinsonae: Sulimski, 1975, p. 78, pl. XIII, XXIV; fig. 14, e; Estes, 1983a, p. 80, fig. 15, c, 18, d, p, 19 a; Alifanov, 2000, p. 373; Gao, Norell, 2000, p. 72, fig 23, a, b; Алифанов, 2000, с. 31; 2012б, с. 101, рис. 56.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-III/19, фрагментарный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгой-отская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. Для *Erdenetesaurus robinsonae* Sulimski, 1975 А. Сулимский (Sulimski, 1975) описал наличие 6–7 дополнительных вершинок на зубах. Однако на рисунках голотипа их изображено 7–8, тогда как на фотографиях не удается выявить больше пяти (из них четвертая вершинка увеличена по сравнению с остальными). На фотографии экз. IGM, № 3/135 зубы средней части шире и выше передних и задних, хотя К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000) пишут о зубном ряде *E. robinsonae* как о гомодонтном. В диагнозе вида Сулимский допустил также возможность формирования на верхнечелюстных костях по 18, а на зубных костях по 19 зубов. На рисунке голотипа, однако, изображено 16 зубов. На фотографии видно также, что зубы средней части верхнечелюстного ряда увеличены по сравнению с зубами передней и задней частей. Судя по фотографии, у экз. IGM, № 3/135 на одной челюстной кости было не меньше 14, но не больше 16 зубов.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, IGM, № 3/135, фрагментарный череп и нижняя челюсть; типовое местонахождение.

Gilmoreteioidea fam. indet.

Macrocephalosauridae indet.: Алифанов, 2000, с. 27; 2012б, с. 102.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 4753/1, серия туловищных позвонков, таз, задние конечности и часть хвоста в сочленении; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Удан-Сайр; верхний мел, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

З а м е ч а н и я. Находку из Удан-Сайра невозможно определить до семейства, поскольку посткраниальный скелет у макроцефалозавров известен только у одного вида – *Macrocephaleon chulsanensis* (Sulimski, 1975). К *Gilmoreteioidea* она отнесена по крупным размерам и зигосфен-зигантральному сочленению позвонков. Не исключено, что данная форма принадлежит архаичному подсемейству *Tianysaurinae*.

Н а д с е м е й с т в о Mongolochamopoidea Alifanov, 1993

Д и а г н о з. Теменной отросток заднелобных костей развит. Лобные и верхнечелюстные кости всегда в контакте. Теменное отверстие обычно расположено в поле теменной кости. Нижнечелюстной фланг небных стержней низкий. Крыловидные кости часто озублены. Ангулярный отросток зубных костей выражен и отделен от супраангулярного глубокой вырезкой. Последние отростки примерно равны по ширине оснований и, как правило, до-

стигают уровня центра венечных костей или переднего супраангулярного отверстия. Лабиальный отросток венечных костей отсутствует или очень короткий, контакта с лабиальной поверхностью зубных костей не формирует. Зубы всегда конические и (или) симметрично трехвершинные.

С о с т а в. Семейства: *Mongolochamopidae* Alifanov, 1993; поздний мел Центральной Азии, Северной Америки и Европы; *Pyramicephalosauridae* Alifanov, 1993; поздний мел Центральной Азии.

Семейство *Mongolochamopidae* Alifanov, 1993

Т и п о в о й р о д – *Mongolochamops* Alifanov, 1988; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Основания зубов прямые или, чаще, расширены. Верхушка зубов обычно имеет зачаточные дополнительные вершинки – плечи. Последные отделены от центральной лингвальными желобками (фасетками) и расположены симметрично.

С о с т а в. Кроме типового, роды: *Altanteius* Alifanov, 1993; *Barungoia* Alifanov, 1993; *Cyclurasia* Alifanov, 2000; *Conicodontosaurus* Gilmore, 1943; *Dzhadochtosaurus* Alifanov, 1993; *Gobinatus* Alifanov, 1993; *Gurvansaurus* Alifanov, 1993; *Parameiva* Alifanov, 1993; *Prodenteia* Alifanov, 1993; поздний мел южной Монголии; *Buckantaus* Nesso, 1985; поздний мел Узбекистана; *Chilingosaurus* Young, 1961; поздний мел Китая; *Pelsochamops* Makadi, 2013; поздний мел Европы; *Ptilotodon* Nydam, Cifelli, 2002; ранний – поздний мел Северной Америки; *Gerontoseps* Gao et Fox, 1991; *Harmodontosaurus* Nydam, 2002; *Litakis* Estes, 1964; *Prototeius* Denton et O'Neill, 1995; *Socognathus* Gao et Fox, 1991; *Sphenosiagon* Gao et Fox, 1991; *Stypodontosaurus* Gao et Fox, 1996; поздний мел Северной Америки.

З а м е ч а н и я. Семейство *Mongolochamopidae* Alifanov, 1993 весьма многочисленно по составу родов, филогенетические связи между которыми точно не установлены.

Род *Mongolochamops* Alifanov, 1988

Mongolochamops: Алифанов, 1988, с. 92; 2000, с. 33; 2012б, с. 78.

Т и п о в о й в и д – *Mongolochamops reshetovi* Alifanov, 1988; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной примерно 25 мм. Предглазничная часть черепа вытянутая. Глазницы сравнительно крупные. Скуловые кости тонкие. Инфраорбитальные отверстия имеют вид вытянутого продольно овала. Роstralный отросток крыловидных костей контактирует с сошниками. Птеригоидный отросток наружнокрыловидных костей массивный. Передний конец пластинчатых костей пересекает уровень середины зубного ряда, а окципитальная часть немного не достигает уровня переднего края аддукторных ям. Угловые кости узкие окципитально. Зубы относительно крупные, постепенно увеличиваются назад по высоте и ширине оснований. Плечи центральной вершинки широкие. Они отклонены от линии зубного ряда на небольшой угол. На верхнечелюстных костях по 16, а на зубных костях по 17–18 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Mongolochamops reshetovi Alifanov, 1988

Рис. 82

Mongolochamops reshetovi: Алифанов, 1988, с. 92, рис. 1; 2000, с. 33, рис. 7; Alifanov, 2000, р. 374; Алифанов, 2012б, с. 78, рис. 34.

Г о л о т и п – ПИН, № 3142/304, фрагментарный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3142/305, фрагмент зубной кости с зубами; типовое местонахождение.

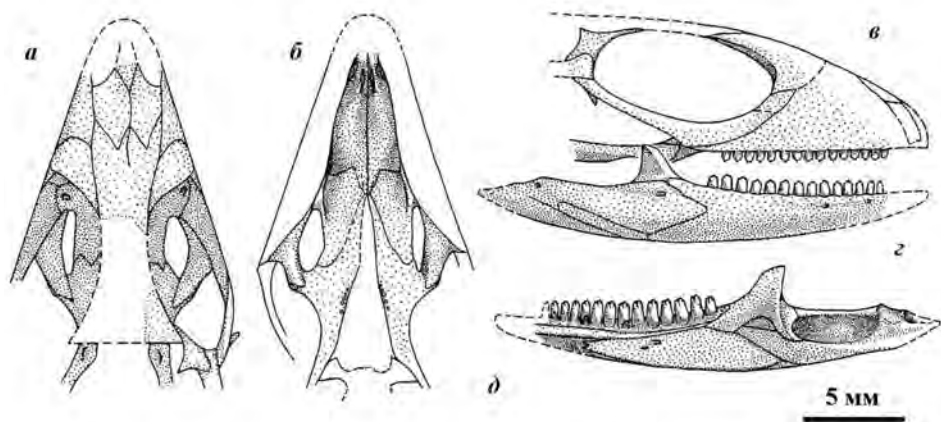


Рис. 82. Череп и нижняя челюсть *Mongolochamops reshetovi* Alifanov, 1988, *Mongolochamopidae*; голотип ПИН, № 3142/304 (Алифанов, 1988, рис. 1; 2000, рис. 7; 2012б, рис. 34): *a* – череп сверху, *б* – то же снизу, *в* – то же сбоку, *г*, *д* – правая ветвь нижней челюсти лабиально (*г*) и лингвально (*д*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род *Altanteius* Alifanov, 1993

Altanteius: Алифанов, 1993а, с. 61; 2000, с. 34; Alifanov, 2000, р. 374.

Т и п о в о й в и д – *Mongolochamops facilis* Alifanov, 1988); поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной не более 25 мм. Постероventральный отросток скуловых костей отчетливо выражен. Максиллярный отросток этих же костей широкий в средней части и слабо заужен рострально. Взаимный контакт носовых костей очень короткий. Супраангулярный отросток зубных костей значительно короче ангулярного. Переднее супраангулярное отверстие сформировано у заднего края дорсального отростка венечных костей. Ростральный конец пластинчатых костей расположен на уровне передней трети зубного ряда, а окципитальный почти достигает уровня переднего края аддукторных ям. Зубы в основании слабо расширены. На нижней

челюсти они немного изогнуты. Несколько передних максиллярных зубов увеличены в размерах клыкообразно. Плечи центральной вершинки регулярно развернуты на небольшой угол по отношению к линии зубного края челюстных костей. Самые крупные зубы на верхних и нижних челюстях расположены в средней части зубного ряда. На каждой верхнечелюстной кости по 22, а на зубной кости – по 24 зуба.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Altanteius facilis (Alifanov, 1988)

Рис. 83

Mongolochamops facilis: Алифанов, 1988, с. 95, рис. 2.

Altanteius facilis: Алифанов, 1993а, с. 61; 2000, с. 34, рис. 8; 2012б, с. 78, рис. 35; Alifanov, 2000, р. 374.

Г о л о т и п – ПИН, № 3142/306, предорбитальный фрагмент черепа и поврежденная нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Голотип.

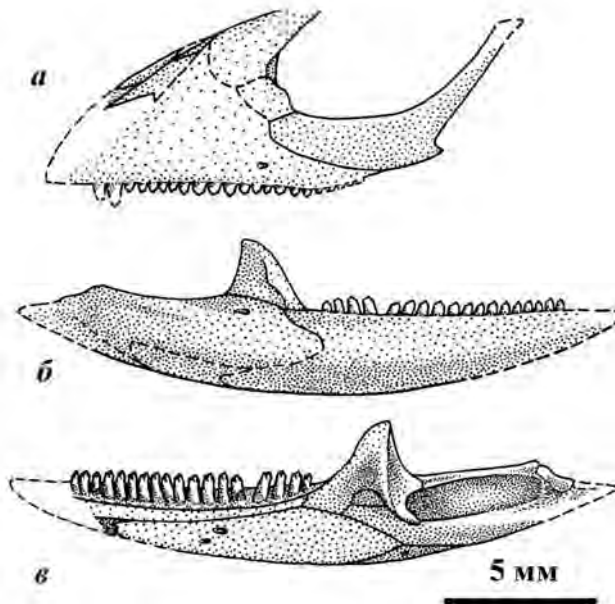


Рис. 83. Череп и нижняя челюсть *Altanteius facilis* Alifanov, 1988, *Mongolochamopidae*; голотип ПИН, № 3142/306 (Алифанов, 1988, рис. 2; 2000, рис. 8; 2012б, рис. 35): *a* – рoстральный фрагмент черепа сбоку, *б*, *в* – правая ветвь нижней челюсти лабиально (*б*) и лингвально (*в*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род *Barungoia* Alifanov, 1993

Barungoia: Алифанов, 1993а, с. 62; 2000, с. 34; 2012б, с. 79.

Т и п о в о й в и д – *Barungoia vasta* Alifanov, 1993; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Длина черепа немногим более 25 мм. Предглазничная часть низкая. Орбиты крупные. Инфраорбитальные окна округлые. Лобные кости со следами скульптуры. Теменная кость широкая. Ее анторбитальные отростки слабо выражены, а окципитальные расходятся под углом, близким к 90°. Слезные кости миниатюрные. Небные кости короткие. Птеригоидный отросток наружнокрыловидных костей узкий. Контакт крыловидных костей и сошников утрачен. Алярный отросток переднеушных костей небольшой, ориентирован рострально. Базиптеригоидные отростки массивные. Окципитально пластинчатые кости достигают уровня центра венечных костей; рострально они пересекают уровень передней четверти зубного ряда. Супрангулярный отросток зубных костей немного крупнее ангулярного. Немногочисленные зубы резко увеличиваются в окципитальном направлении. Основание наиболее высоких задних зубов сильно расширено. Плечи верхушек зубов широкие и округлые. На верхнечелюстных костях по 12, а на зубной – по 14 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Barungoia vasta Alifanov, 1993

Рис. 84; табл. XXIII, фиг. 1–4

Barungoia vasta: Алифанов, 1993а, с. 62, рис. 1, 6, а, ж; 2000, с. 35, рис. 9, 10, а, ж; 2012б, с. 80, рис. 36; Alifanov, 2000, р. 375, фиг. 18.5.

Г о л о т и п – ПИН, № 4487/2, череп и нижние челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

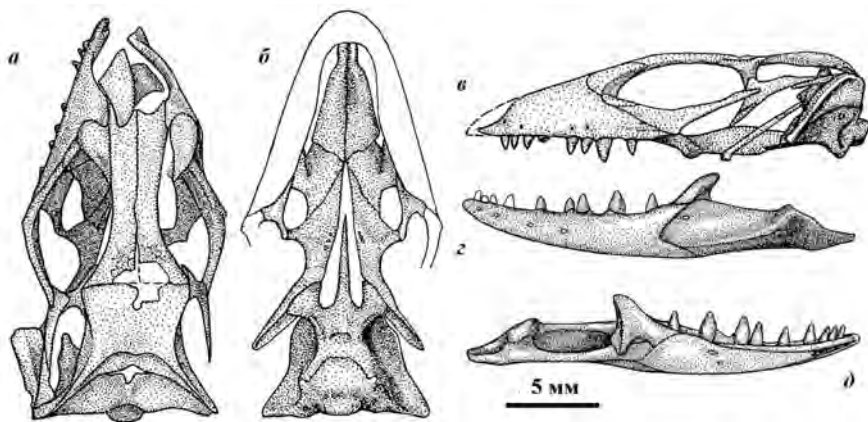


Рис. 84. Череп и нижняя челюсть *Barungoia vasta* Alifanov, 1993, Mongolochamoridae; голотип ПИН, № 4487/2 (Алифанов, 1993а, рис. 1, 6, а, ж; 2000, рис. 9, 10, а, ж; 2012б, рис. 36; Alifanov, 2000, фиг. 18.5): а – череп сверху, б – то же снизу, в – то же сбоку, г, д – левая ветвь нижней челюсти лабиально (г) и лингвально (д); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.
Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.
М а т е р и а л. Голотип.

Род *Buckantaus* Nesson, 1985

Buckantaus: Несов, 1985, с. 207; Алифанов, 2012б, с. 80.

Т и п о в о й в и д – *Buckantaus crassidens* Nesson, 1985; поздний мел Узбекистана.

Д и а г н о з. Симфизная фасетка зубной кости небольшая. Зубы высокие и широкие в основании. Плечи центральной вершины широкие и повернуты по отношению к линии зубного края на небольшой угол. На зубных костях не более 15–17 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

***Buckantaus crassidens* Nesson, 1985**

Рис. 85

Buckantaus crassidens: Несов, 1985, с. 207, табл. II, фиг. 13; Алифанов, 2012б, с. 80.

Г о л о т и п – ЦНИГР музей, № 26/12000, левая зубная кость; Узбекистан, центральные Кызылкумы, местонахождение Джаракудук; верхний мел, средний – верхний турон, биссектинская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, несколько челюстных костей (номера не указаны); типовое местонахождение.

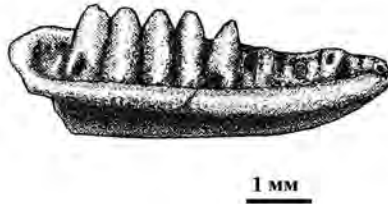


Рис. 85. Зубная кость лингвально *Buckantaus crassidens* Nesson, 1985, Mongolochamopidae; голотип – ЦНИГР музей, № 26/12000 (по: Несов, 1985, табл. II, фиг. 13); Узбекистан, центральные Кызылкумы, местонахождение Джаракудук; верхний мел, средний – верхний турон, биссектинская свита.

Род *Conicodontosaurus* Gilmore, 1943

Conicodontosaurus: Gilmore, 1943, p. 364; Estes, 1983a, p. 189; Gao, Hou, 1996, p. 585; Алифанов, 2000, с. 35; 2012б, с. 80.

Т и п о в о й в и д – *Conicodontosaurus djadochtaensis* Gilmore, 1943; поздний мел центральной Монголии.

Д и а г н о з. Череп высокий с обширными и округлыми по форме орбитами, не более 30 мм в длину. Предлобные кости небольшие. Заднелобные кости относительно крупные. Верхушки зубов притупленные. Основания большинства зубов заметно расширены.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Conicodontosaurus djadochtaensis Gilmore, 1943

Рис. 55, *д, е*

Conicodontosaurus djadochtaensis: Gilmore, 1943, p. 364, fig. 3, 4; Estes, 1983a, p. 189, fig. 53, f; Gao, Hou, 1996, p. 585, fig. 4, a, b; Alifanov, 2000, p. 375; Алифанов, 2000, с. 35; 2012б, с. 81, рис. 37.

Г о л о т и п – AMNH, № 6519, часть черепа и нижние челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. Р. Эстес (Estes, 1983a) рассматривал *Conicodontosaurus djadochtaensis* Gilmore, 1943 в составе *Lacertilia incertae sedis*. Однако в настоящее время вид может быть уверенно отнесен к *Macrocephalosauria* по раздвоенной латерально заднелобной кости и субплевродонтным зубам. К *Mongolochamoridae* его принадлежность устанавливается по форме зубов. Вид отмечен в позднем мелу Китая (Gao, Hou, 1996).

М а т е р и а л. Голотип.

Род Cyclurasia Alifanov, 2000

Cyclurasia: Алифанов, 2000, с. 35; 2012б, с. 81.

Т и п о в о й в и д – *Cyclurasia multidentata* Alifanov, 2000; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной до 40 мм, низкий и широкий. Орбиты крупные. Скуловой отросток верхнечелюстных костей высокий. Лобные кости широкие, со слабой остеодермальной скульптурой. Теменная кость короткая, образует массивные ростролатеральные отростки. Дорсальный отросток венечных костей небольшой. Зубы очень мелкие со слабо расширенными основаниями и верхушками. На каждой челюстной кости более 25 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

***Cyclurasia multidentata* Alifanov, 2000**

Рис. 86

Cyclurasia multidentata: Алифанов, 2000, с. 37, рис. 11; 2012б, с. 81, рис. 38.

Г о л о т и п – ПИН, № 3142/336, череп с разрушенными предглазничной частью и небом, а также с фрагментами ветвей нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. Широкий череп, невысокий дорсальный отросток венечных костей, мелкие и многочисленные зубы у *Cyclurasia multidentata* Alifanov, 2000 напоминают *Gilmoreteiidae*. Это наиболее обособленная морфологически форма в составе семейства. Возможно, она принадлежит отдельному надсемейству и семейству.

М а т е р и а л. Голотип.

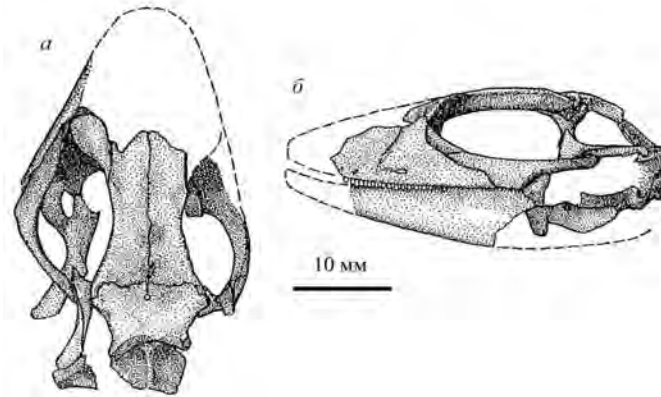


Рис. 86. Череп и нижняя челюсть *Cyclurasia multidentata* Alifanov, 2000, Mongolochamopidae; голотип ПИН, № 3142/336 (Алифанов, 2000, рис. 11; 2012б, рис. 38): *a* – череп дорсально, *б* – череп латерально, с левой нижней челюстью; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род *Dzhadochtosaurus* Alifanov, 1993

Dzhadochtosaurus: Алифанов, 1993а, с. 63; 2000, с. 38; Алифанов, 2012б, с. 81.

Т и п о в о й в и д – *Dzhadochtosaurus giganteus* Alifanov, 1993; поздний мел центральной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной до 55 мм. Верхние височные окна очень крупные, лишь незначительно уступают по размерам орбитам. Предглазничная часть черепа вытянутая и высокая. На костях крыши черепа выражена остеодермальная скульптура. Носовые кости длинные и узкие. Окципитальные отростки теменных костей очень длинные. Инфраорбитальные окна щелевидные. Переднее супраангулярное отверстие расположено у заднего края дорсального отростка венечных костей. Ангулярный отросток зубных костей крупнее супраангулярного. Пластинчатые кости окципитально достигают уровня центра венечных костей, а рострально доходят до уровня передней трети зубного ряда. Зубы относительно небольшие с широкими плечами центральной вершинки и заметно расширенными основаниями. Несколько передних максиллярных зубов немного увеличены в размерах, а несколько последующих уменьшены с дальнейшим окципитальным увеличением. На нижних челюстях наиболее высокие зубы расположены в средней части ряда. На верхнечелюстных костях по 20, а на зубных костях по 22 зуба.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Dzhadochtosaurus giganteus Alifanov, 1993

Табл. XXIII, фиг. 5, 6

Dzhadochtosaurus giganteus: Алифанов, 1993а, с. 64, рис. 2, 6, д, к; 2000, с. 38, рис. 10, д, к; 2012б, с. 82, табл. V, фиг. 1, 2; Alifanov, 2000, p. 375.

Г о л о т и п – ПИН, № 3143/103, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. Данный вид крупнейший в семействе.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Gobinatus* Alifanov, 1993

Gobinatus: Алифанов, 1993а, с. 65; 2000, с. 39; 2012б, с. 82.

Т и п о в о й в и д – *Gobinatus arenosus* Alifanov, 1993; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной до 35 мм. Предглазничная часть черепа заметно вытянутая. Орбиты сравнительно небольшие. Дорсальный отросток верхнечелюстных костей высокий. В средней части скуловые кости заметно расширены. Затылочные отростки теменной кости сильно опущены вниз. Задняя часть крыловидных костей расположена значительно ниже уровня зубного края верхнечелюстной кости. Сошники и крыловидные кости формируют контакт. Вырезка тройничного нерва переднеушных костей замкнута. Вырезка между ангулярным и супраангулярным отростками зубных костей неглубокая. Окципитально угловые кости расширены и немного раздвоены. Зубы в основании почти не расширены. Наиболее крупные из них расположены в средней части ряда. Плечи верхушек зубов иногда повернуты на небольшой угол к продольной оси челюсти. На верхнечелюстных костях по 19–20, а на зубных костях по 24 зуба.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

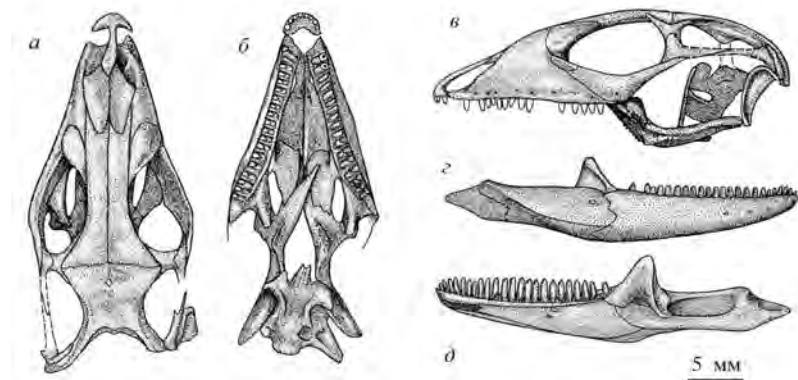


Рис. 87. Череп и нижняя челюсть *Gobinatus arenosus* Alifanov, 1993, *Mongolochamopidae*; голотип ПИН, № 3142/308 (Алифанов, 1993а, рис. 3, 6, е, л; 2000, рис. 7, 10, е, л; 2012б, рис. 39): *а* – череп сверху, *б* – то же снизу, *в* – то же сбоку, *г*, *д* – правая ветвь нижней челюсти лабиально (*г*) и лингвально (*д*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Gobinatus arenosus Alifanov, 1993

Рис. 87; табл. XXIV, фиг. 1–5

Gobinatus arenosus: Алифанов, 1993а, с. 66, рис. 3, 6, е, л; 2000, с. 39, рис. 10, е, л, 12; 2012б, с. 82; Alifanov, 2000, р. 374; Gao, Norell, 2000, р. 55, fig. 17, 18;

Г о л о т и п – ПИН, № 3142/308, полный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел южной Монголии.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3142/312, № 3142/313, № 3142/325, черепа различной сохранности (местонахождение Хермин-Цав); экз. ПИН, № 4487/6, череп (Хульсан); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

З а м е ч а н и я. К виду отнесены (Gao, Norell, 2000) образцы из местонахождения Ухаа-Толгод в Монголии (ниже рассмотрены в составе *Mongolochamoridae* gen. indet. 1).

Род *Gurvansaurus* Alifanov, 1993

Gurvansaurus: Алифанов, 1993а, с. 67; 2000, с. 39; 2012б, с. 83.

Т и п о в о й в и д – *Gurvansaurus potissimus* Alifanov, 1993; поздний мел центральной Монголии.

Д и а г н о з. Максиллярный отросток скуловых костей рострально заострен. Наружнокрыловидные кости массивные. Их латероокципитальный отросток практически не выражен. Крыловидный отросток небных костей приближен к области контакта крыловидных и наружнокрыловидных костей. Связь крыловидных костей и сошников сохраняется. Постдентальная часть ветвей нижней челюсти сравнительно короткая. Дорсальный и ростро-медиальный отростки венечных костей удлинённые. Рострально пластинчатые кости доходят до границы первой и второй трети длины зубного ряда, а окципитально – до уровня центра венечных костей. Зубы относительно высокие и заметно расширены в основании. Между зубами есть свободное пространство, уступающее ширине оснований зубов. Зубы центральной части ряда наиболее крупные. Плечи центральной вершинки зубов широкие.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового, вид *Gurvansaurus canaliculatus* Alifanov, 1993; поздний мел южной Монголии.

Gurvansaurus potissimus Alifanov, 1993

Рис. 88, а, б

Gurvansaurus potissimus: Алифанов, 1993а, с. 67, рис. 6, г, и; 2000, с. 39, рис. 10, г, и; 2012б, с. 83; Alifanov, 2000, с. 375.

Г о л о т и п – ПИН, № 3143/104, череп без костей его крыши и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Д и а г н о з. Длина черепа 40 мм. Фланг субдентального гребня рострально расширен. Кпереди от пластинчатой кости нижний край зубных костей не утолщен. Высота зубной кости в средней части равна высоте двух зубов. Основания зубов погружены немного ниже верхнего края субдентального гребня. На зубных костях по 18–19 зубов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Голотип.

Gurvansaurus canaliculatus Alifanov, 1993

Рис. 88, в

Gurvansaurus canaliculatus: Алифанов, 1993а, с. 68, рис. 6, з; 2000, с. 40, рис. 10, з; 2012б, с. 84, рис. 40; Alifanov, 2000, p. 375.

Г о л о т и п – ПИН, № 4487/3, правая зубная кость с зубами; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

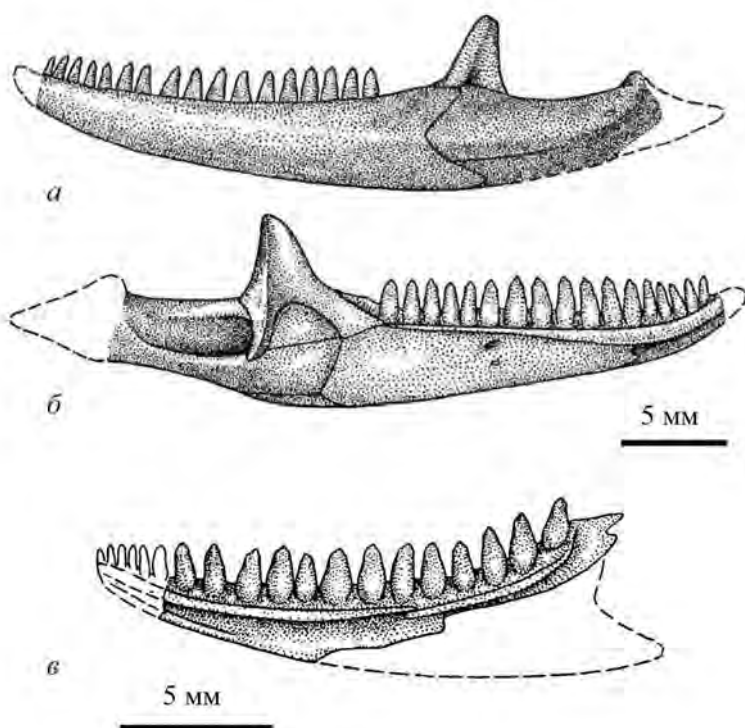


Рис. 88. *Gurvansaurus* Alifanov, 1993, *Mongolochamopidae*: а, б – левая ветвь нижней челюсти *Gurvansaurus potissimus* Alifanov, 1993, лабиально (а) и лингвально (б); голотип ПИН, № 3143/104 (Алифанов, 1993а, рис. 6, з; 2000, рис. 10, и, г; 2012б, рис. 40); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита; в – правая зубная кость *Gurvansaurus canaliculatus* Alifanov, 1993 лингвально, *Mongolochamopidae*; голотип ПИН, № 4487/3 (Алифанов, 1993а, рис. 6, з; 2000, рис. 10, з; 2012б, рис. 40); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Нижний край зубных костей утолщен вблизи симфиза. Высота зубных костей в средней части составляет меньше двух высот зуба. Субдентальный гребень узкий. Основания зубов подняты выше верхней кромки субдентального гребня. Вершинки зубов немного развернуты вовнутрь. На каждой зубной кости по 16–17 зубов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Голотип.

Род **Parameiva Alifanov, 1993**

Parameiva: Алифанов, 1993а, с. 68; 2000, с. 40; 2012б, с. 84.

Т и п о в о й в и д – *Parameiva oculea* Alifanov, 1993; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной до 25 мм. Глазницы очень крупные. Теменная кость широкая, без явно выраженных антеролатеральных отростков. Слезные кости укрупненные. Зубы увеличиваются окципитально, основания зубов заметно расширены. Плечи центральной вершинки зубов широкие и без выраженных разделительных фасеток. Основания зубов разделены промежутками. На верхнечелюстных костях до 14 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

***Parameiva oculea* Alifanov, 1993**

Рис. 89

Parameiva oculea: Алифанов, 1993а, с. 69, рис. 4, 6, б; 2000, с. 41, рис. 10, б; Alifanov, 2000, р. 374; Алифанов, 2012б, с. 84.

Г о л о т и п – ПИН, № 3142/310, фрагментарный череп и левая ветвь нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3142/311, череп; типовое местонахождение.

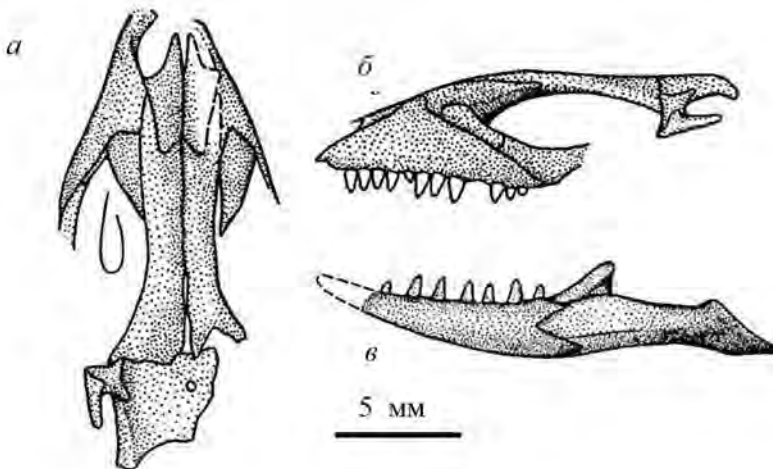


Рис. 89. Череп и нижняя челюсть *Parameiva oculea* Alifanov, 1993, Mongolochamopidae; голотип ПИН, № 3142/310 (Алифанов, 1993а, рис. 4, 6, б; 2000, рис. 10, б; 2012б, рис. 41): *а* – череп сверху, *б* – то же сбоку, *в* – левая ветвь нижней челюсти лабиально; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род **Prodenteia Alifanov, 1993**

Prodenteia: Алифанов, 1993а, с. 70; 2000, с. 41; Алифанов, 2012б, с. 84, рис. 41.

Т и п о в о й в и д – *Prodenteia ministra* Alifanov, 1993; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной до 20 мм. Теменная кость широкая, в средней части слабо заужена. Ее ростолатеральные отростки практически не выражены. Крыловидные кости несут по несколько зубов. Мозговая капсула широкая со слабо выраженными парокципитальными отростками. Супраангулярный отросток зубных костей почти равен ангулярному. Зубы мелкие, их основания незначительно расширены. Плечи центральной вершинки отсутствуют. На зубных костях предположительно по 20 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

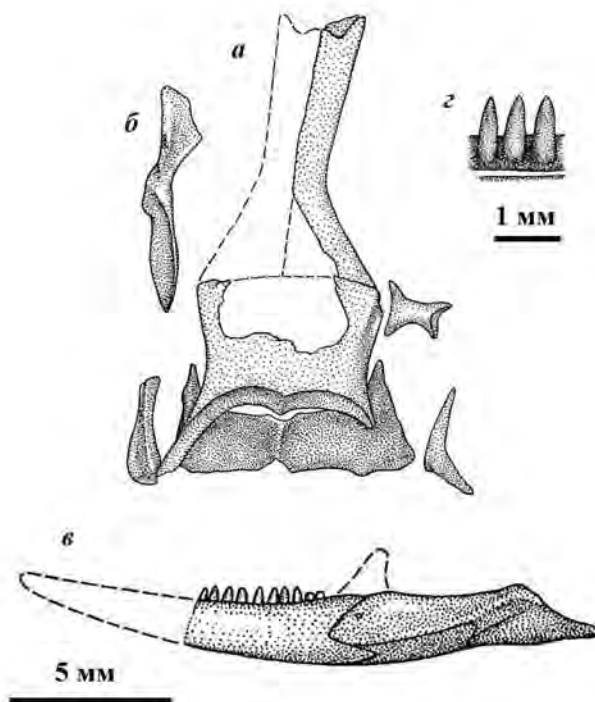


Рис. 90. Череп и нижняя челюсть *Prodenteia ministra* Alifanov, 1993, *Mongolochamopidae*; голотип ПИН, № 3142/324 (Алифанов, 1993а, рис. 5, 6, в; 2000, с. 41, рис. 10, в, 13; 2012б, рис. 42): *a* – фрагмент черепа сверху, *б* – левая крыловидная кость вентрально, *в* – левая ветвь нижней челюсти лабиально, *г* – нижнечелюстные зубы увеличено; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

***Prodenteia ministra* Alifanov, 1993**

Рис. 90

Prodenteia ministra: Алифанов, 1993а, с. 71, рис. 5, 6, в; 2000, с. 41, рис. 10, в, 13; 2012б, с. 85, рис. 42; Alifanov, 2000, p. 374.

Г о л о т и п – ПИН, № 3142/324, неполный череп и фрагмент нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Голотип.

Mongolochamopidae gen. indet. 1

Gobinatus arenosus: Gao, Norell, 2000, p. 55, fig. 17, 18; Алифанов, 2012б, с. 85.

М а т е р и а л. Экз. IGM, № 3/126, почти полный череп, нижняя челюсть и фрагменты посткраниального скелета; экз. IGM, № 3/127, № 3/128, неполные черепа с нижней челюстью; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Ухаа-Толгод; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

З а м е ч а н и я. В первоописании (Gao, Norell, 2000) указанные материалы отнесены к *Gobinatus arenosus* Alifanov, 1993. При этом представленный авторами «ревизованный» диагноз последнего вида не содержит указания на ряд признаков, приведенных в первичном диагнозе с использованием голотипа (например, на наличие резкого отгибания задней части небных стержней вниз, замкнутость вырезки тройничного нерва, отсутствие расширения оснований зубов, раздвоение заднего конца угловой кости, числа зубов и др.), который представляет собой практически полный череп. Вместе с тем К. Гао и М. Норелл отмечают ряд новых признаков (например, слабо раздвоенный задний конец угловых костей, наличие депрессий на вентральной поверхности мозговой капсулы и слабо выраженной остеодермальной скульптуры и др.). Без подробного и объективного анализа соответствия экз. IGM, № 3/126–№ 3/128 голотипу *G. arenosus* указанные этими авторами материалы к данному виду отнесены быть не могут. Судя по размерам, числу, строению и расположению зубов, изображенный экз. IGM, № 3/126, возможно, принадлежит *G. canaliculatus*, описанному по зубной кости с зубами. Для более точного определения материалов, представленных в работе К. Гао и Норелла (Gao, Norell, 2000) как *G. arenosus*, необходимо их дополнительное препарирование и новое сравнение. Экз. IGM, № 3/126, кроме черепа, включает остатки посткраниального скелета (последний, в частности, показывает на отсутствие окон на ключицах).

Mongolochamopidae gen. indet. 2

Mongolochamopidae gen. et sp. indet.: Алифанов, 2000, с. 70, рис. 30, д; 2012б, с. 86.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 4216/203, фрагмент зубной кости с зубами; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Гурилийн-Цав; верхний мел, верхний кампан, нэмэгэтинский горизонт, нэмэгэтинская свита.

З а м е ч а н и я. Образец не может быть определен до вида из-за фрагментарности. Тем не менее он демонстрирует высокие субплевродонтные зубы со слабо расширенными основаниями и симметрично расположенными

плечами центральной вершинки, как и у остальных представителей семейства. Это наиболее поздняя находка монголохамопид в Центральной Азии.

Семейство *Pyramicephalosauridae* Alifanov, 1993

Т и п о в о й р о д – *Pyramicephalosaurus* Alifanov, 1988; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Зубы почти полностью выступают за край челюсти. Их основания заужены, а верхушки лабиолингвально уплощены. Часть зубов имеет отчетливо трехвершинное строение. Центральная вершинка крупнее, шире и (или) выше боковых. Боковые вершинки отделены от центральной лабиальными и лингвальными фасетками. На каждой челюстной кости не более 19–20 зубов.

С о с т а в. Кроме типового, род *Tchingisaurus* Alifanov, 1993; поздний мел южной Монголии.

Род *Pyramicephalosaurus* Alifanov, 1988

Pyramicephalosaurus: Алифанов, 1988, с. 97; 2000, с. 42.

Pyramicephalosaurus: Алифанов, 1993а, с. 72; 2012б, с. 86; Gao, Norell, 2000, p. 66.

Т и п о в о й в и д – *Pyramicephalosaurus cherminicus* Alifanov, 1988; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Длина черепа 20 мм. Предглазничная часть черепа уплощена. Окципитальные концы носовых костей сближены. Латеральные фланги теменной кости почти не сужаются. Контакт крыловидных костей и сошников утрачен. Ангулярный отросток зубных костей крупнее супраангулярного. Угловая кость на конце не раздвоена. Почти все зубы трехвершинные. Центральная и боковые вершинки зубов примерно равны по высоте. Боковые вершинки тонкие, почти в два с половиной раза тоньше центральной. На верхнечелюстных костях по 15, а на зубных костях – по 17 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Pyramicephalosaurus cherminicus Alifanov, 1988

Рис. 91

Pyramicephalosaurus cherminicus: Алифанов, 1988, с. 98, рис. 3; 2000, с. 42, рис. 12, а–г; 2012б, с. 86, рис. 43; Alifanov, 2000, p. 374.

Pyramicephalosaurus cherminicus: Gao, Norell, 2000, p. 66, fig. 20.

Г о л о т и п – ПИН, № 3142/307, фрагментарный череп, ветви нижней челюсти, изолированные позвонки; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел южной Монголии.

З а м е ч а н и я. К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000) отнесли экз. IGM, № 3/130 и № 3/131 из местонахождения Хульсан к *Pyramicephalosaurus cherminicus* Alifanov, 1988. Однако, судя по приведенному ими изображению, образцы отличаются от голотипа немного более крупными размерами, более низкими зубами и широкими основаниями боковых вершинок зубов.

В своей работе авторы указывают, что у экз. IGM, № 3/130 угловая кость слабо раздвоена окципитально, хотя у голотипа этого признака установить нельзя. Не исключено, что экз. IGM, № 3/130 принадлежит другому виду. Этот образец отнесен нами к *P. cherminicus* условно и предварительно. Диагноз приведен по первоописанию.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. IGM, № 3/130, неполный череп; экз. IGM, № 3/131, правая верхнечелюстная кость с зубами; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

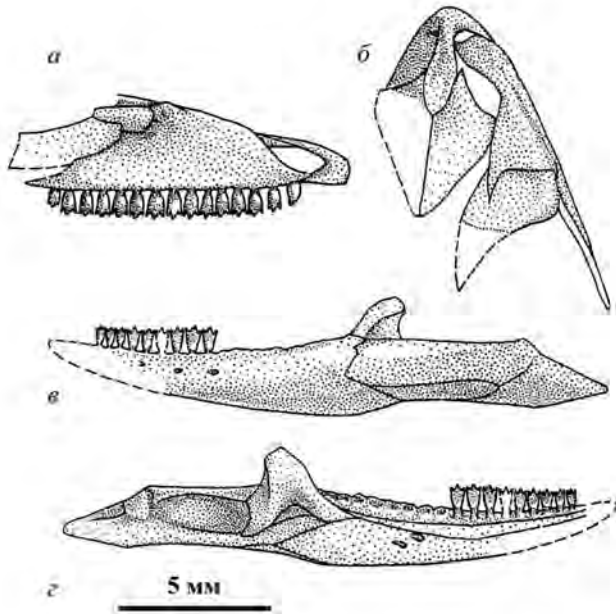


Рис. 91. Череп и нижняя челюсть *Puzosaurus cherminicus* Alifanov, 1988, Puzosauridae; голотип ПИН, № 3142/307 (Алифанов, 1988, рис. 3, а–г; 2000, рис. 14; 2012б, рис. 43): а, б – ростральная часть черепа сбоку (а) и сверху (б); в, г – левая ветвь нижней челюсти лабиально (а) и лингвально (б); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род *Tchingisaurus* Alifanov, 1993

Tchingisaurus: Алифанов, 1993а, с. 72; 2000, с. 42; 2012б, с. 87.

Т и п о в о й в и д – *Tchingisaurus multivagus* Alifanov, 1993; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп широкий, длиной до 30 мм. Теменные кости заужены латерально. Ветви нижней челюсти массивные и изогнуты медиально. Ангулярный и супрангулярный отростки зубных костей равны по размерам. Задний конец угловых костей раздвоен. Почти все зубы трехвершинные. Боковые вершинки зубов ниже центральной. На зубных костях по 19 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Tchingisaurus multivagus Alifanov, 1993

Рис. 92; табл. XXIV, фиг. 6–8

Tchingisaurus multivagus: Алифанов, 1993а, с. 72, рис. 7; 2000, с. 43, рис. 12, б, д, е; 2012б, с. 87, рис. 44; Alifanov, 2000, р. 374; Gao, Norell, 2000, р. 62, fig. 19.

Г о л о т и п – ПИН, № 3142/309, нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел южной Монголии.

З а м е ч а н и я. К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000), ссылаясь на изображение голотипа, указывают на субакродонтный тип прикрепления зубов у *Tchingisaurus multivagus* Alifanov, 1993, под чем имеется в виду высоко поднимающиеся над краем челюсти зубы. Однако такой признак обычно является следствием субплевродонтного типа прикрепления (см. главу I).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3142/343, фрагменты посткраниального скелета и нижняя челюсть (местонахождение Хермин-Цав); экз. IGM, № 3/129, череп с нижней челюстью (Ухаа-Толгод); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

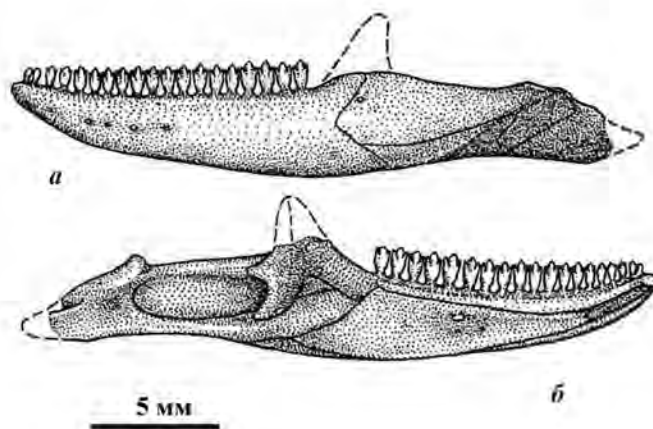


Рис. 92. Левая ветвь нижней челюсти *Tchingisaurus multivagus* Alifanov, 1993, Rugamicerphalosauridae; голотип ПИН, № 3142/309 (Алифанов, 1993а, рис. 7; 2000, рис. 14, д, е; 2012б, рис. 44): *а* – лабиально, *б* – лингвально; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Mongolochamopoidea fam. indet.

Табл. XXIV, фиг. 9–11

М а т е р и а л. Экз. ZPAL, № MgR-II/104, правая ветвь нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

З а м е ч а н и я. По строению костей нижней челюсти данная находка, которую нам для ознакомления любезно предоставила проф. М. Борсук-Бялыницкая, близка к *Mongolochamoroidea*. Предкоренное сужение зубов сближает эту форму с *Pugamicephalosauridae*. При этом только часть зубов, занимающая окципитальное положение, имеет трехвершинную коронку (они также широкие и низкие, боковые вершинки по размерам и высоте уступают центральной). Более рostrальные зубы ряда уплощены верхушечно и рассечены на шесть – восемь дополнительных вершинок. По строению они напоминают *Gilmoreteiidae*. Данная находка показывает промежуточность строения между *Mongolochamoroidea* и *Gilmoreteioides*. Возможно, она принадлежит отдельному семейству или является частью семейства *Pugamicephalosauridae* отдельного подсемейства.

МИКРООТРЯД PRISCAGAMIA ALIFANOV, 2012

Д и а г н о з. Лобные кости непарные и заужены в средней части. Задне-лобные кости редуцированы. Медиальный отросток заглазничных костей удлиненный и всегда контактирует с теменной костью. Тип неба диплоглоссопалатинарный. Теменное отверстие обычно выражено. Верхнечелюстные кости нередко смыкаются друг с другом позади предчелюстных костей. Слезные кости выражены. Алярный отросток переднеушных костей отсутствует. Венечные кости формируют лабиальный отросток. Пластинчатые кости прободены двумя милогиодными отверстиями. Зигосфен-зигантрального сочленения позвонков нет.

С о с т а в. Семейства: *Priscagamidae* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; поздний мел Центральной Азии, ранний эоцен Индостана; *Gladidenagamidae* fam. nov.; *Pleurodontagamidae* Alifanov, 1996; поздний мел южной Монголии и северного Китая; *Hopllocercidae* Frost et Etheridge, 1989; поздний мел – современность Южной Америки.

Семейство *Priscagamidae* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984

Т и п о в о й р о д – *Priscagama* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; поздний мел южной Монголии и северного Китая.

Д и а г н о з. Связь лобной и верхнечелюстных костей обычно утрачена. Скуловые и чешуйчатые кости в контакте. Субдентальный гребень зубных костей широкий. Всегда хорошо развиты пальцеобразные параартикулярные отростки. Зубная система гетеродонтная, дифференцирована по агамидному типу на три серии: «клыки», «предкоренные» и «коренные». Зубы двух последних серий субтреугольные по форме с широким основанием и уплощены лабиолингвально. Гемиплевродонтия предкоренной серии всегда выражена.

С о с т а в. Подсемейства: *Priscagaminae* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; поздний мел Монголии и нижний эоцен Индостана; *Flaviagaminae* Alifanov, 1996; поздний мел Монголии.

З а м е ч а н и я. Семейство обладает наиболее продвинутой в микроотряде зубной системой по развитию гетеродонтии, гемиплевродонтии, утрате сменности и выделенности зубов предкоренно серии. По степени продвинутости зубной системы *Priscagamidae* аналогичны современным *Agamidae*

в составе *Pachyglossa*. Положение семейства на филогенетическом древе прискагамий, как и родов группы, отображено на рис. 103. О раннем обособлении этой группы свидетельствуют палеонтологические остатки, которые обнаружены, кроме позднего мела Центральной Азии, в раннем эоцене Индостана. Анализ распространения группы представлен в главе VI.

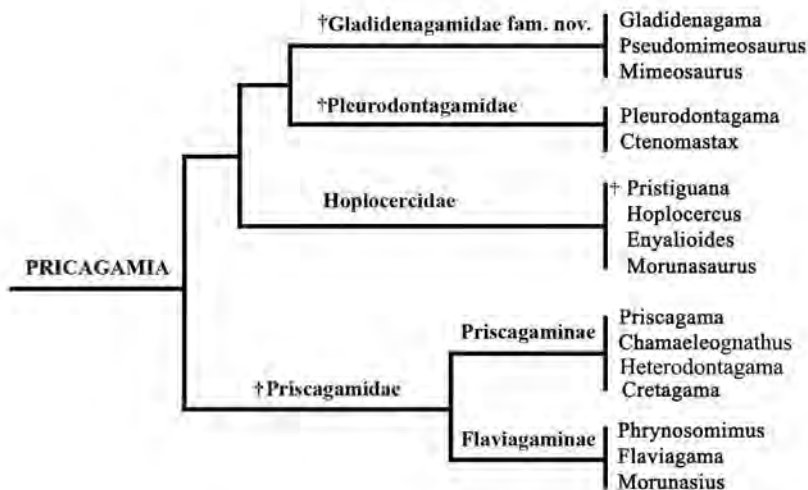


Рис. 93. Реконструкция родственных связей семейств Priscagamia.

В «ревисованном диагнозе» прискагамид К. Гао и Л. Хоу (Gao, Hou, 1995b) указывают на связь у них крыловидных костей и сошников (обычно считается архаичной), но сомневаются в диагностической ценности этого признака. У типового рода группы он не отмечен (Алифанов, 1996).

Подсемейство **Priscagaminae** Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984

Т и п о в о й р о д – *Priscagama* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984.

Д и а г н о з. Теменное отверстие небольшое. Череп дорсовентрально уплощен. Носовые отверстия удлинены и ориентированы дорсально. Носовые кости небольшие, отделены друг от друга контактом предчелюстных (точнее, их узких и длинных восходящих отростков) и лобных костей. Окципитальный отросток верхнечелюстных костей обычно низкий. Чешуйчатые кости массивные и сильно искривлены медиально. Контакт крыловидных костей и сошников утрачен. Мандибулярный фланг небных стержней высокий и вертикализованный. Лабиальный отросток венечных костей широкий в основании и заметно короче дорсального. Промежутки между зубами небольшие, не превышают ширины их оснований. На челюстных костях не менее четырех клыкообразных зубов. Заклыкковые зубы относительно крупные.

С о с т а в. Кроме типового, роды: *Chamaeleognathus* Alifanov, 1996; *Cretagama* Alifanov, 1996; поздний мел южной Монголии; *Heterodontagama* Rana et al., 2013; ранний эоцен Индостана.

Род Priscagama Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984

Priscagama: Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, p. 54; Gao, Hou, 1995a, p. 74; 1996, p. 584; Алифанов, 2012б, с. 104.

Т и п о в о й в и д – Priscagama gobiensis Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп немногим меньше 25 мм в длину. Остеодермальная скульптура покровных костей высокая. По площади просвета орбиты крупнее верхних височных окон. На лобных костях краевые остеодермальные щитки сравнительно небольшие. Предчелюстная кость очень узкая в основании. Ее восходящий отросток не пересекает уровень переднего края предлобных костей. Задний край теменной кости узкий. Затылочные отростки расходятся друг от друга под углом, равным примерно 100°. Лобная кость рostrально немного расширена. Задний край сошников выпрямленный. Крыловидный отросток небных костей широкий. Нижний край зубных костей не утолщен. Ангулярный отросток этих костей не выражен. Задний край пластинчатых костей не пересекает уровня середины венечных костей. Антеромедиальный отросток последних удлиненный. На каждой верхнечелюстной кости до 20, а на зубной – до 18 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Priscagama gobiensis Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984

Рис. 56, а–д; табл. XXV, фиг. 1–3

Priscagama gobiensis: Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, p. 55, pl. 14, pl. 15, fig. 1, pl. 16, pl. 17, fig. 6, pl. 18, fig. 3, pl. 19, fig. 1, 2; fig. 1, 2, 3, a, 4, a–c, 5, a; Алифанов, 1996, рис. 4, в, 5, в, 6, б, 7, б, д; 2000, с. 83, рис. 37; 2012б, с. 104, рис. 57; табл. VI, фиг. 1–3; Alifanov, 2000, p. 369, fig. 18.2; Gao, Hou, 1995b, p. 74, fig. 9, a–c; 1996, p. 584, fig. 3, с, 3, d; Gao Norell, 2000, p. 34, fig. 10.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-III/32, череп и нижняя челюсть; местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел южной Монголии и северо-восточного Китая.

З а м е ч а н и я. Диагноз Priscagama gobiensis Borsuk-Białynicka, Moody, 1984 нами несколько изменен и дополнен в связи с описанием новых форм семейства, а также более полных находок типового рода.

Из местонахождения Баян-Мандаху (Внутренняя Монголия, Китай) сообщается о находке Priscagama gobiensis Borsuk-Białynicka, Moody, 1984 (Gao, Hou, 1995b). Однако точное определение этой находки не приведено.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ZPAL, № MgR-III/83, фрагмент нижней челюсти; экз. ZPAL, № MgR-III/31, № MgR-III/33, № MgR-III/72, № MgR-III/77, № MgR-III/101; экз. ПИН, № 3142/320, фрагментарные черепа (местонахождение Хермин-Цав); экз. IGM, № 3/77, № 3/78, черепа с нижней челюстью (Ухаа-Толгод); экз. IGM, № 3/79, неполный череп с нижней челюстью (Хульсан); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Priscagama sp.

Priscagama sp.: Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, p. 61; Алифанов, 2012б, с. 106.

М а т е р и а л. Экз. ZPAL, № MgR-III/69, средняя часть правой ветви нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

З а м е ч а н и я. М. Борсук-Бялыницкая и С. Муди (Borsuk-Białynicka, Moody, 1984) ссылаются на массивность экз. ZPAL, № MgR-III/69, более высокую, чем у *Priscagama gobiensis* Borsuk-Białynicka et Moody, 1984, венечную кость и иначе расположенные зубы. К. Гао и Л. Хой (Gao, Hou, 1995b) относят данный образец к *P. gobiensis*.

Род *Chamaeleognathus Alifanov, 1996*

Chamaeleognathus: Алифанов, 1996, с. 105; 2012б, с. 106.

Т и п о в о й в и д – *Chamaeleognathus iordanskyi* Alifanov, 1996; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной более 30 мм. Остеодермальная скульптура покровных костей отчетливая. На лобных костях краевые остеодермальные щитки широкие. Предчелюстная кость очень узкая. Ее восходящий отросток пересекает уровень переднего края предлобных костей. Задний край теменной кости узкий. Затылочные отростки расходятся друг от друга под углом, равным примерно 120°. Диаметры орбит и височных окон примерно равны. Ростральная часть лобной кости практически не расширена. Площадь носовых костей заметно меньше площади дорсальных поверхностей предлобных костей. Задний край сошников W-образный. Нижний край ветвей нижней челюсти дугообразно изогнут. На зубных костях выражен короткий ангулярный отросток. Ростральнее пластинчатых костей зубные кости утолщены и образуют замкнутый канал. Окципитально пластинчатые кости пересекают уровень середины венечной кости. Последние кости массивные, с широким лабиальным отростком. Надугловые кости формируют латеральный гребень.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

З а м е ч а н и я. По наличию замкнутого меккелева канала к данному роду близка *Heterodontagama* Rana et al., 2013 из раннего эоцена Индостана.

Chamaeleognathus iordanskyi Alifanov, 1996

Рис. 56, а–г; табл. XXV, фиг. 4–6

Chamaeleognathus iordanskyi: Алифанов, 1996, с. 105, рис. 4, а, 5, а, 6, а, 7, а, к; 2000, с. 84; 2012б, с. 106, рис. 58; табл. VI, фиг. 4–6; Alifanov, 2000, p. 370.

Г о л о т и п – ПИН, № 3142/345, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3142/346, череп; экз. ПИН, № 3142/347, ветви нижней челюсти; экз. ПИН, № 3142/350, фрагмент правой ветви нижней челюсти; типовое местонахождение.

Род *Cretagama* Alifanov, 1996

Cretagama: Алифанов, 1996, с. 108.

Т и п о в о й в и д – *Cretagama bialynickaе* Alifanov, 1996; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Остеодермальная скульптура костей крыши черепа выражена нечетко. Глазницы крупные. Теменное отверстие крупное. Задний край теменной кости вертикально расширен. Затылочные отростки расходятся друг от друга примерно под углом в 120° . Предчелюстная кость относительно широкая в основании. Рострально лобная кость заметно расширена. Медиальный отросток заглазничных костей длиннее чешуйчатого. Задний край сошников имеет U-образную форму. Птеригоидные отростки небных костей узкие и длинные. Ростромедиальный отросток венечных костей короткий и широкий. Пластинчатые кости окципитально уровня середины венечных костей не пересекают.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

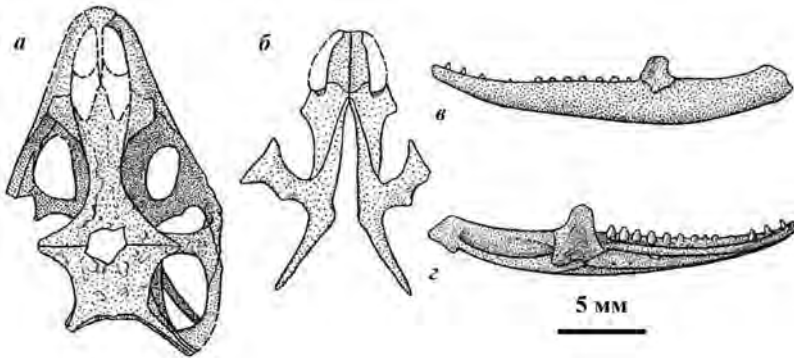


Рис. 94. Череп и нижняя челюсть *Cretagama bialynickaе* Alifanov, 1996, Priscagamidae; голотип ZPAL, № MgR-III/72 (Алифанов, 1996, рис. 4, б, 5, б, 7, в, м; 2012б, рис. 59): а – череп дорсально, б – небная поверхность вентрально, в, г – левая ветвь нижней челюсти лабиально (в) и лингвально (г); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Cretagama bialynickaе Alifanov, 1996

Рис. 94

Cretagama bialynickaе: Алифанов, 1996, с. 108, рис. 4, б, 5, б, 7, в, м; 2000, с. 83; 2012б, с. 106, рис. 59; Alifanov, 2000, p. 370.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-III/72, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. Голотип *Cretagama bialynickaе* Alifanov, 1996 первоначально был включен в типовую коллекцию *Priscagama gobiensis* Borsuk-Białynicka, Moody, 1984. Однако его отличия от голотипа *P. gobiensis* выделяют данную находку из числа остальных, что позволило нам (Алифанов,

1996) установить новый род и вид в составе семейства Priscagamidae (признаки отличия зафиксированы в диагнозе *C. bialynickae*). Филогенетически он близок к *P. gobiensis* и *Chamaeleognathus iordanskyi* Alifanov, 1996, судя по крупному теменному отверстию, слабому развитию остеодермальной скульптуры, крупным глазницам, отсутствию зубов на крыловидных костях и некоторым другим признакам, но может быть сгруппирован с этими формами в особом подсемействе.

М а т е р и а л. Голотип.

Подсемейство **Flaviagaminae** Alifanov, 1996

Т и п о в о й р о д – *Flaviagama* Alifanov, 1989; поздний мел центральной Монголии.

Д и а г н о з. Лобные и теменные кости обычно недоокостеневают вокруг теменного отверстия. Носовые кости не разделены друг от друга. Контакта предчелюстных и лобных костей нет. По площади носовые кости крупнее дорсальных поверхностей предлобных костей. Зубной край верхнечелюстных костей дугообразно изогнут вниз. Окципитальный отросток этих же костей вертикально расширен. Озубление на крыловидных костях отсутствует. Лабиальный отросток венечных костей узкий и вытянутый, по длине он почти равен дорсальному отростку. Клыкообразных зубов не более трех. Заклыковые зубы сравнительно небольшие.

С о с т а в. Кроме типового, роды: *Morunasius* Alifanov, 1996; *Phrynosomimus* Alifanov, 1996; поздний мел южной Монголии.

Род **Flaviagama** Alifanov, 1989

Flaviagama: Алифанов, 1989 б, с. 74; 1996, с. 111; Алифанов, 2012б, с. 107.

Т и п о в о й в и д – *Flaviagama dzerzhinskii* Alifanov, 1989; поздний мел центральной Монголии.

Д и а г н о з. Череп сравнительно высокий. Остеодермальная скульптура выражена нерезко и незначительно. Чешуйчатые кости тонкие. Носовые кости очень крупные. Медиальный отросток заглазничных костей удлиненный. Контакт роstralных отростков крыловидных костей и сошников выражен. Окципитально пластинчатые кости не достигают уровня середины венечных костей. Фланг субдентального гребня широкий, немного увеличивается по высоте роstralно и налегает на пластинчатую кость лингвально. Роstralомедиальный отросток венечных костей узкий. Угловые кости относительно небольшие. Зубные кости в области диастемы высокие. Зубы сравнительно мелкие. На верхнечелюстных костях по три, а на зубных костях по два сменяемых клыкообразных зуба. Всего на верхнечелюстных костях по 13, а на зубных костях – по 14 заклыковых зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Flaviagama dzerzhinskii Alifanov, 1989

Рис. 95

Flaviagama dzerzhinskii: Алифанов, 1989б, с. 75, рис. 1; 1996, рис. 4, ж, 5, е, б, д, 7, д, о; 2012б, с. 107, рис. 60; Alifanov, 2000, р. 370.

Flaviagama dzerzhinskyi: Алифанов, 2000, с. 83.

Г о л о т и п – ПИН, № 3143/101, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. К. Гао и Л. Хоу (Gao, Hou, 1995a) отмечали необходимость ревизии диагноза *Flaviagama dzerzhinskii* Alifanov, 1989, поскольку, с их точки зрения, в нем большая часть признаков обнаружена у других прискагам, в том числе *Mimeosaurus crassus* Gilmore, 1943. Такое представление базируется на теоретическом допущении широкого полиморфизма черепа у одного вида ящерниц. У большинства современных видов оно четко не устанавливается и не может быть уверенно применено к ископаемым видам, изучение которых часто представлено лишь предварительно. Нами две вышеназванные формы классифицируются в разных семействах из-за различий в строении их зубной системы, гетеродонтной в одном случае и анизодонтной в другом.

М а т е р и а л. Голотип.

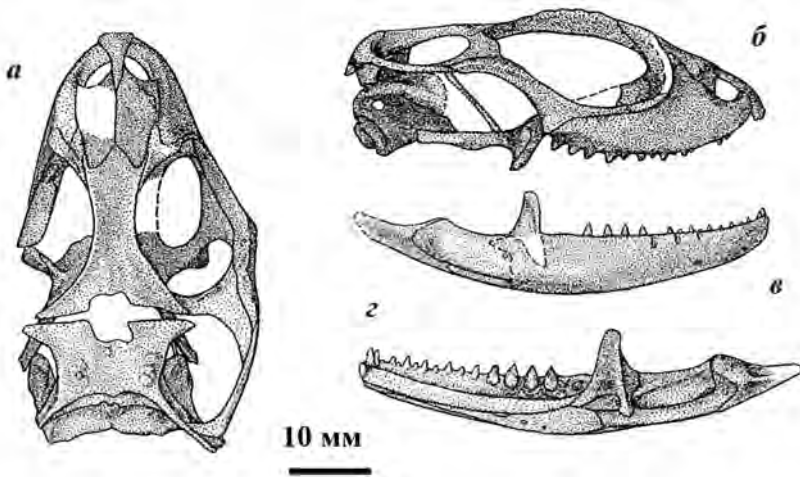


Рис. 95. Череп и нижняя челюсть *Flaviagama dzerzhinskii* Alifanov, 1989, Priscagamidae; голотип ПИН, № 3143/101 (Алифанов, 1989б, рис. 1, а–д; 1996, рис. 4, ж, 5, е, 6, д, 7, д, о; 2012б, рис. 60): а, б – череп сверху (а) и сбоку (б), в, г – правая ветвь нижней челюсти лабиально (в) и лингвально (г); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ, верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Род *Morunasius* Alifanov, 1996

Morunasius: Алифанов, 1996, с. 111; 2012б, с. 108.

Т и п о в о й в и д – *Morunasius modestus* Alifanov, 1996; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп до 22 мм в длину. Он широкий и уплощенный. Надвисочные кости очень крупные. Ростролатеральные отростки теменной кости длинные. Чешуйчатые кости короткие, достигают впереди уровня середины

теменной кости. Заглазничные кости широкие. Их антеролатеральный отросток не формирует контакта с наружнокрыловидной костью. Носовые кости сравнительно короткие и широкие. Связи крыловидных костей и сошников нет. Суборбитальные окна крупные. Между задними концами сошников выражена щель. Ростромедиальный отросток венечных костей широкий и удлинённый. На каждой верхнечелюстной кости не менее 15 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Morunasius modestus Alifanov, 1996

Рис. 96

Morunasius modestus: Алифанов, 1996, с. 111, рис. 4, д, 5, д, 6, г, 7, г, н; 2000, с. 84; 2012б, с. 108, рис. 61; Alifanov, 2000, р. 370.

Г о л о т и п – ПИН, № 3142/317, фрагментарный череп и нижняя челюсть, отдельные позвонки; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Голотип.

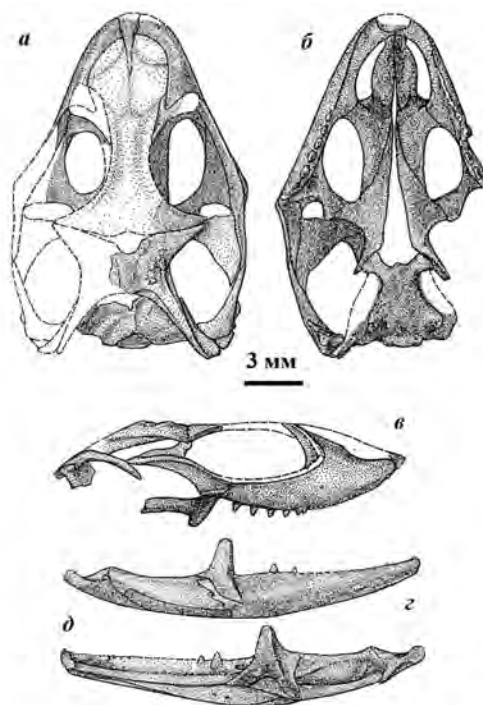


Рис. 96. Череп и нижняя челюсть *Morunasius modestus* Alifanov, 1996, Priscagamidae; голотип ПИН, № 3142/317 (Алифанов, 1996, рис. 4, д, 5, д, 6, г, 7, г, н; 2012б, рис. 61): *a* – череп сверху, *б* – снизу, *в* – сбоку, *г*, *д* – правая ветвь нижней челюсти лабиально (*г*) и лингвально (*д*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Род **Phrynosomimus Alifanov, 1996**

Phrynosomimus: Алифанов, 1996, с. 114; 2012б, с. 108.

Т и п о в о й в и д – Phrynosomimus asper Alifanov, 1996; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной около 12 мм, субтреугольный по форме, с короткой предорбитальной частью. Остеодермальная скульптура высокая, особенно на чешуйчатых костях. Чешуйчатые кости вертикально расширены и сильно изогнуты медиально. Скуловые дуги массивные. Небные стержни узкие. Сошники короткие. Небные кости вовлечены в образование обширной межптеригоидной ямы. Сошниковые отростки крыловидных костей длинные, но контакта с сошниками не образуют. Зубные кости в симфизной области узкие. Пластинчатые кости роstralно достигают уровня передней четверти зубного ряда. Зубы мелкие (особенно в начале зубного ряда), расположены с промежутками. На верхнечелюстных костях не менее 15 приросших зубов, не менее пяти из них входят в состав «коренной» серии. Максиллярных «клыков» не менее двух.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Phrynosomimus asper Alifanov, 1996

Рис. 97; табл. XXVI, фиг. 1, 2

Phrynosomimus asper: Алифанов, 1996, с. 114, рис. 4, е, б, в, 7, е, п; 2000, с. 84; 2012б, с. 109; Alifanov, 2000, р. 370; Gao, Norell, 2000, р. 36, fig. 11.

Г о л о т и п – ПИН, № 3142/318, почти полный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел южной Монголии.

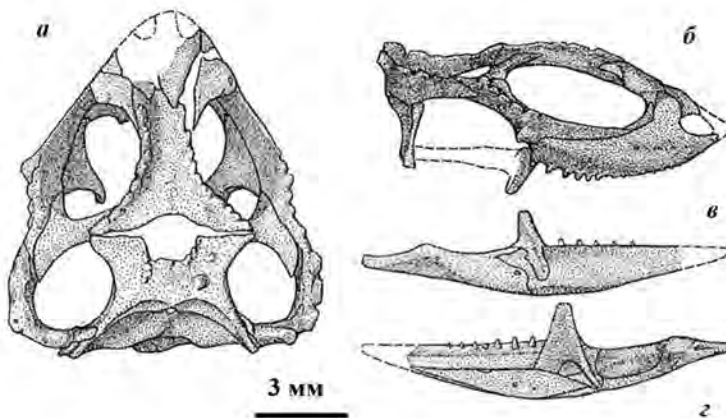


Рис. 97. Череп и нижняя челюсть *Phrynosomimus asper* Alifanov, 1996, Priscagamidae; голотип ПИН, № 3142/318 (Алифанов, 1996, рис. 4, е, б, в, 7, е, п; 2012б, рис. 62): а, б – череп сверху (а) и сбоку (б), в, г – правая ветвь нижней челюсти лабиально (в) и лингвально (г); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

З а м е ч а н и я. К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000) представили более полный, чем голотип, экз. IGM, № 3/81. Однако, судя по опубликованному изображению, этот образец не позволяет идентифицировать его точно до вида без дополнительного препарирования.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. IGM, № 3/81, череп (местонахождение Хульсан); экз. IGM, № 3/82, 83, фрагментарные черепа (Ухаа-Толгод); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Priscagamidae gen. indet.

Рис. 98

Paragaminae [sic; indet.]: Nesson, 1988, p. 478, pl. 17, fig. 14; Алифанов, 20126, с. 110.

М а т е р и а л. Фрагмент левой зубной кости с зубами (коллекция и номер образца не указаны); Узбекистан, центральные Кызылкумы, местонахождение Джаракудук; верхний мел, средний – верхний турон, биссектинская свита.

З а м е ч а н и я. Л.А. Несов (Nesson, 1988) предполагал, что данная находка принадлежит новой форме. Однако диагностических признаков по нему выявить не удалось из-за фрагментарности представленного образца.

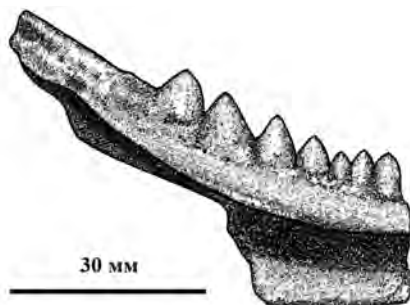


Рис. 98. Фрагмент левой зубной кости с зубами, лингвально Priscagamidae gen. indet.; номер образца не указан (по: Nesson, 1988, табл. 17, фиг. 14); Узбекистан, центральные Кызылкумы, местонахождение Джаракудук; верхний мел, средний – верхний турон, биссектинская свита.

Семейство Pleurodontagamidae Alifanov, 1996

Т и п о в о й р о д – Pleurodontagama Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Зубы зуперплевродонтные. Их основания заужены, а верхушки расширены и формируют низкие боковые вершинки (плечи) без разделительных фасеток. Нерегулярная сменность зубов сохраняется.

С о с т а в. Кроме типового, род Stenomastax Gao et Norell, 2000; поздний мел южной Монголии.

З а м е ч а н и я. Предполагаемые находки лобных костей плевродонтагамид из апт – альба Монголии (Алифанов, 2000) принадлежат семейству Temujiniidae (см. Temujiniidae gen. indet. 1).

Род **Pleurodontagama Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984**

Pleurodontagama Borsuk-Bialynicka, Moody, 1984, p. 62; Gao, Hou, 1995b, p. 75; 1996, p. 584; Алифанов, 2012б, с. 111.

Т и п о в о й в и д – *Pleurodontagama aenigmatodes Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984*; поздний мел южной Монголии и северного Китая.

Д и а г н о з. Череп длиной около 28 мм. Теменная кость узкая. На заглазничных костях медиальные отростки длиннее чешуйчатых. Ветви нижней челюсти тонкие. Лабиальный отросток венечных костей широкий. Зубные кости заметно изогнуты, почти в два раза длиннее постдентальной части нижней челюсти. Зубы низкие, по форме лопаткообразные с зауженными основаниями. В задней части ряда они отличаются по форме коронок и их ориентации. Прирастание к челюстным костям нерегулярное. На верхнечелюстных костях по 18, а на зубных по 24 зуба. Первые четыре верхнечелюстных зуба незначительно укрупненные.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Pleurodontagama aenigmatodes Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984

Рис. 56, к

Pleurodontagama aenigmatodes: Borsuk-Bialynicka, Moody, 1984, p. 63, pl. 15, fig. 2, pl. 18, fig. 4, pl. 19, fig. 3, 4; fig. 4, d, 5, b; Gao, Hou, 1995b, p. 75; 1996, p. 584; Алифанов, 2000, с. 84; 2012б, с. 111, рис. 63; Alifanov, 2000, p. 371.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-III/35, фрагментарный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгой-отская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел Центральной Азии.

З а м е ч а н и я. Находка фрагмента нижней челюсти данного вида указана (Gao, Hou, 1995b, 1996) с территории Китая (Внутренняя Монголия).

М а т е р и а л. Голотип.

Род ***Stenomastax Gao et Norell, 2000***

Stenomastax: Gao, Norell, 2000, p. 11; Алифанов, 2012б, с. 71.

Т и п о в о й в и д – *Stenomastax parva Gao et Norell, 2000*; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп широкий и уплощенный. Лобная кость узкая. В ее передней половине краевые остеодермальные выступы сливаются друг с другом. Роstralатеральные отростки теменных костей четко не выделены. Предлобные кости крупные, окципитально достигают уровня середины лобных костей. Заднелобные кости сохраняются и укрупнены. Контакт заглазничных костей с лобной и теменной костями, предположительно, не было. Меккелев канал закрыт щелевидно на протяжении передней трети его длины. Парартикулярные отростки крупные. Зубы кольшкovidные, немного уплощены апикально. Соседние зубы тесно сближены и гиперплевродонтные по прикреплению. Серия передних зубов увеличена в размерах. «Заклыкoвые» зубы постепенно увеличиваются окципитально. На верхнечелюстных костях 18–19, а на зубных костях более 20 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

***Ctenomastax parva* Gao et Norell, 2000**

Рис. 99

Ctenomastax parva: Gao, Norell, 2000, p. 11, fig. 3; Алифанов, 2012б, с. 71.

Г о л о т и п – IGM, № 3/16, неполный череп; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Зос; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел южной Монголии.

З а м е ч а н и я. Первоописание *Ctenomastax parva* Gao et Norell, 2000 составлено по образцам сравнительно плохой сохранности. Кроме этого, некоторые расхождения в характеристиках и изображениях образцов делают заключение о принадлежности их одному виду сомнительным. Сомнительна также связь *C. parva* с так называемыми «нонакродонтными» игуаниями, т. е. с *Iguanidae* s.l. или *Iguanomorpha*, поскольку диагностически значимые признаки не установлены. Возможные связи обсуждаемого вида с другими группами игуаний в первоописании представлены как предположительные.

Позднее обсуждаемый вид был рассмотрен в составе клады *Gobiguania* (наряду с *Temujinia* Gao et Norell, 2000, *Zapsosaurus* Gao et Norell, 2000 и *Anchaurosaurus* Gao et Hou, 1995), которая представлена как более продвинутая по сравнению с *Hopllocercidae* и *Phrynosomatidae* (Conrad, Norell, 2007), или в родстве с *Temujinia* как одна из ветвей игуаноморф (Conrad, 2008, фиг. 56, А). Нами вид ошибочно рассматривался в составе семейства *Temujiniidae* (Алифанов, 2012б). Ж. Готье и др. (Gauthier et al., 2012) допустили связь *Ctenomastax parva* Gao et Norell, 2000 с прискагамами.

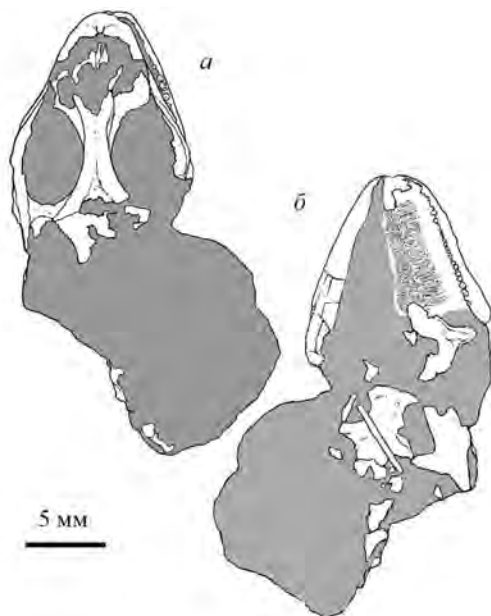


Рис. 99. Череп и нижняя челюсть *Ctenomastax parva* Gao et Norell, 2000, *Pleurodontagamidae*; голотип IGM, № 3/61 (по: Gao, Norell, 2000, фиг. 3, a, b): *a* – сверху, *б* – снизу; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Зос; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

В настоящей работе предполагается, что *Stenomastax parva* Gao et Norell, 2000 принадлежит семейству Pleurodontagamidae, в пользу чего свидетельствуют следующие признаки: наличие остеодермальной скульптуры, связь верхнечелюстных костей друг с другом позади предчелюстной кости, уплощение верхушек зубов, щелевидное смыкание зубной кости вокруг меккелева канала, крупный параартикулярный отросток. Судя по изображениям образца, для верхнечелюстных зубов устанавливаются конические зубы собственные прискагамам. Отпечатки нижнечелюстных зубов указывают на их колышковидное строение.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. MGI, № 3/62, фрагментарный череп; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Семейство Gladidenagamidae Alifanov, fam. nov.

Т и п о в о й р о д – *Gladidenagama* Alifanov, 1996; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Зубы гиперплевродонтные и уплощены лабиолингвально верхушечно и у основания. Гемиплевродонтия нерегулярная или отсутствует. Верхушки расширены и формируют низкие боковые вершинки (плечи) без разделительных фасеток. Сменность зубов утрачена.

С о с т а в. Кроме типового, роды: *Mimeosurus* Gilmore, 1943; *Pseudomimeosaurus* Alifanov, 2012; поздний мел южной Монголии.

Род Gladidenagama Alifanov, 1996

Gladidenagama: Алифанов, 1996, с. 116; 2012б, с. 111.

Т и п о в о й в и д – *Gladidenagama semiplena* Alifanov, 1996; поздний мел южной Монголии.

Д и а г н о з. Череп субтреугольный, длиной примерно 12 мм. Остеодермальная скульптура крупная. Носовые и верхнечелюстные кости контактируют латеральнее предчелюстной кости. Все кости неба очень широкие. Крыловидные кости контактируют с сошниками. Субдентальный гребень зубных костей очень широкий. Пластинчатые кости сильно редуцированы рострально, а зубные кости формируют замкнутый меккелев желобок. Зубы с уплощенными вершинками и зауженными основаниями. По высоте и ширине они незначительно увеличиваются окципитально. На верхнечелюстных и зубных костях примерно по 20 зубов. Клыкообразных зубов нет.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Gladidenagama semiplena Alifanov, 1996

Рис. 100; табл. XXVI, фиг. 3–5

Gladidenagama semiplena: Алифанов, 1996, с. 116, рис. 4, г, 5, г, 6, е, 7, и, т; 2000, с. 84; 2012б, с. 112, рис. 64; Alifanov, 2000, p. 371.

Г о л о т и п – ПИН, № 3142/319, фрагментарный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Голотип.

Род **Mimeosaurus Gilmore, 1943**

Mimeosaurus: Gilmore, 1943, p. 367; Estes, 1983a, p. 53; Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, p. 67; Gao, Hou, 1995b, p. 69; 1996, p. 58; Алифанов, 2012б, с. 112.

Т и п о в о й в и д – *Mimeosaurus crassus* Gilmore, 1943; поздний мел северо-восточного Китая, южной и центральной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной до 25 мм, широкий, с относительно короткой предглазничной частью. Вдоль орбитального края скуловых костей тянется цепь остеодермальных бугорков. Передние два зуба конические, из них второй заметно выделяется высотой и крупными размерами. Остальные зубы расположены плотно, увеличиваются окципитально по ширине оснований. Последние заужены слабо и достигают супра- и субдентальных гребней челюстных костей. На верхнечелюстных костях по 12–13, а на зубных костях по 12 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

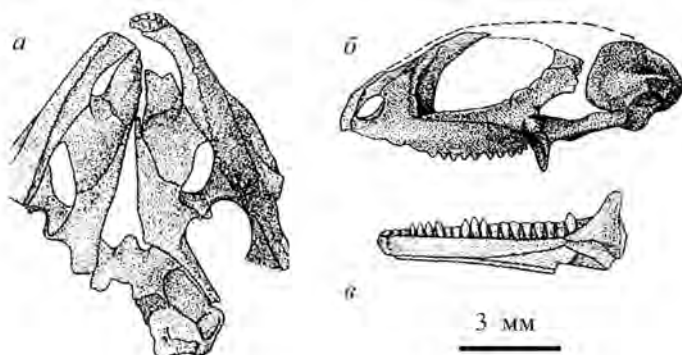


Рис. 100. Череп *Gladidenagama semiplena* Alifanov, 1996, *Gladidenagamidae* fam. nov.; голотип ПИН, № 3142/319 (Алифанов, 1996, рис. 5, г, 6, е, 7, т; 2012б, рис. 64); а, б – череп снизу (а) и сбоку (б), в – роstralная часть правой ветви нижней челюсти лингвально; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

***Mimeosaurus crassus* Gilmore, 1943**

Рис. 56, з, и

Mimeosaurus crassus: Gilmore, 1943, p. 367, fig. 6; Estes, 1983a, p. 53, fig. 10, f; Borsuk-Białynicka, Moody, 1984, p. 67, pl. 17, fig. 1–5, pl. 18, fig. 1, 2; fig. 3, b, 5, c; Gao, Hou, 1995b, p. 69, fig. 8, 9, d–h; 1996, p. 583, fig. 3, a, b; Gao, Norell, 2000, p. 32, fig. 9; Алифанов, 2000, с. 84; 2012б, с. 112, рис. 65; Alifanov, 2000, p. 371.

Г о л о т и п – AMNH, № 6655, левые верхнечелюстная и скуловая кости; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел северо-восточного Китая, южной и центральной Монголии.

З а м е ч а н и я. В первоописании *Mimeosaurus crassus* отнесен Ч. Гилмором (Gilmore, 1943) к семейству *Chamaeleonidae* на основании агамоподобной зубной системы, сочетающейся с развитием зернистой скульптуры на поверхности скуловой и верхнечелюстной костей. В работе также указано на 12 тесно посаженных верхнечелюстных зубов (из них два первых увеличены), субпрямоугольную форму верхнечелюстной кости и срастание последней со скуловой костью. До выделения таксона *Priscagamia* С. Муди (Moody, 1980) и Р. Эстес (Estes, 1983a) указали на возможность включения *M. crassus* в состав *Agamidae* s.l.

Данные о типовом образце обсуждаемого вида дополнены новыми находками из Баин-Дзака (Borsuk-Białynicka, Moody, 1984). Они показывают, что все зубы (в описании они характеризуются и как «цилиндрические», и «билатерально сжатые») прирастают к челюстной кости, основаниями достигают поперечного гребня, а клыкообразно увеличен только второй зуб.

Довольно полные находки черепов, идентичность которых с голотипом *Mimeosaurus crassus* Gilmore, 1943 доказывается только некоторыми признаками сходства (Gao, Norell, 2000) из-за их неполного препарирования, показывают ряд дополнительных деталей. Например, у экз. IGM, № 3/74 из местонахождения Зос обнаружена рудиментарная заднелобная кость. Вариативность размеров клыкообразных зубов авторы характеризуют как проявление полового диморфизма, но в диагнозе данной формы о клыкообразности передних максиллярных зубов также сообщается.

В «ревизованном» диагнозе *Mimeosaurus crassus* Gilmore, 1943 К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000) указывают на «сильно редуцированную предчелюстную кость» (неясно, что имеется в виду, поскольку на фотографиях образцов восходящий отросток этой кости обломан, а ее базальная часть выглядит небольшой, видимо, в силу небольшого размера образцов), короткие и субпрямоугольные верхнечелюстные кости, прямой (на самом деле дугообразный) короткий зубной ряд, с двумя отчетливо увеличенными и клыкообразными зубами (в реальности на образцах увеличен только один, второй, зуб), уплощенный лабиальный отросток венечных костей с вертикальным гребнем (обычен для представителей *Flaviagaminae*).

Фактически новый диагноз повторяет данные К. Гао и Л. Хоу (Gao, Hou, 1995b, 1996), переизучивших *Mimeosaurus crassus* Gilmore, 1943 по шести новым образцам из местонахождения Баян-Мандаху (Внутренняя Монголия, Китай). Однако плохая сохранность последних не позволяет установить даже число челюстных зубов. Тем не менее в тексте этих авторов говорится о внутривидовом полиморфизме на примере остеодермальной скульптуры, которая, в отличие от голотипа, на образцах из Китая выражена слабо или не выражена совсем. Нет у китайских образцов и отверстий на пластинчатых костях. При этом Гао и Хоу указывают на сходство зубов *M. crassus* из их сборов и современных агамид, что в свете данных, представленных М. Борсук-Бялыницкой и С. Муди (Borsuk-Białynicka, Moody, 1984), говорит о путанице в представлениях на прискагам. Не исключено, что при обсуждении *M. crassus* речь идет о двух разных формах, которые демонстрируют только поверхностное сходство. Например, среди

прискагамоидных ящериц сходство по небольшим размерам, а также по широкой и субтреугольной форме черепа проявляют *Phrynosomus asper* Alifanov, 1996 и *Gladidenagama semiplena* Alifanov, 1996, отличающихся прежде всего зубной системой, гетеродонтной в первом случае и анизодонтной во втором.

Объектом полемики для К. Гао и Л. Хой (Gao, Hou, 1995a, b) стал экз. ПИН, № 3143/102, описанный как *Mimeosaurus tugrikinensis* Alifanov, 1989, который, по их мнению, не отличается от *Mimeosaurus crassus* Gilmore, 1943. В частности, эти авторы ошибочно указывают на сходство двух форм по субпрямоугольной форме верхнечелюстных костей (выражено и у других видов прискагамий), срастанию их со скуловыми костями (в реальности шов между двумя костями четкий), а также по вертикальной ориентации лабиального отростка венечных костей (выражено у многих прискагамий). Нами эта проблема была подробно рассмотрена, в результате чего *M. tugrikinensis* был представлен в составе самостоятельного рода *Pseudomimeosaurus* Alifanov, 2012.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ZPAL, № MgR-II/40, правая верхнечелюстная кость; экз. ZPAL, № MgR-II/73, средняя часть левой ветви нижней челюсти (местонахождение Баин-Дзак); экз. IGM, № 3/74, № 3/75, черепа с нижними челюстями (Ухаа-Толгод); экз. IGM, № 3/76, череп с нижней челюстью (Зос); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтская (Баин-Дзак) и барунгойотская свита (Ухаа-Толгод, Зос).

Род *Pseudomimeosaurus* Alifanov, 2012

Pseudomimeosaurus: Алифанов, 2012б, с. 114, рис. 66.

Т и п о в о й в и д – *Mimeosaurus tugrikinensis* Alifanov, 1989; поздний мел центральной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной до 16–18 мм. Орбиты и верхние височные окна крупные. Медиальный отросток заглазничных костей длиннее чешуйчатого. Чешуйчатые кости массивные и несут остеодермальную скульптуру гранулярного или мелкощиткового типа, которая продолжается от латеральной поверхности скуловой кости в виде цепочки бугорков. Сошниковый отросток крыловидных костей длинный. Нижний край ветви нижней челюсти дугообразный. Пластинчатые кости окципитально пересекают уровень середины венечных костей, а рostrально до симфиза не доходят. Фланг субдентального гребня зубной кости утолщен в средней части. Зубы ромбовидные по форме. Их основания часто сливаются с челюстными костями и не имеют связи с субдентальным гребнем, отделяясь основанием от него на разную высоту (нерегулярная гемиплевродонтность). Зубы прилегают друг к другу неплотно и иногда имеют разный наклон и высоту, что, видимо, связано с асинхронным срастанием их с челюстными костями. Наиболее крупные зубы расположены в средней части ряда. Передние зубы чуть больше последующих, но не клыкообразные. На верхнечелюстных костях по 13–14, а на зубных костях по 14–15 и более зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Pseudomimeosaurus tugrikinensis (Alifanov, 1989)

Рис. 101

Mimeosaurus tugrikinensis: Алифанов, 1989б, стр. 78, рис. 2; 1996, рис. 6, ж, з, 7, з, с; Alifanov, 2000, с. 372; фиг. 18.3, а, б; Алифанов, 2012б, с. 114, рис. 66.

“*Mimeosaurus*” *tugrikinensis*: Алифанов, 2000, с. 84, рис. 38.

Г о л о т и п – ПИН, № 3143/102, фрагментарный череп; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. Первоначально *Pseudomimeosaurus tugrikinensis* (Alifanov, 1989) был описан (Алифанов, 1989б) как вид рода *Mimeosaurus* Gilmore, 1943. Однако его голотип демонстрирует достаточно четкие морфологические отличия от материалов по *Mimeosaurus crassus* Gilmore, 1943, представленных М. Борсук-Бялыницкой и С. Муди (Borsuk-Białynicka, Moody, 1984). Он, в частности, отличается уникальным сочетанием признаков: гемиплевродонтичностью, числом, формой и взаимоположением зубов, а также их укрупнением в средней части ряда. Это обстоятельство стало поводом для пересмотра первой точки зрения. *P. tugrikinensis* от *M. crassus* дополнительно отличается бóльшим числом, крупными размерами и ромбовидной формой зубов, а также отсутствием клыкообразной серии.

М а т е р и а л. Голотип.

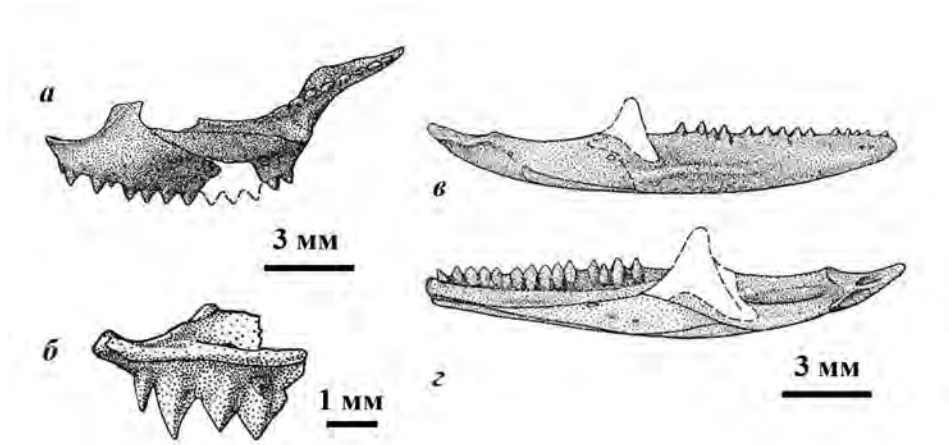


Рис. 101. Фрагмент черепа и нижняя челюсть *Pseudomimeosaurus tugrikinensis* (Alifanov, 1989), *Gladidenagamidae* fam. nov.; голотип ПИН, № 3143/102: а – верхнечелюстная и скуловые кости в сочленении лабиально, б – правая верхнечелюстная кость с зубами лингвально (Алифанов, 1989б, рис. 2, а), в – правая ветвь нижней челюсти лабиально, г – то же лингвально (Alifanov, 2000, фиг. 18.3, а, б; Алифанов, 2012б, рис. 66); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

ИНФРАОТРЯД AGAMOGNATHA ALIFANOV, 2000

Д и а г н о з. Остеодермальная скульптура костей крыши черепа отсутствует. Супраангулярный отросток зубных костей расположен дорсальнее переднего супраангулярного отверстия. Коронаидный отросток зубных костей обычно выражен и налегает на лабиальную поверхность венечных костей. Лабиальный отросток венечных костей отсутствует. Зигосфен-зигантрального сочленения нет.

С о с т а в. Микроотряды: Polyglyphanodontia Alifanov, 2000; поздний мел Северной Америки, Азии и Европы; Pachyglossa Cope, 1900; поздний мел Южной Америки, поздний мел – современность Азии; палеоген Северной Америки; палеоген – современность Европы; плейстоцен – современность Африки и Австралии.

МИКРОТРИАД POLYGLYPHANODONTIA ALIFANOV, 2000

Д и а г н о з. Лобные кости парные и формируют связь с верхнечелюстными костями. Небный комплекс платинотопалатинарный. Алярный отросток переднеушных костей развит. Зубы анизодонтные, субплевродонтные по прикреплению. Их основания всегда поперечно расширены. Верхнечелюстные зубы входят в промежуток между соседними зубами нижней челюсти. Тип замены игуанидный.

С о с т а в. Семейства: Polyglyphanodontidae Gilmore, 1942; альб – поздний мел Северной Америки, поздний мел Европы; Adamisauridae Sulimski, 1978; поздний мел Центральной Азии.

Семейство Adamisauridae Sulimski, 1978

Т и п о в о й р о д – Adamisaurus Sulimski, 1972; поздний мел Монголии и Китая.

Д и а г н о з. Все кости височных дуг уплощены дорсовентрально. Медиоокципитальный отросток чешуйчатых костей хорошо развит. Сошники контактируют с крыловидными костями. Ангулярный отросток зубных костей выражен. Зубы субконические, немногочисленные, не более восьми-девяти на верхнечелюстных костях. Задние зубы очень крупные, с увеличенными основаниями, которые вытянуты поперечно, что маскируется их луковичеобразной формой. Верхушки укрупненных зубов несут латерально расположенный бугорок или зубчик.

С о с т а в. Типовой род.

Род Adamisaurus Sulimski, 1972

Adamisaurus: Sulimski, 1972, p. 34; 1978, p. 44; Estes, 1983a, p. 78; Gao, Hou, 1996, p. 586; Алифанов, 2012б, с. 117.

Т и п о в о й в и д – Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972; поздний мел южной Монголии и северо-восточного Китая.

Д и а г н о з. Череп длиной до 25 мм. Теменное отверстие расположено на уровне лобно-теменного шва, но в поле теменной кости. Теменной отросток заднелобных костей выражен. Заднелобные и скуловые кости формируют контакт впереди заглазничных костей. Последние в состав глазниц не входят, а их медиальный отросток расположен окципитальнее латерального

отростка заднелобной кости. Лобно-теменной шов изогнутый. Скуловой отросток верхнечелюстных костей длинный и высокий. Восходящий отросток скуловых костей широкий. Постероventральный отросток этих же костей небольшой, он всегда короче восходящего. Латерально слезные кости тонкие. Заднелобные кости субтреугольные. Птеригоидный отросток наружнокрыло-видных костей узкий, а латероокципитальный – обширный. Мандибулярный фланг небных стержней высокий. Угловые кости окципитально широкие и вместе с ангулярными отростками зубных костей тянутся назад к уровню заднего супраангулярного отверстия. Аддукторные впадины обширные. Зубов на верхнечелюстных и зубных костях по семь. Ямки резорбции крупные, особенно на увеличенных зубах. Последний закладываемый зуб имеет нечетко выраженный латерально расположенный эмалевый гребень.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Adamisaurus magnidentatus Sulimski, 1972

Рис. 57, а–г; табл. XXVII, фиг. 1–5

Adamisaurus magnidentatus: Sulimski, 1972, p. 36, pl. IV; fig. 1, 2; 1978, p. 45, pl. 12, fig. 1–5, pl. 13, pl. 14; fig. 1–3; Estes, 1983a, p. 78, fig. 18, a–c, j; Gao, Hou, 1996, p. 586, fig. 4, c–f; Gao Norell, 2000, p. 53, fig. 15, 16; Alifanov, 2000, p. 376, fig. 18.6; Алифанов, 2000, рис. 36; 2012б, с. 117, рис. 68.

Г о л о т и п – ZPAL, № MgR-II/80, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел южной Монголии и северо-западного Китая.

З а м е ч а н и я. К. Гао и М. Норелл (Gao, Norell, 2000) отмечают «неточности» в описании *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972 у А. Сулимского (Sulimski, 1972, 1978), у которого, в частности, для данного вида указано наличие двух премаксиллярных зубов (по Гао и Нореллу, их пять-шесть; по нашим данным – четыре), расположение теменного отверстия на лобно-теменном шве (иногда одновременно оно находится в поле теменной кости и на уровне лобно-теменного шва), укороченность угловых костей и углового отростка зубных костей (в реальности они разрастаются назад до уровня заднего супраангулярного отверстия). Вместе с тем Гао и Л. Хоу (Gao, Hou, 1996) отмечают вариации строения окципитального отростка скуловой кости у данного вида на образцах из местонахождения Баян-Мандаху в Китае (Внутренняя Монголия).

К числу ранее не обсуждавшихся морфологических особенностей *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972 можно отнести вентральное смещение окципитального конца угловых костей и положение их роstralного конца на уровне предпоследнего зуба, наличие явного медиолатерального расширения части укрупненных зубов и латерального гребня у некоторых молодых зубов. На одном из образцов из коллекции ПИН РАН на каждой ветви нижней челюсти удается установить девять зубов и удлинненный окципитальный отросток скуловой кости. Морфологические вариации не исключают возможность выделения в роде более одного вида.

Р. Эстес (Estes, 1983a) отмечал у *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972 наличие септы автотомии на хвостовых позвонках.

В первоописании А. Сулимский допускал для *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972 роющий образ жизни, исходя из широкой и покатой носовой области черепа. С нашей точки зрения, для такого допущения морфологических данных нет. Сточенность верхушек наиболее крупных челюстных зубов, отмеченная у некоторых экземпляров данного вида, свидетельствует о замедленном ходе их смены и грубом корме.

Наши исследования образцов обсуждаемого вида из Монголии показывают, что вершины молодых зубов, которые лежат в ямке резорбции, несут четко выраженный медиальный выступ, или вторую вершинку. Эта вершинка может быть гомологизирована с медиальной вершинкой у видов семейства *Palyglyphanodontidae*.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ZPAL, № MgR-49, № MgR-II/50, неполные черепа (местонахождение Баин-Дзак); экз. IGM, № 3/116–№ 3/122, черепа разной степени сохранности (Тугрикийн-Ширэ); экз. ZPAL, № MgR-I/13, № MgR-I/42, черепа; экз. ZPAL, № MgR-I/35, фрагмент нижней челюсти (Нэмэгэту и Хульсан); экз. ZPAL, № MgR-III/1, № MgR-III/5, № MgR-III/14, № MgR-III/23–№ MgR-III/27, черепа разной степени сохранности; экз. ПИН, № 3142/353–№ 3142/356, черепа разной степени сохранности (Хермин-Цав); экз. IGM, № 3/96–№ 3/115, черепа разной степени сохранности (Ухаа-Толгод и ряд примыкающих обнажений); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтская (Баин-Дзак, Тугрикийн-Ширэ) и барунгойотская (Нэмэгэту, Хульсан, Хермин-Цав, Ухаа-Толгод) свиты.

МИКРООТРЯД RACHYGLOSSA COPE, 1900

Д и а г н о з. Лобные кости непарные. Заднелобные кости утрачены, а медиальный отросток заглазничных костей контактирует с осевыми костями крыши черепа. Тип неба диплоглоссопалатинарный. Алярный отросток переднеушных костей не развит. Пластинчатые кости часто редуцированы. Угловые кости расположены вентральнее пластинчатых костей и обычно пересекают рostrально уровень задней трети зубного ряда. Зубы частично или полностью лабиолингвально уплощены. Выражена тенденция к формированию анизодонтии, гетеродонтии и гемиплевродонтии.

С о с т а в. Семейства: *Isodontosauridae* Alifanov, 1993; поздний мел Центральной Азии и Южной Америки; *Changjiangosauridae* Hou, 1976; поздний палеоцен – ранний эоцен Центральной Азии; *Uromastycidae* Theobald, 1868; ранний эоцен Центральной Азии и Индостана, нижний олигоцен Европы, современность Южной Азии и Северной Африки; *Agamidae* Spix, 1825; поздний палеоцен – современность Азии, средний эоцен Северной Америки; эоцен – олигоцен Европы; плейстоцен – современность Европы, Африки и Австралии.

Семейство *Isodontosauridae* Alifanov, 1993

Т и п о в о й р о д – *Isodontosaurus* Gilmore, 1943; поздний мел южной Монголии и северного Китая.

Д и а г н о з. Пластинчатые кости крупные. Зубы эу- и гиперплевродонтные. По форме они лопаткообразные с узким и низким основанием и расширенной верхушкой. Последняя округлая по верхнему краю. В основании зубов ямки резорбции выражены. Замена зубов сохранялась.

С о с т а в. Кроме типового, роды: *Paraugomastux* Alifanov, 2004; поздний мел южной Монголии; *Gueragama* Simoes et al., 2015; поздний мел Южной Америки.

З а м е ч а н и я. Таксон сначала был установлен нами как подсемейство *Agamidae* s.l. (Alifanov, 1993), а затем как семейство, родственное современным *Uromastycidae* (Алифанов, 2000, 2004) и вымершим *Changjiangosauridae* (Алифанов, 2012б). Эта широко распространенная в мелу группа представляет собой базальных пахиглосс (рис. 40), близких к предкам остальных семейств этого микроотряда. О распространении изодонтозаврид свидетельствуют находки не только из позднего мела Монголии, но и Бразилии, что, с точки зрения палеозоогеографии ящериц, удивительно.

Род *Isodontosaurus* Gilmore, 1943

Isodontosaurus: Gilmore, 1943, p. 382; Gao, Hou, 1996, p. 591; Алифанов, 2012б, с. 123.

Т и п о в о й в и д – *Isodontosaurus gracilis* Gilmore, 1943; поздний мел южной Монголии и северо-восточного Китая.

Д и а г н о з. Длина черепа до 20 мм. Череп широкий. Глазницы относительно крупные. Наружнокрыловидные кости массивные. Ветви нижней челюсти высокие в средней части. Ангулярный отросток зубных костей скошен ростокрыловидно. Аддукторная яма небольшая. Зубы гиперплевродонтные по прикреплению. Их основания по высоте составляют почти половину высоты зуба. Верхняя кромка расширенных зубов округлая или притупленная. На зубных костях по 14–16 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Isodontosaurus gracilis Gilmore, 1943

Рис. 58, а–е; табл. XXVIII, фиг. 1, 2

Isodontosaurus gracilis: Gilmore, 1943, p. 382, fig. 21; Estes, 1983a, p. 192, fig. 53, d; Gao, Hou, 1996, p. 591, fig. 8, a–c; Gao, Norell, 2000, p. 40, fig. 12, 13; Alifanov, 1993, p. 10, fig. 1; 2000, p. 372, fig. 18.3, c, d; Алифанов, 2000, с. 81, рис. 35; 2012б, с. 123, рис. 69.

Г о л о т и п – AMNH, № 6647, фрагмент левой ветви нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел Центральной Азии.

З а м е ч а н и я. *Isodontosaurus gracilis* Gilmore, 1943 (Gao, Hou, 1995b, 1996) также указан из позднего мела Внутренней Монголии в Китае (Баян-Мандаху).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ZPAL, № MgR-II/39, фрагментарный череп (местонахождение Баин-Дзак); экз. IGM, № 3/84–№ 3/89, черепа разной полноты и сохранности (Ухаа-Толгод); экз. IGM, № 3/90, неполный

череп (Зос); экз. IGM, № 3/91–№ 3/94, черепа разной сохранности и полноты (Тугрикийн-Ширэ); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская (Баин-Дзак, Тугрикийн-Ширэ) и барунгойотская (Ухаа-Толгод, Зос) свиты.

Род **Parauromastyx Alifanov, 2004**

Parauromastyx: Алифанов, 2004, с. 89; 2012б, с. 123.

Т и п о в о й в и д – *Parauromastyx gilmorei* Alifanov, 2004; поздний мел центральной Монголии.

Д и а г н о з. Череп длиной 15 мм. Орбиты и верхние височные окна крупные. Рострально лобная кость почти в четыре раза уже ее теменного конца. Носовые кости очень небольшие. Между ними глубоко вклинивается восходящий отросток предчелюстной кости. Дорсальный отросток верхнечелюстных костей невысокий. Скуловые кости крупные и широкие. Вентральный выступ ветвей нижней челюсти сглаженный. Угловые кости окципитально достигают уровня нижнечелюстных мышцелков. Ангулярный отросток зубных костей отчетливый. Зубы эу- и гиперплевродонтные, увеличиваются рострокципитально. Их зауженное основание составляет почти половину высоты зуба. Верхушка большинства зубов имеет двухвершинное строение. На нижней челюсти дополнительная вершинка выражена ростральнее, а на верхней – окципитальнее основной. Апикальный край последних зубов округлый без дополнительных вершинок. На верхнечелюстных костях по 12–13, а на зубных костях по 13–14 зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

***Parauromastyx gilmorei* Alifanov, 2004**

Рис. 102; табл. XXVIII, фиг. 3, 4

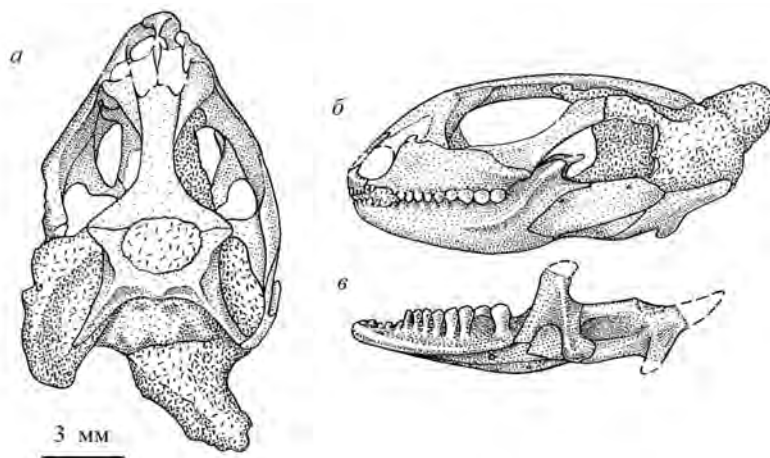


Рис. 102. Череп и нижняя челюсть *Parauromastyx gilmorei* Alifanov, 2004, Isodontosauridae; голотип ZPAL, № 5/301 (Алифанов, 2004, рис. 2, а–д; 2012б, рис. 70): а – череп сверху, б – то же сбоку, с левой ветвью нижней челюсти, в – правая ветвь нижней челюсти лингвально; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Parauromastyx gilmorei: Алифанов, 2004, с. 90, рис. 2; 2012б, с. 124, рис. 70.

Г о л о т и п – ZPAL, № 5/301, череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел центральной Монголии.

М а т е р и а л. Голотип.

Isodontosauridae gen. indet. 1

Рис. 103

Sauria indetermined: Gilmore, 1943, p. 383, fig. 22; Алифанов, 2012б, с. 124.

М а т е р и а л. Экз. AMNH, № 6656, правые верхнечелюстная и скуловая кости и фрагмент правой ветви нижней челюсти; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

З а м е ч а н и я. Представленный Ч. Гилмором (Gilmore, 1943) образец из ранних сборов Центральноазиатской экспедиции Американского музея естественной истории (Нью-Йорк) принадлежит форме, близкой к *Isodontosaurus* Gilmore, 1943, судя по уплощенным зубам с незначительно зауженным основанием, вентролатеральному смещению верхнечелюстных зубов по отношению к нижнечелюстным зубам и наличию заметного выступа угловых костей на ветвях нижней челюсти. От других видов семейства экземпляр отличается ланцетовидной формой зубов.

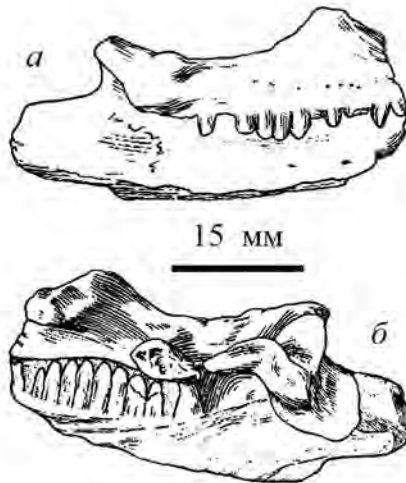


Рис. 103. Ростролатеральный фрагмент черепа и нижней челюсти *Isodontosauridae* gen. indet.; экз. AMNH, № 6656 (Gilmore, 1943, фиг. 22): *a* – лабиально, *б* – лингвально; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, нижний – средний кампан, джадохтский горизонт, джадохтская свита.

Isodontosauridae gen. indet. 2

Рис. 104

Undetermined lizards: Nessov, 1988, pl. 17, fig. 15; Алифанов, 2012б, с. 115.

М а т е р и а л. Фрагмент правой верхнечелюстной кости с зубами (коллекция и номер образца не указаны); Узбекистан, центральные Кызылкумы, местонахождение Джаракудук; верхний мел, средний – верхний турон, биссектинская свита.

З а м е ч а н и я. Определение основано на шпательевидной форме зубов, частично напоминающих зубы *Isodontosaurus gracilis* Gilmore, 1943 (*Isodontosauridae*).

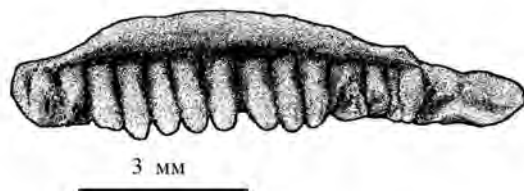


Рис. 104. Фрагмент правой верхнечелюстной кости *Pleurodontagamidae* gen. indet.; коллекция и номер образца не указаны (по: Nessov, 1988, табл. 17, фиг. 15); Узбекистан, центральные Кызылкумы, местонахождение Джаракудук; верхний мел, средний – верхний, турон, биссектинская свита.

Семейство *Changjiangosauridae* Hou, 1976

Т и п о в о й р о д – *Changjiangosaurus* Hou, 1976; поздний палеоцен Китая.

Д и а г н о з. Носовые отверстия крупные. Премаксиллярный отросток верхнечелюстных костей высокий и узкий при виде сбоку. Корonoидный отросток зубной кости высокий. Нижний край зубных костей не утолщен. Ветви нижней челюсти массивные, нередко формируют вентральный (угловой) выступ, иногда преобразованный в крупный отросток. Прикрепление нижнечелюстных зубов субплевродонтное. Клыкообразных зубов нет. Сменность утрачена. Верхняя часть зубов лопаткообразная. Передний край их узкого основания скошен сильнее заднего. Эмаль на зубах утолщена, иногда развита сильнее с внешней стороны на верхнечелюстных и с внутренней стороны на нижнечелюстных зубах.

С о с т а в. Подсемейства: *Changjiangosaurinae* Hou, 1976; поздний палеоцен – средний эоцен Центральной Азии; *Graminisaurinae* Alifanov, subfam. nov.; средний эоцен Монголии.

З а м е ч а н и я. В настоящей работе семейство разделено на два надсемейства: *Changjiangosaurinae* и *Graminisaurinae* subfam. nov. Обе группы отличны друг от друга строением зубов, уплощенных ретро-окципитально в основании в одном случае и расширенных лабио-лингвально в другом. Не исключено, что при поступлении более полных данных подсемейства могут быть разделены на семейства.

Подсемейство **Changjiangosaurinae** Hou, 1976

Д и а г н о з. Зубы многочисленные, относительно челюстной кости небольшие и расширены в основании ростроокципитально. Зубные кости и нижние челюсти в целом массивные. Их ангулярный выступ образован зубной и угловыми костями.

С о с т а в. Кроме типового, роды: Qianshanosaurus Hou, 1974, поздний палеоцен Китая; Streberidentat Li, 1991, средний эоцен Китая; Khaichinsaurus Alifanov, 2009; Lentisaurus Alifanov, 2009; средний эоцен Монголии.

Род **Khaichinsaurus Alifanov, 2009**

Khaichinsaurus: Алифанов, 2009, с. 71; 2012б, с. 120.

Т и п о в о й в и д – Khaichinsaurus reshetovi Alifanov, 2009; средний эоцен южной Монголии.

Д и а г н о з. Челюстные кости массивные, достигают 30 мм в длину. Медиальный край окципитального отростка верхнечелюстных костей скошен лигвально. Симфизная фасетка зубных костей вертикализована, фланг субдентального гребня очень высокий. На парных челюстных костях по 25 и 26 зубов, соответственно. Зубы тесно посажены. Уплощенная часть коронки значительно выше лингвального основания. Передние зубы на челюстях немного крупнее последующих. Три последних верхнечелюстных зуба крупнее предыдущих; в отличие от остальных, они негемиплевродонтные. Нижнечелюстные зубы второй половины ряда наклонены назад и изогнуты дугообразно.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Khaichinsaurus reshetovi Alifanov, 2009

Табл. XXIX, фиг. 1–7

Khaichinsaurus reshetovi: Алифанов, 2009, с. 71, табл. X, фиг. 1a–1з; 2012б, с. 120, табл. VII, фиг. 1–4.

Г о л о т и п – ПИН, № 3107/227, почти полные левые верхнечелюстная и зубная кости, фрагмент задней части правой надугловой кости; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3107/229, часть верхнечелюстной кости без зубов; экз. ПИН, № 3107/230–№ 3107/232, фрагменты зубных костей; типовое местонахождение.

Род **Lentisaurus Alifanov, 2009**

Lentisaurus: Алифанов, 2009, с. 72; 2012б, с. 120.

Т и п о в о й в и д – Lentisaurus giganteus Alifanov, 2009; средний эоцен южной Монголии.

Д и а г н о з. Длина верхнечелюстных костей более 40 мм. Носовые отверстия относительно крупные. Премаксиллярный отросток верхнечелюстных костей длиннее дорсального. Переход от дорсального отростка к премаксиллярному отростку угловатый. При виде сверху ось скулового

отростка верхнечелюстных костей отогнута латерально от оси самой кости на небольшой угол. Вершина супрадентального гребня расположена на уровне середины зубного ряда. Число верхнечелюстных зубов – 25–26. Гемиплевродонтия выражена и усилена на зубах, расположенных в средней части ряда. Базально все зубы расширены поперечно с увеличением расширения окципитально. Межзубных диастем нет. При виде сбоку зубы высокие и узкие. Лингвально основание зубов заужено, по высоте оно меньше верхушечной части.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Lentisaurus giganteus Alifanov, 2009

Табл. XXIX, фиг. 8–10

Lentisaurus giganteus: Алифанов, 2009, с. 73, табл. X, фиг. 2а–2в; 2012б, с. 121; табл. VII, фиг. 5–7.

Г о л о т и п – ПИН, № 3107/ 226, фрагмент левой верхнечелюстной кости; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. Судя по размерам верхнечелюстной кости, длина черепа у *Lentisaurus giganteus* Alifanov, 2009 могла достигать 10–12 см, что делает этот вид самым крупным в составе семейства *Changjiangosaurinae*. По большому числу и взаимной сближенности зубов, поперечному расширению их базальной части, незначительной лингвальной высоте оснований и общим крупным размерам, *L. giganteus* близок к упоминавшемуся выше *Khaichinsaurus reshetovi* Alifanov, 2009 и *Creberidentat henanensis* Li, 1991 из среднего эоцена Монголии и Китая (строение зубов у *Changjiangosaurus huananensis* Hou, 1976 достоверно не известно), соответственно.

М а т е р и а л. Голотип.

Подсемейство **Graminisaurinae** Alifanov, subfam. nov.

Т и п о в о й р о д – *Graminisaurus* Alifanov, 2009; средний эоцен Монголии.

Д и а г н о з. Зубы относительно немногочисленные (не более 13–15), их основания лабио-лингвально сжаты.

С о с т а в. Кроме типового, роды *Acrodontopsis* Alifanov, 2009; *Agamimus* Alifanov, 2009; *Graminisaurus* Alifanov, 2009; *Lavatisaurus* Alifanov, 2009; средний эоцен южной Монголии.

Род Graminisaurus Alifanov, 2009

Graminisaurus: Алифанов, 2009, с. 73; 2012б, с. 121.

Т и п о в о й в и д – *Graminisaurus interruptus* Alifanov, 2009; средний эоцен южной Монголии.

Д и а г н о з. Зубные кости вытянутые, длиной 18 мм. Их короноидный отросток широкий в основании. Фланг субдентального гребня примерно равен высоте зубов средней части ряда. На зубных костях по 13 сравнительно крупных зубов, которые постепенно увеличиваются по высоте и ростроок-

ципитальной ширине спереди назад. Плечи центральной вершинки широкие и симметричные. Основания зубов высокие и уплощены лабиолингвально. Три последних нижнечелюстных зуба примерно равны по высоте, но отличаются друг от друга увеличением продольной ширины их оснований.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Graminisaurus interruptus Alifanov, 2009

Табл. XXX, фиг. 1, 2

Graminisaurus interruptus: Алифанов, 2009, с. 74, табл. XI, фиг. 1а, 1б; 2012б, с. 121; табл. VIII, фиг. 1, 2.

Г о л о т и п – ПИН, № 3107/234, правая зубная кость; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Agamimus* Alifanov, 2009

Agamimus: Алифанов, 2009, с. 74; 2012б, с. 121.

Т и п о в о й в и д – *Agamimus gracilis* Alifanov, 2009; средний эоцен южной Монголии.

Д и а г н о з. Длина верхнечелюстных и зубных костей не более 10 мм. В области соединения супрадентального гребня и дорсального отростка верхнечелюстных костей сформирована глубокая выемка. Рострально зубные кости узкие. Фланг их субдентального гребня низкий на всем протяжении. Симфизная фасетка овальная, ее длинный диаметр ориентирован почти горизонтально. На зубных костях по 10 лабиолингвально уплощенных зубов. Зубы второй половины ряда заметно увеличиваются в размерах назад. Заостренная верхушка наиболее крупных зубов по высоте чуть меньше их оснований. Кроме нескольких передних, верхнечелюстные зубы гемиплевродонтные. Гемиплевродонтия усиливается в окципитальном направлении.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

***Agamimus gracilis* Alifanov, 2009**

Табл. XXX, фиг. 3, 4

Agamimus gracilis: Алифанов, 2009, с. 75, табл. XI, фиг. 2а, 2б; 2012б, с. 121; табл. VIII, фиг. 3, 4.

Г о л о т и п – ПИН, № 3107/280, правая зубная кость; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. *Agamimus gracilis* Alifanov, 2009 – одна из самых многочисленных форм ящериц в Хайчин-Уле II.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3107/276–№ 3107/279, верхнечелюстные кости; экз. ПИН, № 3107/281–№ 3107/306, фрагментарные и полные зубные кости; типовое местонахождение.

Род **Lavatisaurus Alifanov, 2009**

Lavatisaurus: Алифанов, 2009, с. 75; 2012б, с. 121.

Т и п о в о й в и д – *Lavatisaurus elegans* Alifanov, 2009; средний эоцен южной Монголии.

Д и а г н о з. Умеренно массивные зубные кости, которые в средней части превышают высоту зубов примерно в 2.5–3 раза. Длина зубной кости 14.5 мм. Фланг субдентального гребня по высоте заметно больше самых крупных зубов. На зубных костях по 10–11 увеличивающихся назад и полностью уплощенных лабиолингвально зубов с высокими лингвально выделенными основаниями. По переднему и заднему краям лингвальной стороны зубов сформированы валикообразные утолщения с образованием ограничивающих их желобков.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Lavatisaurus elegans Alifanov, 2009

Табл. XXX, фиг. 5, 6

Lavatisaurus elegans: Алифанов, 2009, с. 75, табл. XI, фиг. 3а, 3б; 2012б, с. 122; табл. VIII, фиг. 5, 6.

Г о л о т и п – ПИН, № 3107/257, левая зубная кость; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. Остатки *Lavatisaurus elegans* Alifanov, 2009 довольно многочисленны в Хайчин-Уле II на фоне других видов, кроме *Agamimus gracilis* Alifanov, 2009.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3107/252–№ 3107/256, № 3107/258–№ 3107/275, зубные кости; типовое местонахождение.

Род **Acrodontopsis Alifanov, 2009**

Acrodontopsis: Алифанов, 2009, с. 76; 2012б, с. 122.

Т и п о в о й в и д – *Acrodontopsis robustus* Alifanov, 2009; средний эоцен южной Монголии.

Д и а г н о з. Зубные кости массивные с высоким флангом субдентального гребня. В средней части зубного ряда по высоте они составляют 7 мм. В средней части они более чем в два раза выше зубов. На зубных костях по 11–12 невысоких, лабиолингвально уплощенных и постепенно увеличивающихся по высоте и ширине в окципитальном направлении зубов. Их лингвальное основание высокое и широкое. Плечи центральной вершинки асимметричные: переднее немного шире и ниже заднего. Лингвально по передней и задней кромкам зубов формируются эмалевые валики.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Acrodontopsis robustus Alifanov, 2009

Табл. XXX, фиг. 7, 8

Acrodontopsis robustus: Алифанов, 2009, с. 76, табл. XI, фиг. 4а, 4б; 2012б, с. 122; табл. VIII, фиг. 7, 8.

Г о л о т и п – ПИН, № 3107/246, правая зубная кость; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. *Acrodontopsis robustus* Alifanov, 2009 отличается исключительной массивностью зубных костей и большой высотой фланга субдентального гребня зубных костей. Судя по асимметричным плечам центральной вершинки, развитию широкого основания, валиков и желобков на лингвальной стороне зубов, этот вид близок к *Lavatisaurus elegans* Alifanov, 2009. Робустность указывает на жесткость используемого в пищу корма. Такой, возможно, была растительность.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3107/235–№ 3107/245, № 3107/247–№ 3107/251, фрагменты зубных костей; типовое местонахождение.

Graminisaurinae gen. indet. 1

Рис. 105 а, б

Uromastycidae gen. et sp. indet.: Averianov, Danilov, 1996, p. 740, fig. 1–6;
Changjiangosauridae gen. indet.: Алифанов, 2012б, с. 122.

М а т е р и а л. Экз. ZIN PH, № 1–№ 4/1, № 6/1, № 8/1, фрагменты зубных костей; Кыргызстан, Баткенская обл., Ляйлякский район, местонахождение Андарак 2; палеоген, ранний эоцен, нижний ипр, нижеалайский подгоризонт.

З а м е ч а н и я. Образец из Андарака 2 позволяет уверенно установить его принадлежность к пахиглоссам. Отсутствие гетеродонтии, сублевродонтии и наличие вытянутого и зауженного основания зубов характерны не для *Uromastycinae* (*Agamidae*), как было указано (Averianov, Danilov, 1996), а для *Changjiangosauridae*. По числу и размерам зубов данная форма принадлежит к *Graminisaurinae*. Возможно, она близка к *Graminisaurus* Alifanov, 2009.

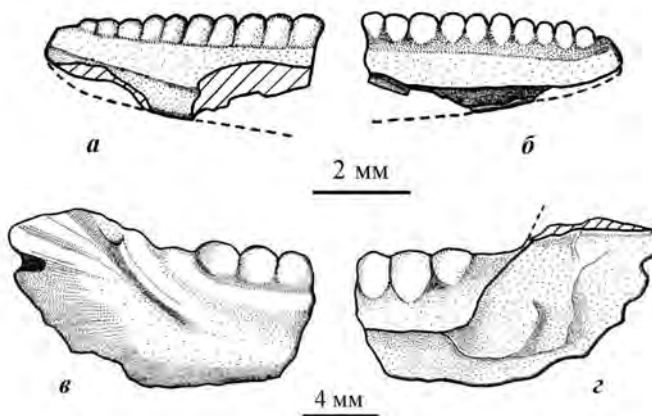


Рис. 105. Зубные кости *Graminisaurinae* gen. indet. 1: а, б – левая зубная кость (ZIN PH, № 1/1; Averianov, Danilov, 1996, фиг. 1 а, б) лабиально (а) и лингвально (б), в, г – фрагмент правой зубной кости с зубами (ZIN PH, № 2/1; Averianov, Danilov, 1996, фиг. 2 а, б) лабиально (а) и лингвально (б); Кыргызстан, Баткенская обл., Ляйлякский район, местонахождение Андарак 2; палеоген, ранний эоцен, нижний ипр, нижеалайский подгоризонт.

Graminisaurinae gen. indet. 2

Рис. 105 в, з

Agamidae subfam. gen. et sp. indet. 1: Averianov, Danilov, 1996, p. 745, fig. 2 a, b; Алифанов, 2012б, с. 128.

М а т е р и а л. Экз. ZIN РН, № 2/1, фрагмент правой зубной кости; Кыргызстан, Баткенская обл., Ляйлякский район, местонахождение Андарак 2; палеоген, ранний эоцен, нижний ипр, нижнеалайский подгоризонт.

З а м е ч а н и я. Находка представляет собой фрагмент зубной кости с тремя последними гемплевродонтными зубами, из которых предпоследний увеличен. Все зубы имеют суженное и немного асимметричное основание, как выявляется у других Graminisaurinae.

Graminisaurinae gen. indet. 3

Рис. 106

Agamidae subfam. gen. et sp. indet 2: Averianov, Danilov, 1996, p. 746, fig. 8; Алифанов, 2012б, с. 129.

Pachyglossa fam. indet.: Алифанов, 2012б, с. 129.

М а т е р и а л. Экз. ZIN РН, № 7/1, фрагмент правой зубной кости; Кыргызстан, Баткенская обл., Ляйлякский район, местонахождение Андарак 2; палеоген, ранний эоцен, нижний ипр, нижнеалайский подгоризонт.

З а м е ч а н и я. Данная форма необычна развитием воротничкового утолщения в основании сросшихся с зубной костью зубов. Судя по изображению, субплевродонтный тип прикрепления относительно крупных зубов допускает принадлежность этой формы к Graminisaurinae. Находка, возможно, принадлежит самостоятельному роду, судя по необычному шапочкообразному расположению эмалевого слоя, как показано на рис. 106.

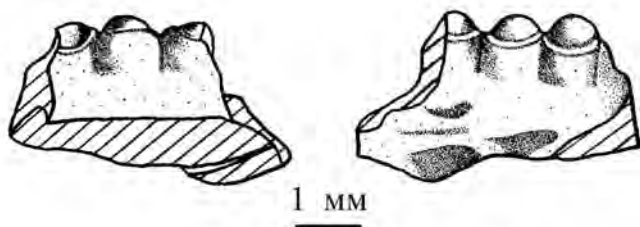


Рис. 106. Фрагмент правой зубной кости Graminisaurinae gen. indet. 3 лабиально (а) и лингвально (б), ZIN РН, № 7/1 (по: Averianov, Danilov, 1996, фиг. 8 а, б); Кыргызстан, Баткенская обл., Ляйлякский район, местонахождение Андарак 2; палеоген, ранний эоцен, нижний ипр, нижнеалайский подгоризонт.

Семейство Uromastycidae Theobald, 1868

Т и п о в о й р о д – Uromastyx Merrem, 1820.

Д и а г н о з. Корonoидный отросток зубных костей высокий. Нижняя кромка зубных костей не утолщена. Гетеродонтия и гемиплевродонтия отчетливо развиты. Клыковидные зубы на верхнечелюстных костях отсутствуют. Нижнечелюстные «клыки» всегда сформированы, по высоте небольшие. Остальные зубы разделены на пре- и постнатальную серии. Контуры основания этих зубов V- или Y-образный.

С о с т а в. Кроме типового, роды: *Pseudotinosaurus* Alifanov, 1991; средний эоцен Монголии, Китая; ранний эоцен Индии; *Indiagama* Rana et al., 2013; ранний эоцен Индии *Brevidensilacerta* Li, 1991; средний эоцен Китая; *Mergenagama* Gao et Dashzeveg, 1999; *Talosaurus* Gao et Dashzeveg, 1999; *Zephyrosauriodon* Gao et Dashzeveg, 2000; средний эоцен Монголии; *Palaeochamaeleo* De Stefano, 1903; ранний олигоцен Франции.

Род ***Pseudotinosaurus* Alifanov, 1991**

Pseudotinosaurus: Алифанов, 1991, с. 115; 2012б, с. 126.

Т и п о в о й в и д – *Tinosaurus asiaticus* Gilmore, 1943; средний эоцен южной Монголии и северо-восточного Китая.

Д и а г н о з. На зубных костях по три «клыка». Всегда сохраняется пять-шесть очень маленьких «предкоренных» зубов. В «коренной» серии семь-восемь зубов, которые увеличиваются в окципитальном направлении, а их сходящиеся края немного перекрывают друг друга. Плечи центральной вершинки несимметричные, переднее из них шире и ниже заднего. Верхнечелюстные зубы массивнее нижнечелюстных.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового, вид *Pseudotinosaurus ascriptivus* Alifanov, 1991; средний эоцен южной Монголии.

***Pseudotinosaurus asiaticus* (Gilmore, 1943)**

Рис. 58, з; табл. XXXI, фиг. 1–3

Tinosaurus asiaticus: Gilmore, 1943, p. 366, fig. 5; Estes, 1983a, p. 54, fig. 10, d.

Pseudotinosaurus asiaticus: Алифанов, 1991, с. 115, рис. 1; 2000, рис. 34, а–в; 2012б, с. 126, рис. 71, а–в.

Г о л о т и п – AMNH, № 6717, фрагмент правой зубной кости с зубами; местонахождение Чимни-Бат-Кворри, Внутренняя Монголия, Китай; формация Улан-Ширэ, средний эоцен.

Д и а г н о з. Зубные кости достигают 20 мм в длину. Зубы относительно небольшие. В предкоренной серии основания первых трех зубов заужены заметнее, чем у других. По отношению к линии зубного края зубы расположены под прямым углом.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний эоцен южной Монголии и северного Китая.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3107/214–№ 3107/219, зубные и верхнечелюстные кости; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

З а м е ч а н и я. Описанный Ч. Гилмором (Gilmore, 1943) *Tinosaurus asiaticus* Gilmore, 1943 нами отнесен к отдельному роду (Алифанов, 1991) в силу его существенных отличий от типового и других видов рода *Tinosaurus* Leidy, 1872, заключенных, главным образом, в зауженном основании зубов и в несимметричном расположении их дополнительных вершинок. Сумма этих признаков позволяет определить обсуждаемый вид представителем семейства *Uromastycidae*. с *Pseudotinosaurus asiaticus* (Gilmore, 1943) сходен с *Vastanagama susani* Prasad et Bajrai, 2008 из формации Вастан в Индии (Prasad, Bajrai, 2008) по наличию трех клыкообразных зубов и широкому флангу субдентального гребня.

***Pseudotinosaurus ascriptivus* Alifanov, 1991**

Табл. XXXI, фиг. 4

Pseudotinosaurus ascriptivus: Алифанов, 1991, с. 118, рис. 2; 2000, рис. 34, б; 2012б, с. 127, рис. 71, г.

Г о л о т и п – ПИН, № 4382/1, зубные кости; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Д и а г н о з. Зубные кости достигают 13–15 мм в длину. Зубы относительно зубной кости крупные. Основания заклыковых зубов хорошо выделены. По отношению к линии зубного ряда они немного наклонены окципитально.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3107/220, верхнечелюстная кость; типовое местонахождение.

Род *Zephyrosauriodion* Gao et Dashzeveg, 2000

Zephyrosauriodion: Gao, Dashzeveg, 2000, p. 467.

Zephyrosaurus: Gao, Dashzeveg, 1999, p. 328; Алифанов, 2012б, с. 127.

Т и п о в о й в и д – *Zephyrosaurus hypsochorosus* Gao et Dashzeveg, 1999; средний эоцен восточной Монголии.

Д и а г н о з. Зубные кости достигают 15 мм в длину. Они слабо расширяются окципитально. Субдентальный гребень высокий. На ветвях нижней челюсти развито по два небольших клыковидных зуба. Из них второй крупнее первого. Центральная вершинка заклыковых зубов притупленная. Асимметричность плечей центральной вершинки выражена неотчетливо. В «коренной» серии семь зубов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

***Zephyrosauriodion hypsochorosus* (Gao et Dashzeveg, 1999)**

Рис. 107

Zephyrosaurus hypsochorosus: Gao, Dashzeveg, 1999, p. 328, fig. 2, 3; Алифанов, 2012б.

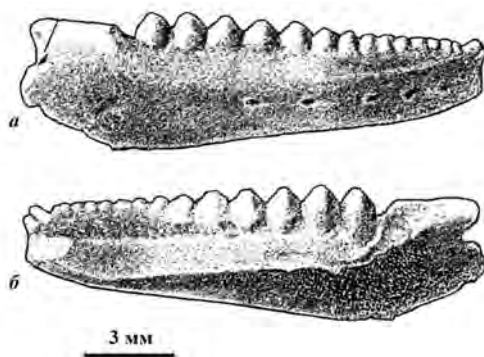


Рис. 107. Правая зубная кость (голотип PSS, № 41/107; по: Gao, Dashzeveg, 1999, фиг. 2) *Zephyrosauriodion hypsochorosus* (Gao et Dashzeveg, 1999), Uromastycidae: *a* – лабиально, *б* – лингвально; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; средний эоцен, свита не определена.

Г о л о т и п – PSS, № 41/107, правая зубная кость; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген, Монголия; средний эоцен, свита не определена.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. Вид близок к *Pseudotinosaurus* Alifanov, 1991. А.О. Аверьянов и И.Г. Данилов (Averianov, Danilov, 1996) не исключают конгенеричности *Pseudotinosaurus* Alifanov, 1991 и *Zephyrosauroidion* Gao et Dashzeveg, 2000.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. PSS, № 41/91–№ 41/103, фрагменты верхнечелюстных костей; экз. PSS, № 41/104, передняя часть правой зубной кости; экз. PSS, № 41/105, фрагмент левой зубной кости; типовое местонахождение.

Род *Talosaurus* Gao et Dashzeveg, 1999

Talosaurus: Gao, Dashzeveg, 1999, p. 330; Алифанов, 2012б, с. 127.

Т и п о в о й в и д – *Talosaurus tribolosus* Gao et Dashzeveg, 1999; средний эоцен восточной Монголии.

Д и а г н о з. Зубы «коренной» серии (около 1 мм в высоту) трехвершинные. Центральная вершинка высокая и широкая в основании. Передняя дополнительная вершинка шире и ниже задней.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Talosaurus tribolosus Gao et Dashzeveg, 1999

Рис. 108

Talosaurus tribolosus: Gao, Dashzeveg, 1999, p. 330, fig. 4; Алифанов, 2012б, с. 128.

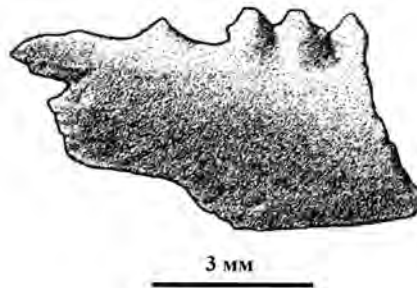


Рис. 108. Фрагмент правой зубной кости лингвально *Talosaurus tribolosus* Gao et Dashzeveg, 1999 лабиально, Uromastycidae; голотип PSS, № 41/106 (по: Gao, Dashzeveg, 1999, фиг. 4); Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; средний эоцен, свита не определена.

Г о л о т и п – PSS, № 41/106, фрагмент правой зубной кости с зубами; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; средний эоцен, свита не определена.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. Небольшой размер не исключает принадлежность *Talosaurus tribolosus* Gao et Dashzeveg, 1999 ювенильной форме.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. PSS, № 41/107, фрагмент правой верхнечелюстной кости; экз. PSS, № 41/108, фрагмент левой верхнечелюстной кости; типовое местонахождение.

Род *Mergenagama* Gao et Dashzeveg, 1999

Mergenagama: Gao, Dashzeveg, 1999, p. 331; Алифанов, 2012б, с. 128.

Т и п о в о й в и д – *Mergenagama paurosa* Gao et Dashzeveg, 1999; средний эоцен восточной Монголии.

Д и а г н о з. Зубные кости до 2.5 мм в высоту, их субдентальный гребень низкий, а короноидный отросток очень высокий. Последние три зуба увеличены. По прикреплению они субплевродонтные. Зубы имеют ромбовидную форму, слабо асимметричны. Плечи центральной вершинки расположены на уровне середины высоты зуба.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Mergenagama paurosa Gao et Dashzeveg, 1999

Рис. 109

Mergenagama paurosa: Gao, Dashzeveg, 1999, p. 331, fig. 5; Алифанов, 2012б, с. 128.

Г о л о т и п – PSS, № 41/109, фрагмент левой зубной кости с зубами; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; средний эоцен, свита не определена.

Д и а г н о з. Вид монотипичного рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. По ассиметричным боковым вершинкам зубов вид близок к *Pseudotinosaurus* Alifanov, 1991, *Zephyrosauroidion* Gao et Dashzeveg, 2000 и *Talosaurus* Gao et Dashzeveg, 1999. Последнего зуба нет. Видимо, голотип принадлежал молодой особи.

М а т е р и а л. Голотип.

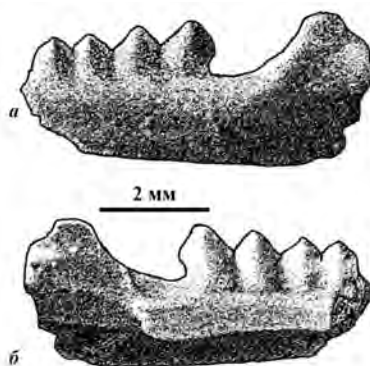


Рис. 109. Фрагмент левой зубной кости *Mergenagama paurosa* Gao et Dashzeveg, 1999: *a* – лабиально, *б* – лингвально; голотип – PSS, № 41/109 (по: Gao, Dashzeveg, 1999, фиг. 5); Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Мерген; средний эоцен, свита не определена.

Uromastycidae gen. indet.

Рис. 110

Agamidae subfam. gen. et sp. indet. 1: Averianov, Danilov, 1996, p. 745, fig. 7; Алифанов, 2012б, с. 128.

М а т е р и а л. Экз. ZIN РН, № 5/1, фрагмент правой зубной кости с зубами; Кыргызстан, Баткенская обл., Ляйлякский район, местонахождение Андарак 2; палеоген, ранний эоцен, нижний ипр, нижеалайский подгоризонт

З а м е ч а н и я. В первоописании (Averianov, Danilov, 1996) указано на сходство данного образца с некоторыми видами 'Tinosaurus', исходя из трехвершинности, рострального наклона зубов и фасеток, отделяющих дополнительные вершинки от основной. По высокому короноидному отростку зубных костей и слабой гемиплевродонтии находка может принадлежать семейству Uromastycidae.

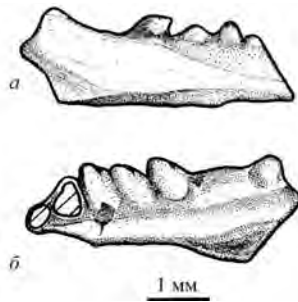


Рис. 110. Uromastycidae indet.; фрагмент правой зубной кости с зубами; экз. ZIN РН, № 5/1 (Averianov, Danilov, 1996, с. 745, фиг. 7): *a* – лабиально, *б* – лингвально; Кыргызстан, Баткенская обл., Ляйлякский район, местонахождение Андарак 2; палеоген, ранний эоцен, нижний ипр, нижеалайский подгоризонт.

Семейство Agamidae Spix, 1825

Т и п о в о й р о д – *Agama* Daudin, 1802.

Д и а г н о з. Короноидный отросток зубных костей низкий. Гемиплевродонтия выражена регулярно. Верхнечелюстные зубы клыковидной серии всегда сформированы. Остальные постнатальные зубы гемиплевродонтные и разделены на пре- и постнатальную серии. Основания зубов имеет U-образный контур. Их верхушка нередко рассечена на три вершинки: центральной и двух добавочных.

С о с т а в. Подсемейства: *Leiolepidinae* Fitzinger, 1843; поздний палеоцен – современность Центральной Азии, современность Юго-Восточной Азии и Австралии; *Agaminae* Spix, 1825; плейстоцен – современность Австралии, миоцен – современность Африки; олигоцен – современность Европы; эоцен Северной Америки; средний эоцен – современность Азии.

Подсемейство Leiolepidinae Fitzinger, 1843

Т и п о в о й р о д – *Leiolepis* Cuvier, 1829.

Д и а г н о з. Эпиотическое отверстие мозговой капсулы не выражено. Нижний край зубной кости не имеет утолщения. Зубы всегда трехвершинные.

С о с т а в. Кроме типового, роды: *Anhuisaurus* Hou, 1974; поздний палеоцен Китая; *Suratagama* Rana et al., 2013; ранний эоцен Индостана; '*Tinosaurus*' Leidy, 1872; поздний палеоцен – ранний олигоцен Центральной Азии, средний эоцен Северной Америки и эоцен Европы.

'*Tinosaurus*' postremus Averianov, 2000

Рис. 111

Tinosaurus postremus: Averianov, 2000, p. 459, fig. 1–3; Алифанов, 2012б, с. 129, рис. 72.

Г о л о т и п – ZIN PH, № 1/9, фрагмент левой зубной кости; южный Казахстан, Чимкентская область, местонахождение Джилга 1; верхний палеоцен – нижний эоцен, свита не определена.

Д и а г н о з. Зубы широкие ростоокципитально, тесно сближены. Боковые вершинки «предкоренных» зубов выражены в виде плеч. «Коренные» зубы отчетливо трехвершинные, достигают 0,5 мм в высоту. Фасеток стирания на зубной кости нет.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Типовое местонахождение.

З а м е ч а н и я. По относительно крупным боковым (ростоокципитальным) вершинкам и отсутствию фасеток стирания на зубных костях '*Tinosaurus*' *postremus* Averianov, 2000 сходен с *T. doumuensis* Hou, 1974. Отсутствие отчетливых вершинок на зубах предкоренной серии отмечается, кроме *T. postremus*, у *T. yuanquensis* (Li, 1991b).

М а т е р и а л. Голотип.

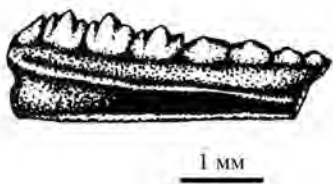


Рис. 111. Фрагмент левой зубной кости лингвально '*Tinosaurus*' *postremus* Averianov, 2000, Agamidae; голотип ZIN PH, № 1/9 (Averianov, 2000, фиг. 2; Алифанов, 2012б, рис. 72); южный Казахстан, Чимкентская область, местонахождение Джилга 1; верхний палеоцен – нижний палеоцен, свита не определена.

'*Tinosaurus*' sp.

Табл. XXXI, фиг. 4

Leiolepis sp.: Алифанов, 2000, рис. 39, ж; Алифанов, 2012б, с. 129.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 3107/225; фрагмент правой зубной кости; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

З а м е ч а н и я. Данный образец строением заклыковых зубов практически не отличается, в том числе и размерами, от современного *Leiolepis belliana*, чем обусловлено его первое определение – *Leiolepis* sp. с учетом того, что современный вид достоверно не установлен в ископаемом состоянии, данная находка переопределена к роду *Tinosaurus* Leidy, 1872, о проблематичности которого говорилось выше.

Leiolepidinae gen. et sp. nov.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 4758/3, левая зубная кость с зубами; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Сайр; верхний палеоцен, свита наран, пачка жигден.

З а м е ч а н и я. Находка принадлежит миниатюрной ящерице, для которой характерен высокий короноидный отросток зубной кости, отсутствие утолщения нижнего края зубной кости, узкий фланг субдентального гребня, семь клыкообразных зубов, восемь заклыковых зубов и четыре зуба пренатальной серии. Заклыковые зубы имеют трехвершинное строение. Филогенетически последняя форма наиболее близка *Anhuisaurus huainanensis* Ноу, 1974 из позднего палеоцена Китая. Их сближает большое число клыкообразных зубов, трехвершинность, немногочисленность зубов пренатальной серии, сужение их оснований и ряд других признаков, в том числе небольшие размеры последнего зуба пренатальной серии.

Глава IV

Ассоциации ящериц Центральной Азии: возраст, состав и этапы формирования

В главе реконструированы этапы эволюции ящериц на территории Центральной Азии. Тема имеет хронологический характер, в силу чего не может обойтись без обсуждения возраста вмещающих ископаемые остатки отложений, особенно из внутриконтинентальных пород мела, датирование которых уступает по разработанности и доказательности палеогену. В связи с этим здесь рассмотрены ключевые, с точки зрения истории фаун, таксоны птицетазовых динозавров, обитавших на территории Центральной Азии в меловое время, а также обсуждены особенности фаунистических изменений в эволюции ящериц, которые проявляются через анализ составов юрских, меловых и палеогеновых ассоциаций. Ряд справочных и более подробных сведений по местонахождениям с указанием на ключевые ископаемые формы приведен в «Приложении 1».

К вопросу о стратиграфии мела Монголии и Центральной Азии

Основа стратиграфической схемы континентального мела Центральной Азии сложилась в результате изучения разрезов западной, южной и юго-восточной частей Монголии. Здесь на относительно небольшой территории представлены отложения разного возраста, содержащие богатые органические остатки, в том числе разнообразных позвоночных. Эта особенность выделяет Монголию среди других регионов, где полнота разрезов и находки наземных тетрапод более скудны.

В формировании стратиграфической схемы большую роль сыграли исследования монгольских, польских и советских геологов, которые выделили и охарактеризовали серию геологических свит и формаций. Учитывая традиционные затруднения в определении возраста внутриконтинентальных отложений, действующая картина приобрела современный вид сравнительно поздно: в 80-х годах прошлого столетия. Однако противоречий на многие ключевые вопросы она не преодолела.

Как ни странно, палеогерпетология, сыгравшая большую роль в привлечении внимания к стратиграфии верхнего мела Монголии, для решения самих этих проблем оказалась задействована сравнительно слабо. Современный массив данных ситуацию существенно не меняет, хотя его потенциал дает возможность детализировать сложившуюся к настоящему времени общую схему. Кроме этого, он уже не позволяет ограничиться только территорией Монголии, направляя исследования в сторону межрегиональной корреляции.

Н и ж н и й м е л. В настоящий момент для нижнего мела Монголии стратиграфическая схема принята в виде трех последовательных костеносных горизонтов (цаганцабского, шинэхудукского, хухтыкского), получивших название по выделенным в Монголии свитам (иногда формаций:

Khand et al., 2000) и взятых за основу для биостратиграфического расчленения в виде соответствующих разделов («Age»: Jerzykiewicz, Russell, 1991; «фаунохроны» позвоночных: Lucas, 2006). Долгое время датирование горизонтов носило предварительный характер, в результате чего их границы «растягивали» на значительные интервалы и даже целиком на ранний мел. Накопление палеонтологических материалов позволило переопределить возраст границ указанных горизонтов.

Заслуживает внимания попытка межрегиональной корреляции для раннего мела Центральной Азии, представленная С. Лукасом и Дж. Эстепом (Lucas, Estep, 1998; Lucas, 2006). Эти авторы, как и их предшественники, приняли опыт стратиграфического расчленения нижнего мела Монголии в качестве основы, а также попытались учесть предшествующую дискуссию о правильности сложившейся схемы. Ключевое значение в их интерпретации приобрели данные о пситтакозавридах (Psittacosauridae), эндемичной для раннего мела Азии группы рогатых динозавров (Ceratopsia), известной, кроме Монголии, в Китае, России, Японии и Таиланде. При этом удалось отметить отсутствие пситтакозаврид несомненно неокомского возраста, что стимулировало предположение о более узком интервале времени их обитания («зона Psittacosaurus»): его нижняя граница была совмещена с границей баррема и готерива. Одновременно последние авторы отказались от шинэхудукского фаунохрона, объединив его с цаганцабским (рис. 112).

Возраст	Горизонты (Shuvalov, 2000)	Фаунохроны (Lucas, 2006)	Фауны (настоящая работа)
Альб	Хухтыкский	Хухтыкский	Хухтыкская
Апт			Шинэхудукская
Баррем	Шинэхудукский	Цаганцабский	Цаганцабская
Готерив			
Валанжин	Цаганцабский		
Берриас			

Рис. 112. Варианты стратиграфического (биостратиграфического) членения нижнего (раннего) мела Монголии по разным авторам.

Положенные в основу нововведений данные, с нашей точки зрения, получают некоторое независимое подтверждение. О том, что рогатые динозавры заняли доминирующие позиции лишь в мелу, а не раньше, показывают находки, предположительно, титонского возраста в Забайкалье. Они указывают

на доминирование в это время орнитопод из группы *Hypsilophodontia* (Алифанов, Савельев, 2014, 2016а, б). Редкие остатки динозавров из неокома представляют не пситтакозаврид (Алифанов, 2012ж; рис. 113), а родственных им *Chaoyangsauridae* Zhao, 1983 (*Chaoyangsaurus youngi* Zhao et al., 1999 и *Xuanhuacerators niei* Zhao et al., 2006). Время существования последней группы удалось уточнить после пересмотра возраста формации Тученцзы в Китае (Ляонин), откуда происходит типовой род обсуждаемого семейства. Ныне эта формация датируется базальным неокомом (Swisher et al., 2002), а не поздней юрой, как указано в первоописаниях двух названных представителей семейства.

В общей картине практически не учтен комплекс постхухтыкских тетрапод, который конкретно в Монголии не представлен. В Центральной Азии в целом он обнаружен только в нижней части ходжакульской свиты (поздний альб) на территории Узбекистана (Несов, 1985, 1995, 1997). Отложения свиты не включают остатки характерного для раннего мела *Psittacosaurus*. с учетом этих обстоятельств возрастной диапазон считавшегося терминальным для раннего мела хухтыкского горизонта, видимо, не может включать вторую половину альба.

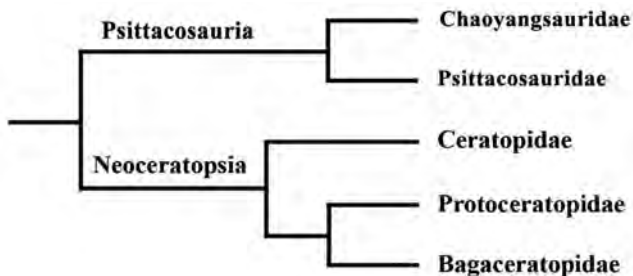


Рис. 113. Основные подгруппы рогатых динозавров (Ceratopsia) и их родственные связи (по: Алифанов, 2012ж, рис. 113, а).

Отказ от сопоставления низов цаганцабского горизонта со всем неокомом также вряд ли справедлив, в том числе потому, что противоречит абсолютной датировке отложений цаганцабской свиты (119–139 млн. лет: Shuvalov, 2000), которая прямо указывает на вторую половину неокома. Кроме этого, нам не кажется оправданным исключение из рассмотрения шинэхудукской фауны тетрапод (Lucas, Estep, 1998; Lucas, 2006) из-за отсутствия сколь-нибудь ясной аргументации.

В е р х н и й м е л. Стратиграфическая схема континентального верхнего мела Монголии, как и нижнего мела, может претендовать на положение эталонной для всей Центральной Азии в силу отмеченной выше уникальной в рамках всего континента и даже мира полноты разрезов и обширности палеонтологических данных (прежде всего в отношении наземных позвоночных). Здесь установлены и приняты к широкому применению следующие свиты (снизу вверх): баинширэнская, джадохтская, барунгойотская и нэмэгэтинская. Ранее выделенная сайншандинская свита не содержит данных по позвоночным. Возможно, она эквивалентна баинширэнской свите

(Shuvalov, 2000). Граница барунгойотской и нэмэгэтинской свит прослежена в одном разрезе, что позволяет повысить точность их корреляции.

На современном этапе разные авторы и исследовательские школы согласны с указанной последовательностью, но по-разному оценивают возраст границ каждого названного стратона и соответствующей ему фауны. Например, в отличие от польских, советские стратиграфы объединяют джадохтскую и барунгойотскую свиты в одну (рис. 114). Попытку найти компромисс и представить верхний мел Монголии единообразно предпринял Р. Барсболд (1983), который одним из первых предложил выделить серию горизонтов (сайншандинский, баинширэнский, джадохтский и нэмэгэтинский). Однако эта схема также требует определенных уточнений с учетом новых данных – в первую очередь, по ископаемым пресмыкающимся. Более подробно проблемы возраста и последовательность верхнемеловых стратонов Монголии и Центральной Азии в целом обсуждены нами ниже.

Замечания о рогатых и утконосых динозаврах Центральной Азии

Попытки сопоставить Монголию и прилегающие к ней страны для уточнения времени существования ископаемых герпетофаун проводились ранее (например, Рождественский, 1971, 1974; Lucas, Estep, 1998; Lucas, 2006; Averianov, Sues, 2012). С нашей точки зрения, наиболее ценными для анализа являются данные по птицетазовым, или растительноядным, динозаврам (Алифанов, 2014в). Представители этой группы чутко реагировали на перемену обстановок, отвечая на них изменением состава. Причина этого, видимо, заключена в биологии группы, а точнее, в рационе ее представителей, основу которого, как принято считать, составляли растения. Именно разнообразие последних оказалось, в первую очередь, зависимо от изменения внешних условий. На этом фоне данные по другим группам тетрапод, включая, например, хищных динозавров или ящериц, не столь информативны, хотя могут иметь важное вспомогательное значение для обсуждения ряда проблем.

Среди птицетазовых динозавров наибольшее разнообразие проявляют настоящие рогатые (*Neoceratopsia*) и утконосые (*Hadrosauridae*) динозавры. При этом важен адекватный взгляд на эволюцию этих групп. Его картина, полученная посредством кладистического метода анализа, в силу исключительной запутанности, итоговых филогенетических схем не дает. По указанным причинам текущий раздел представляется необходимым.

Р о г а т ы е д и н о з а в р ы (*Neoceratopsia*). О значении цератопсий для оценки возраста и стратиграфии меловых отложений Центральной Азии свидетельствует общеизвестный факт широкого распространения *Psittacosauria* в течение большей части раннего мела, о чем говорилось выше. В позднем мелу разнообразие рогатых динозавров формируют продвинутые по строению черепа *Neoceratopsia*. Они представлены семействами *Bagaceratopidae*, *Protoceratopidae* (*Protoceratopsidae*; о написании названия этого и последующего семейства см.: Алифанов, 2012ж, с. 251) и *Ceratopidae* (*Ceratopsidae*).

ВОЗРАСТ	Kielan-Jaworowska, 1974	Gradziński et al., 1977	Osmólska, 1980	Shuvalov, 2000	Jerzykiewicz, 2000
Маастрихт			Формация нэмэгт	Нэмэгэтинская свита	
		Формация нэмэгт			Формация нэмэгт
Кампан	Формация нэмэгт	Формация барунгойот	Формация барунгойот	Барунгойотская свита	Формация барунгойот
		Формация джадохта	Формация джадохта		Формация джадохта
	Формация барунгойот	Формация джадохта			
Сантон					
Коньяк	Формация джадохта			Байнширэинская свита	Формация байн-ширэ
Турон					
Сеноман					

Рис. 114. Верхнемеловые стратоны южной и юго-восточной Монголии и некоторые примеры их датирования разными авторами.

В рамках кладистического метода определения родства для неоцератопсий признано только семейство Ceratorpidae, объявленное продвинутой (crown) группой, тогда как Protoceratopidae и Bagaceratopidae квалифицированы стволовыми (stem) группами или парафилетическими таксонами (Sereno, 2000; Xu et al., 2002; You, Dodson, 2004; Makovicky, Norell, 2006). Иначе говоря, только часть представителей последних двух семейств является сестринской кладой по отношению к Ceratorpidae. В качестве такой предлагается связка или центральноазиатских Protoceratops Gregory et Granger, 1923 (*P. andrewsi*; рис. 115, а, б) и Bagaceratops Maryanska et

Osmolska, 1975 (Makovicky, 2001; Xu et al., 2002; Makovicky, Norell, 2006), иногда *Graciliceratops* Sereno, 2000 (Sereno, 2000; Chinnery, 2004), или североамериканских *Leptoceratops* Brown, 1914 и *Montanoceratops* Brown et Schlaikjer, 1942 (You, Dodson, 2004).

Впечатление о несоответствии кладистической интерпретации родственных связей неoceratopsий данным морфологии (Алифанов, 2003, 2008, 2012ж) сложилось у нас в связи с появлением и развитием представлений о семействе *Bagaceratopidae*. Как оказалось, последние показывают устойчивый во времени собственный морфологический тип и сравнительно высокое таксономическое разнообразие. Наибольшая часть видов багацератопид в настоящее время описана из барунгойотской свиты южной Монголии (*Bagaceratops* Maryanska et Osmolska, 1975; *Breviceratops* Kurzanov, 1990; *Gobiceratops* Alifanov, 2009; *Lamaceratops* Alifanov, 2003; *Platyceratops* Alifanov, 2003; рис. 115, в, з). Семейство также было распространено в центральной Монголии, где остатки его представителей встречены в джадохтской свите (Терещенко, 2001, 2007; Терещенко, Алифанов, 2003). В Китае (Внутренняя Монголия) данная группа известна из формации Баян-Мандаху (*Bagaceratops* sp.: Dong, Currie, 1993; *Magnirostris*: You, Dong, 2003). О присутствии багацератопид в Северной Америке свидетельствуют находки отдельных верхнечелюстных зубов, характерных для представителей семейства, из формации Милк-Ривер (сантон–кампан) в Канаде (Алифанов, 2003; 2012ж). Кроме Северной Америки, обсуждаемая группа отмечена в сантоне Венгрии (*Ajkaceratops*: Osi et al., 2010). Данный факт указывает на древнее происхождение и довольно сложную зоогеографическую историю багацератопид.

Судя по строению черепа и осевого скелета, *Bagaceratopidae*, несомненно, близки к *Protoceratopidae* (рис. 115). Филогенетическая связь двух групп установлена по контакту носовых и верхнечелюстных костей, наличию крупных нижних височных окон, короткой постквадратной части чешуйчатых костей, отсутствию связи квадратноскуловых и чешуйчатых костей. Наиболее яркий и специфический общий признак черепа у представителей двух групп – относительно крупные предглазничные депрессии. Ряд признаков формировался независимо, как, например, выход носовых костей к краю глазниц, укорочение лобных костей, увеличение и фенестрация воротника и др. Еще два признака – вытянутые остистый отросток хвостовых позвонков и гемальные дужки – делают хвост у представителей двух групп высоким и сильно уплощенным, видимо, обеспечивающим способность к факультативному плаванию. Перечисленные особенности отсутствуют у пситтакозавров и представителей рогатых динозавров семейства *Ceratopidae*.

Наиболее яркие отличия *Bagaceratopidae* от *Protoceratopidae* заключены в формировании у первых непарной носовой кости с небольшим или заметным отростком (собственно рогом) и дополнительных, но неизвестных у других рогатых динозавров, субнариальных окон (рис. 115, в).

Более известные *Protoceratopsidae*, кроме мела Центральной Азии, установлены также в раннем мелу Северной Америки и в позднем мелу Европы (Lindgren et al., 2007; Farke et al., 2014). О древности семейства свидетельствует *Yinlong downsii* Xu et al., 2016 из поздней юры Китая. В первоописании последний вид осторожно рассмотрен за рамками *Ceratopsia* (Xu et al., 2006),

несмотря на то, что обладает типичным для группы набором краниологических признаков (в том числе развитием предорбитальной депрессии), отличаясь от позднемеловых форм рядом архаичных черт, например, коротким затылочным «воротником».

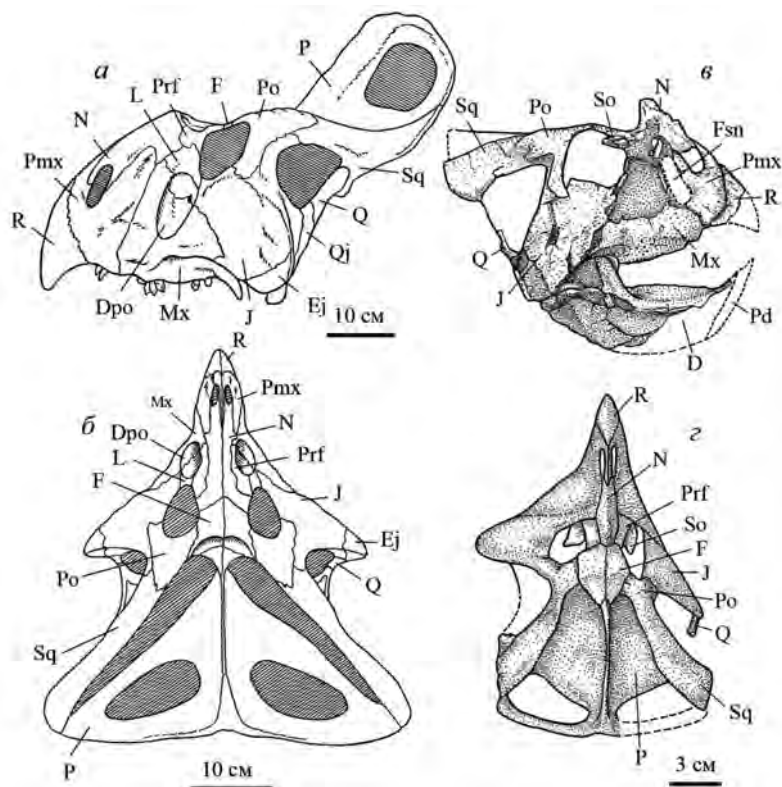


Рис. 115. Некоторые представители характерных для позднего мела Центральной Азии рогатых динозавров семейств Protoceratopidae (а, б) и Bagaceratopidae (в, г): а, б – реконструкция черепа (по: Рождественский, 1965, рис. 1, 2) *Protoceratops andrewsi* Gregory et Granger, 1923 латерально (а) и дорсально (б); поздний мел центральной Монголии; в, г – реконструкция черепа (по: Алифанов, 2003, рис. 2, а, 3, в) *Platyceratops tatarinovi* Alifanov, 2003 латерально (в) и дорсально (г); поздний мел южной Монголии.

Область первичного распространения предков всех трех групп нецератпсий загадочна. Имеющиеся древнейшие находки не исключают Азию из числа исходной для них территории. Открытие туронского представителя Ceratopidae (*Turanoceratops tardabilis* Nessov et Kaznyshkina, 1989) в Узбекистане ложится в канву этой гипотезы (Несов и др., 1989). Находки Ceratopidae в апте на западе (штаты Нью-Мексико, Айдахо и Юта) и, предположительно, в альбе на востоке (Мэрилэнд) США (Chinnery, Weischampel, 1998) не противоречат азиатской гипотезе происхождения нецератопсий при допущении проникновения группы в Северную Америку через Берингийский мост еще в апте (обычно говорится про альб-сеноманский интервал) или занижения возраста некоторых раннемеловых находок в Северной Америке.

ВОЗРАСТ	СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ (свиты, серии, формации, пакки)		ТАКСОНЫ NEOCERATOPSIA	ДОМИНАНТНЫЕ ГРУППЫ
Маастрихт				
	Каканавутская (Р)		?Ceratopidae indet.	
	Удурчуканская (Р)			
Кампан	Нэмэгэтинская (М)			Bagaceratopidae
	Барунгойотская (М)		Bagaceratopidae: Bagaceratops, Breviceratops, Lamaceratops, Platyceratops, Gobiceratops; Protoceratopidae indet.	
	Джадохтская	Баян-Мандаху (К)	Bagaceratopidae: Magnirostris; Protoceratopidae: Protoceratops hellenicorhinus	Protoceratopidae (Protoceratopinae)
		Тугрикхийн-Ширэ (М)	Protoceratopidae: Protoceratops andrewsi	
		Баян-Дзак (М)	Bagaceratopidae indet.; Protoceratopidae: Protoceratops andrewsi, Bainoceratops	
	Ванши	Удан-Сайр (М)	Protoceratopidae: Protoceratops, Udanoceratops	Ceratopidae, Protoceratopidae (Leptoceratopinae)
		Ванши (К)	Ceratopidae: Sinoceratops; Protoceratopidae: Zhuchengceratops	
Сантоп	Джабхалантская (М)		Protoceratopidae: Yamaceratops	
Коньяк	Ширэгийн-Гашунская (М)		Protoceratopidae: Graciliceratops	
Турон	Биссектинская (У)		Ceratopidae: Turanoceratops	
Сеноман				

Рис. 116. Рогатые динозавры в позднем мелу Центральной Азии. Пунктиром разделены предположительно одновозрастные стратоналы.

Л.А. Несов (1995) допускал наличие в Азии этапа доминирования протоцератопид, который, по его мнению, пришелся на альб и сеноман (для этого интервала установлено несколько видов сомнительной таксономической валидности). С нашей точки зрения, речь может идти о таком этапе. Однако, по нашим данным, он сложился в Центральной Азии в течение среднего кампана (рис. 116). Это ключевой для биостратиграфических построений факт, который в ранних исследованиях упущен. Процветанию неоцератопсий предшествует умеренное докампанское разнообразие *Protoceratopidae*. В течение этого времени группа существовала в виде представителей подсемейства *Lertoceratopinae* (отличаются отсутствием надскуловых костей, коротким и обычно нефенестрированным воротником, низким остистым отростком позвонков и другими признаками). На нэмэгэтинско-барунгойотской границе в Центральной Азии семейства *Protoceratopidae* и *Bagaceratopidae* вымерли.

Судя по фрагменту зуба из маастрихта Чукотки (Godefroit et al., 2009), самые поздние представители рогатых динозавров на территории Азии относятся к семейству *Ceratopidae*. Не исключено, что последняя группа в указанное время появилась здесь вторично в результате инвазии из Северной Америки, где во второй половине кампана и маастрихта произошла ее бурная радиация.

Утконосые динозавры (*Nadrosauridae*). Для решения проблем биостратиграфии верхнего мела континентальной Азии исключительный интерес представляют данные по утконосым динозаврам (*Nadrosauridae*). Это крупное семейство характерно для позднего мела Европы, Северной Америки, Азии, Южной Америки и Антарктиды. В юре и раннем мелу появлению гадрозаврид предшествовало формирование разнообразия других групп птиценогих динозавров (*Ornithopoda*), некоторые из которых дожили до конца мела. В конце раннего мела положение доминант перешло к близким родственникам и филогенетическим предшественникам гадрозаврид – семейству *Iguanodontidae* (*Iguanodontia*), история которых в силу краткости проявления на территории Центральной Азии для настоящей работы оказывается незначительной.

В основе многих современных реконструкций биологии гадрозаврид лежит попытка их формального сравнения с копытными млекопитающими на основании некоторых общих сходств: стирания верхнего края зубов, тенденции к формированию крупных размеров (нередко до 10–12 м в длину) и стад (Weishampel, Horner, 1990; Horner et al., 2004). Для представителей группы предполагается питание листьями и плодами низкорослых наземных растений, а также способность к миграциям. Однако открытие гадрозаврид сопровождалось предположением для них амфибиотического образа жизни, что, видимо, близко к истине из-за уплощенного с боков (за счет длинных гемальных дужек и высокого остистого отростка позвонков) хвоста.

В современных работах гадрозаврид чаще всего представляют монофилетическим таксоном, хотя мнение об их дифилии также выдвигалось (Horner, 1992). В составе семейства обычно выделяют два подсемейства: *Nadrosaurinae* и *Lambeosaurinae*. Некоторые специалисты используют семейственные ранги для последних таксонов на том основании, что оба они довольно разнообразны в родо-видовом отношении и были широко расселены географически.

Заметим, что каждое подсемейство гадрозаврид стабильно существовало в течение длительного времени и имело особое географическое распространение. Например, несомненные лямбеозаврины обитали только в Азии и Северной Америке, а гадрозаврины – также в Европе, Южной Америке и Антарктиде. Такое распространение подсемейств противоречит гипотезе азиатского происхождения всего семейства (Milner, Norman, 1984), хотя оно не исключено для лямбеозаврин (Godefroit et al., 2003, 2004). Происхождение гадрозаврин, видимо, связано с Северной Америкой, откуда они расселились в Европу, Южную Америку и Центральную Азию. Последняя территория стала обширной ареной эволюции сразу двух подсемейств, в отличие от Европы и Южной Америки.

Разнообразие гадрозаврид столь велико, что в составе их подсемейств удается выявить немалое число группировок родов, иногда объединяемых под неформальными наименованиями, например: «брахилофозавры», «критозавры», «завролофы», «цингаозавры», «гипакрозавры», «коритозавры» и «паразавролофы» (Prieto-Márquez, 2010). Если в основу классификации семейства положить немногие особенности строения черепа, на котором выявляется отчетливый тренд на преобразование костей лобно-носовой области, то появляется возможность для создания ряда новых филогенетических заключений.

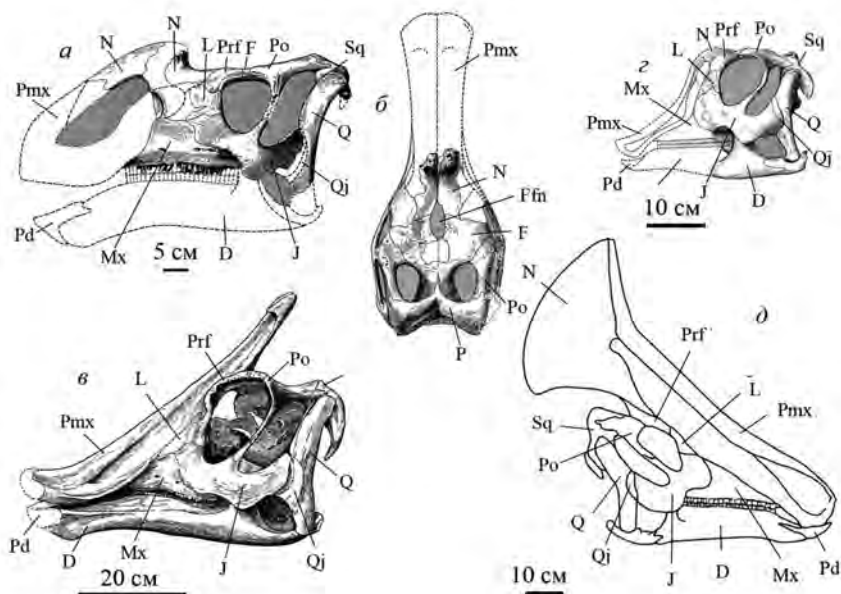


Рис. 117. Некоторые представители утконосых динозавров Центральной Азии: *a, б* – реконструкция черепа (Рождественский, 1968, рис. 7, 8) «аралозавра» *Aralosaurus tuberiferus* Rozhdestvensky, 1968 сбоку (*a*) и сверху (*б*); поздний мел Казахстана; *в* – реконструкция черепа сбоку «завролофа» *Saurolophus angustirostris* Rozhdestvensky, 1952 (по: Рождественский, 1965, рис. 4, часть); поздний мел Монголии; *з* – реконструкция черепа сбоку «хенеозавра» *Kazaklambia convincens* Rozhdestvensky, 1968 (по: Рождественский, 1968, рис. 13); поздний мел Казахстана; *д* – реконструкция черепа «гипакрозавра» *Olorotitan arkharensis* Godefroit et al., 2003 сбоку (по: Алифанов, 2012ж, рис. 138); поздний мел России.

У гадрозаврин (рис. 117, *а–в*) обычно разрастаются предчелюстные кости, которые рострально становятся широкими и уплощенными. В составе этой группы выделяют «аралозавров», характеризующихся развитием лобно-носовой фонтанели: азиатские *Vactrosaurus* Gilmore, 1933; *Aralosaurus* Rozhdestvensky, 1968 (рис. 117, *а, б*); *Levnesovia* Sues et Averianov, 2009; *Batyrosaurus* Godefroit et al., 2012; возможно, *Gilmoreosaurus* Gilmore, 1933; североамериканский *Lophorothon* Langston, 1960.

Отметим, что в коллекции Палеонтологического института есть экземпляр небольшого «аралозавра» (ПИН, № 3458/5) с очень маленькой фонтанелью. Этот факт не вписывается в представление о крупном размере обсуждаемого отверстия у ювенильных особей. Наличие лобно-носовой фонтанели выражено также у рогатых динозавров семейства *Ceratopidae* (у них отверстие иногда полностью закрывается дополнительной костной перемычкой носовых и лобных костей, а не обрамляющими фонтанель краями этих же костей). В ряде кладистических работ «аралозавры» признаны не только базальными гадрозавридами, или гадрозавроидами (Sues, Averianov, 2009), но и базальными лямбеозавринами (Godefroit et al., 2004). Иногда часть обсуждаемой группы относят к гадрозавроидеям наряду с продвинутыми игуанодонтиями (Prieto-Márquez, 2010). Относительно недавно «аралозавры» были выделены в особую трибу (Prieto-Márquez et al., 2013) с включением в нее европейского рода *Canardia* Prieto-Márquez et al., 2013.

«Эдмонтозавры» отличаются от «аралозавров» отсутствием фонтанели, а «брахилофозавры» («критозавры») – формированием горбовидного выступа в носовой области черепа. У других групп гадрозаврин формируется направленный назад супракраниальный гребень носовых костей. Он небольшой у «прозавролофов» и удлиненный у «завролофов». Кроме окципитального разрастания этого гребня, у последних происходит миниатюризация и разделение лобных костей (Maryńska, Osmólska, 1981, фиг. 2). Не исключено, что изоляция лобных костей друг от друга у «завролофов» – результат наличия на исходной эволюционной стадии этой группы лобно-носовой фонтанели, как у «аралозавров».

В целом гадрозаврины предстают в виде пяти условно выделяемых подгрупп (рис. 118).

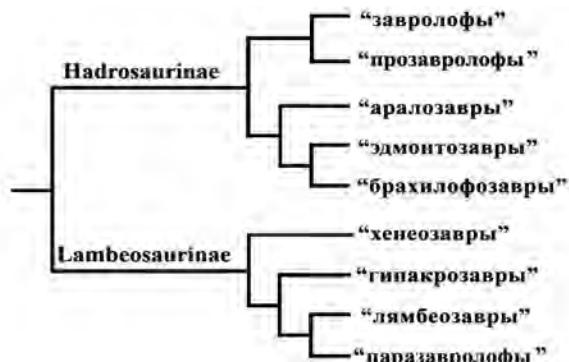


Рис. 118. Основные подгруппы утконосых динозавров (Hadrosauridae) и реконструкция их родственных связей.

Для ламбеозаврин ситуация с выделением подгрупп неформального типа выглядит несколько проще. У этих утконосых динозавров окципитальное разрастание предчелюстных костей происходит вместе с формированием крупной носовой полости.

Наиболее архаичными ламбеозавринами являются «хенеозавры», у которых супракраниальный гребень имеет зачаточный характер (рис. 117, *з*). Последние в Азии выделены в самостоятельные таксоны, тогда как в Северной Америке носители данного морфотипа считаются молодыми экземплярами других видов. К «хенеозаврам» более всего близки «гипакрозавры» с развитым супракраниальным гребнем (рис. 117, *д*). В составе ламбеозаврин удастся выделить также «лямбеозавров» и «паразавролофов». Представители последних отличаются от других ламбеозаврин утратой взаимосвязи носовых костей. Сами «лямбеозавры» и «паразавролофы» обладают супракраниальным гребнем разной формы.

Пожалуй, самый важный и неучтенный прежде для биостратиграфических построений факт, который выявлен при изучении гадрозаврид, – этапный ход становления их разнообразия на территории Центральной Азии (рис. 119). Он указывает на первоначальное распространение «аралозавров», которых на следующей стадии сменяют «хенеозавры» и «гипакрозавры». Еще одно событие – распространение в конце кампана «завролофов». Оно произошло до начала доминирования «гипакрозавров» в маастрихте.

Позднемеловые фауны тетрапод Центральной Азии

О наземных тетраподах Центральной Азии позднего мела часто узнают через их наиболее полные комплексы. Значение имеют и характерные для них группы. В качестве основных мы можем выделить серию фаун из Монголии и ряда прилегающих стран, последовательность которых охватывает значительную часть позднего мела. Ниже дана краткая характеристика этих фаун с учетом данных по открытым в Центральной Азии рогатым и утконосым динозаврам.

Б и с с е к т и н с к а я ф а у н а. Известна по находкам из биссектинской свиты Узбекистана (местонахождение Джаракудук). Свита врезана в морские отложения, поэтому она – единственный центральноазиатский позднемеловой стратон, датирование которого (средний и поздний турон) вызывает наименьшие сомнения (рис. 120). По возрасту к биссектинской близка жиркиндекская свита (поздний турон – ранний коньяк) Казахстана, на которой согласно залегает бостобинская свита в местонахождении Тюлькили (Kordikova et al., 2001). Среди биссектинских динозавров представлены архаичные неоцератопсии (*Turanoceratops tardabilis* Nessov et Kaznyshkina, 1989; Ceratopidae) и гадрозавриды (*Levnesovia transoxiana* Sues et Averianov, 2009; «аралозавр»).

Б а и н ш и р э н с к а я ф а у н а. В настоящее время именно эта фауна считается наиболее ранней для позднего мела Монголии. Сомнение вызывает ее датировка, иногда растянутая на всю первую половину позднего мела.

ВОЗРАСТ	СВИТЫ, СЕРИИ, ФОРМАЦИИ	ПОДСЕМЕЙСТВА И РОДЫ HADROSAURIDAE	ДОМИНАНТНЫЕ ГРУППЫ
Маастрихт	Юйляизны (К)	Hadrosaurinae: Wulagasaurus ; Lambeosaurinae: Charonosaurus, Sahaliyania	«брахилофозавры»
	Удурчуканская (Р)	Hadrosaurinae: Kundurosaurus, Kerberosaurus ; Lambeosaurinae: Olorotitan, Arkharavia, Amurosaurus	«гипакрозавры» «завролофы»
Кампан	Нэмэгтэинская (М)	Hadrosaurinae: Saurolophus ; Lambeosaurinae: Barsboldia	«завролофы» «хенеозавры»
	Барунгойотская (М)		
	Джадохтская (М)	Hadrosaurinae: Plesiohadros	«эдмонтозавры»
	Ванши (К)	Hadrosaurinae: Shantungosaurus, Huaxiaosaurus ; Lambeosaurinae: Tsintaosaurus	«эдмонтозавры» «гипакрозавры»
Сантон	Нижняя часть краснойяркоковой (Р)	Lambeosaurinae: Nipponosaurus	«хенеозавры»
	Сюсюкская (К)	Lambeosaurinae: Jaxartosaurus, Kazaklambia ('Procheneosaurus' convincens)	
	Бостобинская (Кз)	Hadrosaurinae: Aralosaurus, Batyrosaurus	«аралозавры»
Баниширэнинская (М)	Hadrosaurinae: 'Arstanosaurus', Gilmoresaurus		
Коньяк	Ирэн-Дабасу (К)	Hadrosaurinae: Bactrosaurus	
	Яловачская (Тд)	Hadrosauridae indet. («аралозавры»)	
	Жиркиндекская (Кз)		
Турон	Биссектинская (У)	Hadrosaurinae: Levnesovia	
Сеноман			

Рис. 119. Утконосые динозавры в позднем мелу Центральной и Северо-Восточной Азии. Пунктиром разделены одновозрастные стратоны.

В баниширэнских отложениях Монголии представлены «аралозавры», в том числе упомянутый выше экз. ПИН, № 3458/5 (почти полный скелет) из местонахождения Байшин-Цав (в коллекции ПИН РАН он закаталогизирован как 'Arstanosaurus akkurganensis'; nomen dubium: Алифанов, 2012ж). За пределами Монголии «аралозавры», кроме биссектинской свиты в Узбекистане, отмечены в яловачской свите в Таджикистане (Аверьянов, Алифанов, 2012), в формации Ирэн-Дабасу Китая (Bactrosaurus johnsoni Gilmore, 1933; Godefroit et al., 1998) и в бостобинской свите Казахстана (Aralosaurus

tuberiferus Rozhdestvensky, 1968; рис. 127, а, б; Batyrosaurus rozhdestvenskyi Godefroit et al., 2012; Рождественский, 1968; Godefroit et al., 2004; Godefroit et al., 2012). Единственная находка баинширэнского рогатого динозавра Protoceratopidae (*Graciliceratops mongoliensis* Sereno, 2000) происходит из местонахождения Ширэгийн-Гашун в центральной Монголии (Sereno, 2000). Наибольшее разнообразие тетрапод обсуждаемой фауны установлено в формации Ирэн-Дабасу (для нее однажды ошибочно была указана одно-возрастность с нэмэгэтинской свитой Монголии: Van Itterbeek et al., 2005).

В литературе активно обсуждался возраст бостобинской свиты Казахстана, которую по остаткам растений датируют сантоном – кампаном (Шилин, Романова, 1978, с. 32; см. Приложение 1). Уточнить возраст этой свиты отчасти позволяет факт ее согласного залегания поверх жиркиндекской свиты, имеющей, по данным разных авторов, близкий к биссектинскому турон-раннеконьякский возраст. В этом случае бостобинскую свиту, видимо, следует признать возрастным аналогом баинширэнской свиты Монголии и ряда синхронных стратонов в других странах Центральной Азии (рис. 120), а также допустимо датировать интервалом, включающим рубеж коньякского и сантонского веков.

ВОЗРАСТ	РОССИЯ (Р), УЗБЕКИСТАН (У)	КАЗАХСТАН	МОНГОЛИЯ	КИТАЙ	
Маастрихт					
	Каканавская (Р)				
	Удурчуканская (Р)			Юйлянцзы	
Кампан			Нэмэгэтинская *		
			Барунгойотская *		
				* Баян-Мандаху	
			Джа-дохт-ская	*Тугрик-ийн - Ширэ *Баин-Дзак	
			*Удан-Сайр	* Ванши	
Сантон	Красноярковская (Р)	Сюксюкская	Джабхалантская		
		*Бостобинская	Баинширэнская	Ирэн-Дабасу	
Коньяк					
Турон	*Биссектинская (У)	*Жиркиндекская			
Сеноман					

Рис. 120. Корреляция верхнемеловых стратонов (пачек, свит, формаций, серий) Азии по комплексам наземных тетрапод. Звездочками отмечены комплексы с остатками ящеров, пунктиром – наличие физической границы.

Таким образом, началу позднего мела в Центральной Азии соответствуют две последовательные по возрасту и близкие по составу тетрапод фауны: биссектинская и баинширэнская. Для них характерно доминирование гадрозаврид такой неформальной группы как «аралозавры», на фоне пониженного и еще архаического разнообразия рогатых динозавров.

Д ж а б х а л а н т с к а я ф а у н а. Эта фауна происходит из джабхалантской свиты, выходы которой фиксируются на юго-востоке Монголии (первоначально считалась аналогом джадохтской свиты в центральной Монголии: Мартинсон и др., 1969). Стратиграфически отложения свиты согласно перекрывают баинширэнские отложения (Eberth et al., 2009). Остатки позвоночных в джабхалантских отложениях открыты относительно недавно. Среди них, в частности, указан архаичный лептоцератопсообразный протоцератопид *Yamaceratops dorngobiensis* Makovicky et Norell, 2006. Джабхалантская фауна, с нашей точки зрения, занимает промежуточное положение между баинширэнской и джадохтской фаунами, но не синхронна последней, как предполагалось исходно.

За пределами Монголии джабхалантская фауна, предположительно, синхронна ассоциациям из суксукской свиты Казахстана и красноярковской свиты России. Последние отличаются наличием лямбозаврин *Jaxartosaurus aralensis* Riabinin, 1937 и *Kazaklambia convincens* Rozhdestvensky, 1968 (суксукская свита), а также *Nipponosaurus sachalinensis* Nagao, 1936 (красноярковская свита). Сахалинская форма происходит из прибрежноморских отложений, датировемых сантоном – ранним кампаном (Suzuki et al., 2004). Однако, судя по тому, что в указанных свитах представлены «хенеозавры», то ассоциации, видимо, имеют более продвинутый возраст по сравнению с баинширэнской фауной, но более древний возраст по сравнению с джадохтской фауной. В этом интервале наиболее вероятно их сопоставление с дождадохтской фауной Ванши в Китае, но в которой представлен достаточно продвинутый лямбозаврид. Таким образом, более вероятно сопоставимость казахстанской и сахалинской ассоциаций с несколько более архаичной, но, видимо, более ранней джабхалантской фауной Монголии (рис. 130).

А с с о ц и а ц и я д и н о з а в р о в и з м е с т о н а х о ж д е н и я У д а н - С а й р. Отложения местонахождения Удан-Сайр (центральная Монголия) обычно рассматривают частью джадохтской свиты. Однако этому не соответствует генезис отложений местонахождения (Озерно-аллювийный и пролювиальный, а не Озерно-эоловый). Среди редких находок выделяется *Udanoceratops tschizhovi* Kurzanov, 1992. Это одна из немногих позднемеловых форм в составе *Protoceratopidae*, у которой не обнаружено надскуловых костей (*epijugale*) и признаков их прикрепления, что характерно для представителей подсемейства *Leptoceratopinae*. При этом *U. tschizhovi* – самый крупный представитель семейства. Интересно, что ассоциация динозавров Удан-Сайра включает овирапторозавра *Avimimus portentosus* Kurzanov, 1981 (*Avimimidae*), известного также по находкам из местонахождения Шара-Цав (юго-восточная Монголия), возраст отложений которого остается весьма спорным.

Две указанные находки не соответствуют составу джадохтской фауны, в которой доминируют продвинутые динозавры семейств *Protoceratopidae* и

Avimimidae. Мы не исключаем, что джадохтской фауне предшествует фауна Удан-Сайра. Более всего вероятно, что последняя является возрастным аналогом серии ванши Китая (рис. 130).

Последняя фауна описана из северо-восточного Китая (Шаньдунь). Рогатые динозавры здесь представлены семействами Ceratopidae (*Sinoceratops zhuchengensis* Xu et al., 2010) и Protoceratopidae (*Zhuchengceratops inexpectus* Xu et al., 2010). *Zh. inexpectus* филогенетически близок к *Udanoceratops tschizhovi* Kurzanov, 1992 из Удан-Сайра в центральной Монголии (Xu et al., 2010). В серии Ванши также отмечен панцирный динозавр *Pinacosaurus Gilmore, 1933* (Ankylosauridae), которого долгое время воспринимали исключительно как джадохтский элемент. Ключевой элемент фауны – утконосый динозавр из подсемейства Lambeosaurinae: *Tsintaosaurus spinorhinus* Young, 1958 (принадлежность этого вида к данному подсемейству показана его недавним переизучением: Prieto-Márquez, Wagner, 2013). с нашей точки зрения, циньгаозавр – «гипакрозавр». В фауне ванши известны также первые в Азии «эдмонтозавры»: *Shantungosaurus giganteus* Hu, 1973 и *Huaxiaosaurus aigahtens* Zhao et al., 2011.

Аналогов фауны ванши в Монголии не установлено, кроме, не исключено, позвоночных из местонахождения Удан-Сайр. Если так, то биостратиграфическая схема позднего мела Монголии, вопреки традиционным представлениям, не имеет непрерывной последовательности, как обычно представляется. Разрыв между «баин-ширэ» и «джадохтой» (точнее, между баинширэинской и джадохтской фаунами) заполняют джабхалантская фауна и фауна ванши (рис. 130).

Д ж а д о х т с к а я ф а у н а. Самый известный динозавр фауны – *Protoceratops andrewsi* Granger et Gregory, 1923 (Protoceratopidae; рис. 125, а, б) – открыт в 1922 г. в центральной Монголии (местонахождения Баин-Дзак и Тугрикийн-Ширэ). Существует проблема полиморфизма этого вида, обусловленного, как считается, индивидуальными, возрастными и половыми изменениями (Brown, Schlaikjer, 1940). Однако в типовой коллекции удается выявить морфотипы (Алифанов, 2012ж), которые указывают на наличие в ней нескольких видов. Из местонахождения Баин-Дзак также описан лептоцератопсообразный протоцератопид *Vainoceratops efremovi* Tereschenko et Alifanov, 2003 (Терещенко, Алифанов, 2003).

Долгое время существовало сомнение в необходимости обособления джадохтской свиты, которая литологически и по генезису близка к барунгойотской свите. Проблема получила разрешение после изучения разнообразия барунгойотских рогатых динозавров, для которых характерны продвинутые представители семейства Bagaceratopidae, а не Protoceratopidae, многочисленные в джадохтское время (Алифанов, 2003, 2008). В переходных слоях пачек баин-дзак и тугрикийн-ширэ местонахождения Цонж открыт «эдмонтозавр» *Plesiohadros djadokhtaensis* Tsogtbaatar et al., 2014.

В формации Баян-Мандаху (Внутренняя Монголия, Китай) обнаружены архаичный багацератопид *Magnirostris* (*M. dodsoni*: You, Dong, 2003) и продвинутый протоцератопид *Protoceratops* (*P. hellenikorhinus*: Lambert et al., 2001). Эти находки позволяют охарактеризовать комплекс тетрапод Баян-Мандаху как переходный от классической «джадохты» к «барунгойоту».

Барунгойотская фауна. Барунгойотскими считаются красноцветные отложения местонахождений в Нэмэгэтинской котловине: Хульсан, Нэмэгэту, Хермин-Цав и, видимо, Ухаа-Толгод. В разрезах большинства из них наблюдается переход от барунгойотской к вышележащей нэмэгэтинской свите. Костеносные отложения местонахождения Холбот (Зос), скорее всего, соответствуют таким слоям (см. Приложение 1). Забегая вперед, отметим, что барунгойотско-нэмэгэтинская граница примечательна тем, что разделяет два этапа исторического развития наземных позвоночных Центральной Азии. Аналогичным является и баинширэнско-джабхалантский рубеж. В других регионах Центральной Азии границы подобного рода для внутриконтинентального мела не установлены.

Для свиты характерны динозавры разных групп, но более всего рогатые динозавры семейства *Bagaceratoridae*. В барунгойотских отложениях южной Монголии семейство *Bagaceratoridae*, как отмечалось выше, представлено пятью продвинутыми видами (Алифанов, 2003, 2008).

За пределами Нэмэгэтинской котловины аналогов барунгойотской фауны нет, кроме, не исключено, формации Сёнсо в Южной Корее, из которой описана ящерица *Asprosaurus bibongriensis* Park et al., 2015. Эта форма принадлежит семейству *Cherminotidae*, распространение которого характерно для джадохтского и особенно для барунгойотского времени.

Нэмэгэтинская фауна. Характеризуется остатками динозавров из серии местонахождений (Нэмэгэту, Алтан-Ула, Бугийн-Цав, Цаган-Хушу) в южной Монголии, где выходит на поверхность нэмэгэтинская свита. Рогатых динозавров в фауне обнаружить не удается.

Наиболее известным нэмэгэтинским динозавром является гадрозаврид *Saurolophus angustirostris* Rozhdvestvensky, 1952, описанный по серии скелетов и черепов. В Северной Америке виды рода *Saurolophus* происходят из отложений раннего маастрихта, что отчасти сказалось и на определении маастрихтского возраста нэмэгэтинской свиты в Монголии. Однако более ранний возраст для последней вероятен в силу ее согласного залегания на, видимо, среднекампанской по возрасту барунгойотской свите (рис. 120). За пределами Азии нэмэгэтинская свита частично или полностью синхронна формации Олдмэн (средний – поздний кампан) в Канаде, которая залегает (с перерывом) стратиграфически выше уже упоминавшейся выше формации Милк-Ривер (сантон – кампан). *Barsboldia sicinskii* Maryanska et Osmolska, 1981 – еще один нэмэгэтинский гадрозаврид. В первоописании он условно отнесен к лямбезавринам. Некоторые авторы квалифицируют данный вид как *nomen dubium* (Norman, Sues, 2000), тогда как в ряде других обзоров (Weishampel, Horner, 1990; Horner et al., 2004; Алифанов, 2012ж) его считают валидным таксоном. Как бы то ни было, нэмэгэтинская фауна фиксирует первое появление в Центральной Азии «завролофов».

Удурчуканская фауна. Данная фауна представлена комплексом тетрапод, включая динозавров, из серии местонахождений удурчуканской свиты и формации Юйлянцзы, российской и китайской частей Приамурья, соответственно. Отсутствие в ассоциациях общих видов динозавров ставит под сомнение идентичность их возраста в рамках общего интервала, границы которого разные авторы оценивают по-разному: от раннего до позднего

маастрихта. Российские исследователи уверенно датируют его ранним – «средним» маастрихтом на основании палинологических данных и по стратиграфическому положению (удурчуканская свита залегает поверх кампанской по возрасту кундурской свиты: Бугдаева и др., 2001).

В сравнении с нэмэгэтинской фауной, в удурчуканской представлены не Ankylosauridae, а другое семейство панцирных динозавров – предположительно, Nodosauridae (Туманова и др., 2003, 2004). Для обсуждаемой фауны характерно также доминирование лямбдозаврин по сравнению с гадрозавринами, что препятствует представлению о ее синхронности с нэмэгэтинской. В Благовещенском местонахождении обнаружены архаичный «гипакрозавр» *Amurosaurus riabinini* Bolotsky et Kurzanov, 1991 и «завролоф» *Kerberosaurus manakini* Bolotsky et Godefroit, 2004; в Кундурском местонахождении представлены «гипакрозавры» *Olorotitan arkharensis* Godefroit et al., 2003 и *Arkharavia heterocoelica* Alifanov et Bolotsky, 2010, а также, предположительно, «брахилофозавры» *Kundurosaurus nagorny* Godefroit et al., 2012 и *Kerberosaurus manakini* Bolotsky et Godefroit, 2004. Из местонахождения Луньгушань (Белые Кручи) на территории Китая известны, видимо, «гипакрозавры» (в первоописании представлены как «паразавролофы»: Godefroit et al., 2001, 2008) *Charonosaurus jiaiyinensis* Godefroit et al., 2000 и *Sahaliyana elunchunorum* Godefroit et al., 2008, а также «брахилофозавр» *Wulagasaurus dongi* Godefroit et al., 2008. Продвинутость гадрозаврид из Луньгушаня указывает на, возможно, несколько более поздний возраст вмещающих отложений по сравнению с таковыми других приамурских местонахождений.

К а к а н а у т с к а я ф а у н а. Это самая поздняя и северная фауна меловых тетрапод Азии. Подробно она охарактеризована по фрагментарным находкам динозавров из одноименной свиты на Чукотке (Godefroit et al., 2009), перекрывающей маастрихтские отложения морского генезиса. Возраст может быть в пределах «среднего» – позднего маастрихта (Щепетов и др., 2008). Все изолированные кости и зубы принадлежат динозаврам. По составу каканаутская фауна близка удурчуканской, но отличается другими доминантами в составе птицетазовых динозавров. В частности, в ней невелика представленность остатков гадрозаврид, а также отмечено присутствие семейств *Hypsilophodontidae* и, предположительно, *Ceratopidae*, которые не известны в более обильной и, вероятно, более ранней удурчуканской фауне. По составу фаунистических элементов каканаутская фауна напоминает маастрихтскую в Северной Америке.

И т о г о в а я с х е м а (рис. 121). Представленные выше материалы допускают их использование в биостратиграфических корреляциях континентальных отложений позднего мела Центральной Азии. В частности, они позволяют отметить пробелы биостратиграфической последовательности, основа которой реконструирована по данным из Монголии. Фауны наземных тетрапод могут быть представлены в следующей последовательности: биссектинская (поздний 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).

Наземные ящерицы (lacertilia) мезозоя и раннего кайнозоя Центральной Азии

Группы фаун, которые близки по составу доминирующих таксонов тетрапод, могут соответствовать разделам, которые нами названы этапами исторического развития. Таких этапов удастся выявить четыре: биссектинско-баинширэнский (доминирование «аралозавров»), ванши-джабхалантский (распространение архаичных лямбеозаврин и гадрозаврин), джадохтско-барунгойотский (расцвет неоцератопсий семейств Protoceratopidae и Bagaceratopidae), нэмэгэтинско-каканаутский (появление «завролофов», рост разнообразия «гипакрозавров»).

Большая часть меловых фаун Центральной Азии включает ящериц.

ВОЗРАСТ	КОМПЛЕКСЫ				Ф А У Н Ы	ЭТАПЫ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ
	Монголия	Китай	Казахстан	Россия, Узбекистан Таджикистан		
Маастрихт				Каканаутский (Р)	Каканаутская	НЭМЭГЭТИНСКО-КАКАНАУТСКИЙ
		Юйлянцы		Удурчуканский (Р)	Удурчуканская	
Кампан	* Нэмэгэтинский				Нэмэгэтинская	ДЖАДОХТО-БАРУНГОЙОТСКИЙ
	* Барунгойотский				Барунгойотская	
		* Баян-Мандаху			Джадохтская	
	* Джадохтский				Ванши	
	* Удап - Сайр	* Ванши				ВАНШИ-ДЖАБХАЛАНТСКИЙ
Сангон	Джабхалантский		Сюксюевский	Красноярковский (Р)	Джабхалантская	
Копьяк	Баинширэнский	Цзи-Дабау	Бостобинский *	Яловачский (Та)	Баинширэнская	БИССЕКТИНСКО-БАИНШИРЭНСКИЙ
			Жиркандекский *	* Биссектинский (У)	Биссектинская	
Турон						
Сеноман						

Рис. 121. Позднемеловые комплексы, фауны и этапы исторического развития наземных тетрапод Центральной и Северо-Восточной Азии. Звездочкой отмечено наличие находок ящериц.

Этапы эволюции ящериц Центральной Азии в мезозое и раннем кайнозое

Раздел детализирует эволюционное разнообразие ящериц в Центральной Азии через фиксацию изменений в составах их ассоциаций, от момента появления в палеонтологической летописи в средней юре до конца палеогена. Возраст меловых ассоциаций приведен по литературным источникам или в соответствии с данными, изложенными в предыдущем разделе.

Средняя – поздняя юра. Самая древняя ящерица Азии – *Changetisaurus estesi* Nesson, 1992 – происходит из средней юры Казахстана. Как *Sharovisaurus karatauensis* Hecht et Hecht, 1984 и *Mimobecklesisaurus gansuensis* Li, 1991 из поздней юры Казахстана и Китая, соответственно, она принадлежит к семейству Paramacellodidae. Последнее было широко представлено в Европе (средняя юра – неком Англии; поздняя юра Германии

и Португалии), Северной Америке (поздняя юра США) и Африке (поздняя юра Танзании; неоком Марокко). Группа представляет собой семейство ящериц Центральной Азии, которое без каких-либо дополнительных реконструкций и допущений имеет юрский возраст и доживает до конца барунгойотского времени (средний – поздний кампан) в виде *Parameosaurus scutatus* Gao et Nesson, 2000. Последний вид – самый поздний представитель парамацеллодид в мире.

Р а н н и й н е о к о м. Данному возрасту соответствует единственная находка ящерицы из ходжабатской свиты Кыргызстана, принадлежащая представителю семейства *Ardeosauridae*. Судя по этой и более поздним остаткам из других регионов Центральной Азии, можно предположить, что на рубеже юры и мела здесь произошла смена доминировавших семейств, от *Paramacellodidae* к *Ardeosauridae*. Единичность неокомских находок ящериц, видимо, связана также с редкостью данных по тетраподам этого интервала, как и для самого конца юры.

Н е о к о м – б а р р е м (цаганцабская фауна). К неоком-барремскому интервалу можно отнести единичные и обычно фрагментарные находки. Одна из них происходит из цаганцабских отложений северо-западной Монголии (местонахождение Татал), где отмечено семейство *Bavarisauridae*, другая – из Таиланда (формация Сао-Хуа, серия хорат) – включает находки яиц с кальцифицированной оболочкой, внутри некоторых из них сохранились остатки скелета эмбриона, предположительно, представителя *Dorsetisauridae* (опред. автора). Еще одна находка отмечена из ундурухинской свиты (формация оош) в Монголии. Это *Norellius nuctisaurops* Conrad et Daza, 2015 (череп и нижние челюсти). Вид отнесен нами к семейству *Ardeosauridae*.

Б а р р е м – а п т (шинэхудукская фауна). Большое количество родов и видов ящериц, датируемых этим временем, происходит из серии Джебхол в Китае: *Jehololacerta formosa* Ji et Ren, 1999 (Хэбэй); *Dalinghosaurus longidigitus* Ji, 1998; *Liaoningolacerta brevirostra* Ji, 2005; *Liushusaurus acanthocaudata* Evans et Wang, 2010; *Yabeinosaurus tenuis* Endo et Shikama, 1942 (Ляонин). Обилие находок часто сопровождается их относительной полнотой (нередко образцы представлены в виде отпечатков черепов и скелетов на породе). Нами все виды отнесены к семейству *Ardeosauridae*. Дополняют разнообразие баррем-аптских ящериц единичные находки из илекской (?*Paramacellodidae* indet., ?*Xenosauridae* indet.) и муртойской (*Paramacellodidae* indet.) свит в России (Кемеровская область и Забайкалье, соответственно). В Японии известны две формы. Это *Kuwajimalla kagaensis* Evans et Manabe, 2008 (*Dorsetisauridae*; опред. автора) из формации Куваджима (Искиава) и *Sakurasaurus shokawensis* Evans et Manabe, 1999 (*Ardeosauridae*; опред. автора) из формации Окуродани (Гифу). В целом следует отметить более высокое разнообразие ящериц указанного возрастного интервала по сравнению с предыдущими.

А п т – а л ь б (хухтыкская фауна). Интервал представлен ассоциацией ящериц из местонахождения Хобур (Монголия). Он включает остатки представителей 9 семейств, что на фоне составов остальных раннемеловых ассоциаций выглядит как пик разнообразия.

Наземные ящерицы (Iacertilia) мезозоя и раннего кайнозоя Центральной Азии

Семейства Dorsetisauridae (представлено *Paradorsetisaurus postumus* Alifanov, 2019), Ardeosauridae (*Gurvelus khangaicus* Alifanov, 2019), Globauridae (*Khereidia aptiana* Alifanov, 2019), Paramacelodidae (*Naimanosaurus dinosauroaequalis* Alifanov, 2019) известны из более древних отложений (рис. 132). Семейства Eoxantidae (*Palaeoxanta conicodentata* Alifanov, 2019), Hodzhakuliidae (*Hodzhakulia magna* Nesson, 1985; *Bagaluus primigenius* Alifanov, 2016; *Carnoscincus eublepharus* Alifanov, 2016; *Platynotoides altidentatus* Alifanov, 2016), Temujiniidae (sp.), Gekkonidae s.l. (*Hoborogekko suchanovi* Alifanov, 1989) и Xenosauridae (*Xenostius futilus* Alifanov, 2019) появляются в летописи раннего мела Центральной Азии впервые. В Хобуре отмечено небольшое преобладание по числу семейств Scincomorpha над остальными инфраотрядами (5:4). Фоновой группой в местонахождении, предположительно, является семейство Ardeosauridae.

ВОЗРАСТ	ФАУНЫ	МОНГОЛИЯ	РОССИЯ И СТРАНЫ СРЕДНЕЙ АЗИИ	КИТАЙ	ЯПОНИЯ И ТАИЛАНД
РАННИЙ МЕЛ	Альб		Нижняя часть ходжакульской свиты (Узбекистан) Ardeosauridae, Hodzhakuliidae, Temujiniidae, Xenosauridae		
	ХУХТЫКСКАЯ	Хухтыкский горизонт Ardeosauridae, Dorsetisauridae, Gekkonidae, Globauridae, Hodzhakuliidae, Paramacelodidae, Eoxantidae, Temujiniidae, Xenosauridae		Формация душаль (Шаньдун) Hodzhakuliidae	Формация нижняя сасанма (Хего, Япония) Hodzhakuliidae
	Апт				
	ШИНЭХУДУКСКАЯ		Илеуская свита (Россия) ?Paramacelodidae, ?Xenosauridae Муртойская свита (Россия) Paramacelodidae indet.	Серия Джехал (Люнинг) Ardeosauridae	Серия Тетори; формация куваджима (Исикава, Япония) Dorsetisauridae Формация окуродани (Гифу, Япония) Ardeosauridae
	Баррем	Формация олов Ardeosauridae			
	Готерив	Цаганцабский горизонт Globauridae, Bavarisauridae			Серия Хорат (Таиланд) Dorsetisauridae
	Валанжин				
	Берриас			Ходжабадская свита (Кыргызстан) Ardeosauridae	
ЮРА	ВЕРХНЯЯ		Свита карабасту (Казакстан) Paramacelodidae	Формация чинлиньбу (Ганьсу) и дигу (Синьцзян-Уйгурский АО) Paramacelodidae	
	СРЕДНЯЯ		Балабанайская свита (Кыргызстан) Paramacelodidae		

Рис. 122. Основные юрские и раннемеловые ассоциации ящериц Азии и их состав.

Из апт – альба Китая (формация Душань, Шандунь) и Японии (формация Нижняя Сасаяма, Хего) указаны две близкие формы: *Pachygenys thlastesa* Gao et Cheng, 1999 и *P. adashii* Ikeda et al., 2015 (соответственно). Это продвинутые представители семейства *Hodzhakuliidae*. В Хобуре группа представлена несколькими видами, в том числе *Hodzhakulia magna* Nesson, 1985, который ранее был установлен из отложений позднего альба Узбекистана. Также отмечены самые архаичные (*Bagaluus primigenius* Alifanov, 2016) и продвинутые (*Carnoscincus eublepharus* Alifanov, 2016) формы.

П о з д н и й а л ь б. Этот временной интервал представляет единственная ассоциация, которая происходит из низов ходжакульской свиты в Узбекистане (рис. 122). Ящерицы принадлежат семействам *Ardeosauridae* (gen. indet.), *Hodzhakuliidae* (*Hodzhakulia magna* Nesson, 1985; *Carnoscincus eublepharus* Alifanov, 2016), *Xenosauridae* (*Oxia karakalpakensis* Nesson, 1985) и *Temujiniidae* (gen. indet.). Все семейства отмечены в более ранней хобурской ассоциации. От хобурской ходжакульская ассоциация отличается бедностью состава и утратой доминирующей позиции *Scincomorpha*. Вместе с данными из Хобура *Hodzhakuliidae* оказываются показательными для конца раннего мела Центральной Азии.

Для юры и раннего мела характерны фазы роста разнообразия, его пик в апт – альбе и спад в конце альба (рис. 123). Подобный тип изменения разнообразия отмечен для позднего мела и для палеогена.

ВОЗРАСТ		ФАУНЫ ТЕТРАПОД	АССОЦИАЦИИ ЯЩЕРИЦ	ТАКСОНЫ					
НИЖНИЙ МЕЛ	Альб		Ходжакульская (У)				IV		
	Апт	Хухтыкская	Хухтыкская (М) Сасаяма (Я) Душань (К)	Paramacellodidae Ardeosauridae Globauridae Dorsetisauridae	Hodzhakuliidae, Xenosauridae, Temujiniidae	Gekkonidae, Eoxantidae	III		
	Баррем	Шинэхудукская	Исянь (К) Окурордани Куваджима (Я) Муртойская (Р)						
	Готерив	Цаганцабская	Оош (М) Татал (М) Хорат (Та)				Bavarisauridae	II	
	Валавжив		Ходжиабатская (Кг)						
	Берриас		Карабастау (Кз)						
	ПОЗДНЯЯ ЮРА		Балабансайская (Кг)						I
	СРЕДНЯЯ ЮРА								

Рис. 123. Распространение семейств ящериц в юре и раннем мелу Азии и реконструкция стадий (I–IV) разнообразия: (I, II – рост, III – максимум, IV – спад).

Наземные ящерицы (Iacertilia) мезозоя и раннего кайнозоя Центральной Азии

Поздний турон – ранний сантон (биссектинская и башкирская фауны). Данному интервалу соответствуют три ассоциации ящериц из биссектинской (Узбекистан), жиркиндекской и бостобинской (Казахстан) свит. По числу остатков и таксономическому составу наиболее богата первая из них (рис. 124).

ВОЗРАСТ	ФАУНЫ	АССОЦИАЦИИ		
		МОНГОЛИЯ	КИТАЙ, УЗБЕКИСТАН	КАЗАХСТАН
Кампан	Нэмэгэтинская	Нэмэгэтинская свита Parasaniwidae, Mongolochamopidae, Turpanbidae		
	Барунгойотская	Барунгойотская свита Slavoiidae, Eoxantidae, Ardeosauridae, Carusidae, Globauridae, Paramacellodidae, Cherminotidae, Saniwididae, Parasaniwidae, Phrynosomatidae, Polrussidae, Temujinidae, Paravaranaeidae, Priscagamidae, Pleurodontagamidae, Gladidenagamidae fam. nov., Gilmoretiidae, Cherninsauridae, Mongolochamopidae, Pyramicephalosauridae, Adamisauridae, Isodontosauridae		
	Джадохтская		Формация баян-мандаху (К) Anguidae, Cherminotidae, Parasaniwidae, Phrynosomatidae, Polrussidae, Gladidenagamidae fam. nov., Priscagamidae, Mongolochamopidae, Adamisauridae, Isodontosauridae	
		Джадохтская свита Eoxantidae, Globauridae, Carusidae, Anguidae, Saniwididae, Cherminotidae, Gladidenagamidae fam. nov., Parasaniwidae, Phrynosomatidae, Priscagamidae, Pleurodontagamidae, Gilmoretiidae, Mongolochamopidae, Adamisauridae, Isodontosauridae		
	Ванши	Слой местонахождения Удав-Сайр Gilmoretiidae, Parasaniwidae, Mongolochamopidae	Формация циню (К) Gilmoretiidae Формация пинсюн (К) Gilmoretiidae, Parasaniwidae	
Сантон	Джабхалантская			
Коньяк	Башкирская			Бостобинская свита Slavoiidae
	Биссектинская		Биссектинская свита (У) Parasaniwidae, Isodontosauridae, Priscagamidae, Mongolochamopidae	Жиркиндекская свита ?Parasaniwidae
Турон				
Сеноман				

Рис. 124. Позднемеловые ассоциации ящериц Центральной Азии и их состав.

Биссектинская ассоциация указывает на кардинальную смену состава ящериц при переходе от раннего к позднему мелу, который ознаменовался появлением новых доминант в виде представителей семейств *Mongolochamopidae* (*Buckantaus crassidens* Nessov, 1985), *Parasaniwidae* (*Ekshmer bissektaensis* Nessov, 1981, nomen dubium), *Priscagamidae* (*Sheichia priscagama* Nessov, 1997, nomen nudum) и *Isodontosauridae* (gen. indet.). Все эти группы (особенно первые три) характерны также для большей части позднего мела Центральной Азии, а также известны за пределами последней территории. Семейство *Slavoiiidae* (*Slavoia* cf. *darevskii*), появляющееся в бостобинской фауне, маркирует появление первого позднемелового эндемика Центральной Азии. Отмеченный интервал в целом характеризуется сравнительно низким разнообразием.

Р а н н и й к а м п а н (фауна ванши). Находок ящериц из позднего сантона, соответствующих предшествующей ванши джабхалантской фауны, нет. Из формаций цюпа (Хэнань) и наньсюн (Цзянси) в Китае, являющихся, как отмечалось выше, аналогами серии Ванши, происходят остатки ящериц семейств *Parasaniwidae* (*Chianghsia nankangensis* Mo et al., 2012) и *Gilmoreteiidae* (*Tianyusaurus zhengi* Lü et al., 2008). Последняя группа представлена архаичной формой. Ее появление отличает фауну ванши от предыдущей, но сближает с джадохтско-барунгойотским этапом исторического развития. Во вмещающих отложениях местонахождения Удан-Сайр также известна ассоциация ящериц, куда входят определенные предварительно семейства *Gilmoreteiidae* (gen. indet.), *Mongolochamopidae* (gen. indet.) и *Prasaniwidae* (*Gobiderma pulchrum* Borsuk-Bialynicka, 1984). Два последних семейства в течение всего позднего мела Центральной Азии доминируют (рис. 134). Далее разнообразие ящериц резко падает.

Р а н н и й – с р е д н и й к а м п а н (джадохтская фауна). Богатые ассоциации данного временного этапа происходят из отложений джадохтской свиты. В них отмечены находки ряда известных еще в раннем мелу семейств (*Gekkonidae* s.l., *Eoxantidae*, *Temujiniidae*, *Globauridae*) и восьми новых (*Anguidae*, *Carusiidae*, *Cherminotidae*, *Polrussiidae*, *Phrynosomatidae*, *Gladidenagamidae* fam. nov., *Adamisauridae*, *Isodontosauridae*, *Saniwididae*). Первое семейство – специфический элемент данного этапа. Всего для рассматриваемого возрастного отрезка удается определить 15 семейств, многие из которых представлены большой серией видов.

С р е д н и й – п о з д н и й к а м п а н (барунгойотская фауна). Этому интервалу соответствует самая таксономически разнообразная ассоциация ящериц в Центральной Азии и в мире в целом. Она включает все элементы предшествующего этапа, кроме *Anguidae* и *Gekkonidae*, а также несколько новых семейств: *Cherminosauridae*, *Paravaranidae* и *Pyramicephalosauridae*.

Для интервала отмечены такие юрско-раннемеловые элементы, как *Ardeosauridae* и *Paramacellodidae*. Появившиеся ранее *Cherminotidae*, *Gilmoreteiidae*, *Mongolochamopidae*, *Priscagamidae* и *Parasaniwidae* очень разнообразны в родо-видовом отношении. Всего выявлено 22 семейства.

П о з д н и й к а м п а н (нэмэгэтинская фауна). Ящерицы данного возраста происходят из двух близкорасположенных местонахождений нэмэгэтинской свиты в южной Монголии: Гурилийн-Цав и Цаган-Хушу.

Наземные ящерицы (Iacertilia) мезозоя и раннего кайнозоя Центральной Азии

Ассоциация включает редкие находки представителей семейств Parasaniwidae (gen. indet.), Mongolochamopidae (gen. indet.) и Tupinambidae (Leptochamops sp.). По составу нэмэгэтинские ящерицы соответствуют доминантам конца мела Северной Америки (Gao, Fox, 1996). Ассоциация этого времени соответствует спаду, который последовал за временем процветания (рис. 125).

ВОЗРАСТ	ФАУНЫ ТЕТРАПОД	АССОЦИАЦИИ ЯЩЕРИЦ	ТАКСОНЫ			
Маастрихт	Каканаутская					
	Удурчуканская					
Кампан	Нэмэгэтинская	Нэмэгэтинская (М)	Parasaniwidae, Mongolochamopidae	Tupinambidae		IV
	Барунгойотская	Барунгойотская (М)		Gladidenagamidae, Phrynosomatidae, Polrussiidae, Pleurodontagamidae, Adamisauridae, Carusiidae, Saniwidiidae, Cherminotidae	Cherminosauridae, Paravaranidae, Pyramicephalosauridae	III
	Джадохтская	Джадохтская (М) Баян-Мандаху (К)				Anguidae
	Ванши	Удан-Сайр (М), Цюпа (К), Наньсюн (К)				
Савтон	Джабхалантская					
Коньяк	Баниширэнская	Бостобинская (Кз)	Isodontosauridae, Priscagamidae	Slavoitidae	Gilmoretellidae	I
	Биссектинская	Жиркиндекская (Кз), Биссектинская (У)				
Турон						
Сеноман						

Рис. 125. Распространение семейств ящериц в позднем мелу Центральной Азии и реконструкция стадий (I–IV) их разнообразия: (I, II – рост, III – максимум, IV – спад).

П о з д н и й п а л е о ц е н. Находки позднепалеоценовых ящериц в Центральной Азии редки. В южной Монголии отмечена небольшая группа форм из единственного местонахождения – Цаган-Сайр. Ей соответствует ассоциация из формации Ван-Ху-Дунь в Китае (Аньхой). Одна находка происходит из Казахстана (Джилга). По этим данным установлено наличие в позднем палеоцене Центральной Азии семейств Changjiangosauridae (Qianshanosaurus huangpuensis Hou, 1974; Changjiangosaurus huananensis Hou, 1976), Agamidae (Anhuisaurus huainanensis Hou, 1974; ‘Tinosaurus’ postremus Averianov, 2001) и Parasaniwidae (Tsagansaurus nemegetensis Alifanov, 2018). Первые две группы для Центральной Азии новые, тогда как последняя представлена также в позднем мелу (рис. 126).

Р а н н и й э о ц е н. Раннеэоценовые ассоциации ящериц происходят из местонахождений Цаган-Хушу (южная Монголия) и Андарак (Кыргызстан). Для этого времени характерно появление ряда новых семейств: Glyptosauridae (Melanosaurinae gen. indet.), Uromastycidae (gen. indet.) и Varanidae (Saniwa cf. paucidens).

С р е д н и й э о ц е н. Среднеэоценовые ассоциации ящериц Монголии самые богатые в кайнозое Центральной Азии. Крупнейшие из них происходят из местонахождений Хайчин-Ула II и III в южной Монголии

ВОЗРАСТ		Монголия	Средняя Азия	Китай
ПЛЕЙСТОЦЕН				
			Рудный Алтай (Кз) Scincidae	Чжанпий (Шн) Agamidae
ПЛИОЦЕН	Поздний		Бадхыз (Гл) Gekkonidae; Lacertidae; Varanidae, Varanus; Agamidae	
	Средний			
	Ранний		Сор (Гк) Varanidae, Varanus	
МИОЦЕН	Поздний	Буйлстын-Худанг (ДО) Lacertidae		
	Средний			
	Ранний	Олон-Овоны-Денг (ДО) Scincomorpha indet., Lacertidae, ?†Glyptosauridae (ВГ, ДО)		
ОЛИГОЦЕН	Поздний			
	Ранний	Эргийлин-Дзо, Хоер-Дзан (ВГ), Тацин-Гол, Шил-Гол (ДО) Lacertidae (ВГ, ДО); Varanidae, Saniwa cf. grandis, S. cf. crassa (ВГ); †Glyptosauridae (ВГ, ДО); †Arretosauridae (ВГ); Uromastycidae; Agamidae (ДО)	Зайсан (Кз) †Glyptosauridae	
ЭОЦЕН	Поздний			Шара-Мурун (ВМ) †Arretosauridae, ?Agamidae, Glyptosauridae Хеди (Шне) †Arretosauridae, Agamidae
	Средний	Хайчян-Ула II, III (ЮГ), Мерген (ВГ) Varanidae, Saniwa cf. grandis (ЮГ); †Glyptosauridae (ВГ); †Arretosauridae (ЮГ, ВГ); †Changjiangosauridae (ЮГ); Uromastycidae (ЮГ, ВГ); Agamidae (ЮГ)		Гетаоянь (Хн) †Changjiangosauridae, Uromastycidae Хуадянь (Цз) Agamidae
	Ранний	Цаган-Хушу (ЮГ) Varanidae, Saniwa cf. paucidens; †Glyptosauridae; Uromastycidae	Андарак (Кг) Varanidae, †Changjiangosauridae, Uromastycidae	
ПАЛЕОЦЕН	Поздний	Цаган-Сайр (ЮГ) †Parasaniwidae, Agamidae, †Changjiangosauridae	Джилга (Кз) ?Agamidae	Ван-Ху-Дунь (Ан) †Parasaniwidae, Agamidae, †Changjiangosauridae

Рис. 126. Основные кайнозойские ассоциации ящериц Азии и их состав. Обозначения провинций Китая: Ан – Аньхой, ВМ – Внутренняя Монголия, Шн – Шэнси, Шнс – Шаньси, Хн – Хэнань.

и Мерген в юго-восточной Монголии. Небольшим дополнением к ним являются несколько находок из Китая. Материалы из среднего эоцена также определяют новую стадию палеогенового разнообразия ящериц. Для этого возраста обычны игуаноморфы семейства Arretosauridae (*Dornosaurus gobiensis* Alifanov, 2012, *Khaichingwana eocaenica* Alifanov, 2012) и Agamidae ('*Tinosaurus*' sp.; '*Tinosaurus*' cf. *lushihensis*) на фоне доминирования пахиглосс семейств Changjiangosauridae (*Creberidentat henanensis* Li, 1991; *Khaichinsaurus reshetovi* Alifanov, 2009; *Lentisaurus giganteus* Alifanov, 2009; *Graminisaurus interruptus* Alifanov, 2009; *Agamimus gracilis* Alifanov, 2009; *Lavatisaurus elegans* Alifanov, 2009; *Acrodontopsis robustus* Alifanov, 2009) и Uromastycidae (*Pseudotinosaurus asiaticus* Gilmore, 1943; *P. ascriptivus* Alifanov, 1991; *Zephyrosoadion hypsochorosus* Gao et Dashzeveg, 1999; *Talosaurus tribolosus* Gao et Dashzeveg, 1999; *Mergenagama paurosa* Gao et Dashzeveg, 1999). Интересно, что в ассоциации из местонахождения Хайчин-Ула II более разнообразны в родо-видовом отношении представители семейства Changjiangosauridae, а в местонахождении Мерген – Uromastycidae. Varanidae представлены новой формой – *Saniwa* cf. *grandis*.

Для среднего эоцена отмечен паритет ископаемых и современных семейств. Еще одна особенность заключена в появлении в Центральной Азии нескольких семейств змей из местонахождения Хайчин-Ула II (Монголия): *Voidae* (удавы), *Anilidae* (вальковатые) и *Acrochordidae* (бородавчатые). Эти данные на рис. 126 и 127 не указаны.

ВОЗРАСТ		АССОЦИАЦИИ	ТАКСОНЫ										
Олигоцен	Поздний	Долна Озёр (М)	Agamidae	Lacertidae	Changjiangosauridae	Arretosauridae	Uromastycidae	Varanidae	<i>Saniwa</i> cf. <i>grandis</i>	<i>Saniwa</i> cf. <i>crassa</i>	Glyptosauridae	Glyptosaurinae	VI
	Ранний	Эргилийн-Дзо (М), Хоер-Дзан (М)											V
Эоцен	Поздний	Шара-Мурун (К), Хеди (К)											IV
	Средний	Хайчин-Ула II (М), Мерген (М)											III
	Ранний	Андарак (Кг), Цагап-Хушу (М)											II
Палеоцен	Поздний	Цагап-Сайр (М), Ван-Ху-Дунь (К)											Parasaniwidae

Рис. 127. Распространение семейств ящериц в позднем мелу Центральной Азии и реконструкция стадий (I–IV) их разнообразия: (I, II – рост, III – максимум, IV – спад).

П о з д н и й э о ц е н. Интервал представлен в Китае двумя ассоциациями, Шара-Мурун и Хеди, с тремя семействами: Arretosauridae (*Arretosaurus ornatus* Gilmore, 1943; *Hemishinisaurus latifrons* Li, 1991b), Agamidae (*Tinosaurus* cf. *lushihensis*) и Glyptosauridae (*Stenoplacosaurus mongoliensis*

Sullivan, 1979). К началу позднего эоцена вымирают Changjiangosauridae, а среди Glyptosauridae появляется подсемейство Glyptosaurinae.

Р а н н и й о л и г о ц е н. О разнообразии раннеолигоценовых ящериц Центральной Азии лучше всего судить по находкам из местонахождений Хоер-Дзан и Эргилийн-Дзо в юго-восточной Монголии. К этому времени произошли внешне незначительные изменения, поскольку основное фаунистическое событие связано с распространением Lacertidae. Фоновыми остаются семейства Arretosauridae (*Ergiliinsaurus postumus* Alifanov, 2012), Agamidae (gen. indet.), Uromastycidae (cf. *Pseudotinosaurus* sp.), Varanidae (*Saniwa* cf. *grandis*; *S.* cf. *crassa*) и Glyptosauridae (gen. indet.). Для раннего олигоцена число семейств сцинкогеккономорф и игуаний выравнивается (рис. 128), а современные семейства впервые преобладают над ископаемыми (рис. 129).

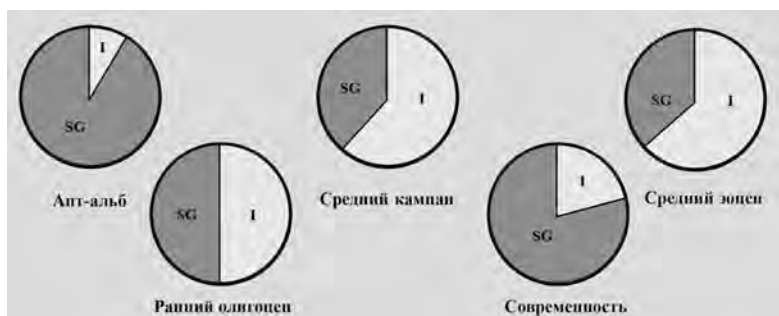


Рис. 128. Изменение соотношения семейств Scincogekkonomorpha (SG) и Iguania (I) в Центральной Азии на разных временных этапах.

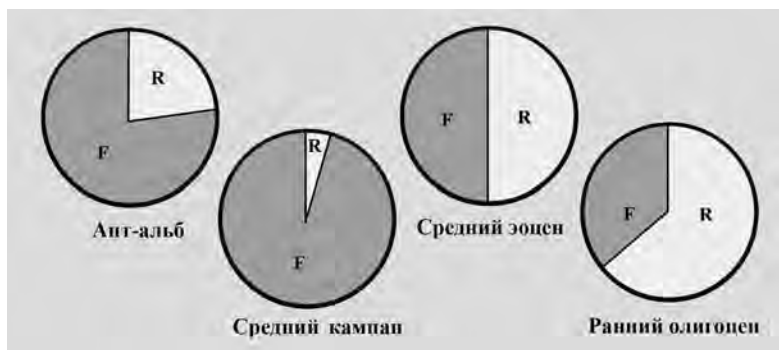


Рис. 129. Изменение соотношения ископаемых (F) и современных (R) семейств ящериц Центральной Азии на разных временных этапах.

Н е о г е н. В миоцене разнообразие ящериц подавлено. К этому времени в Центральной Азии полностью исчезают ископаемые *Arctosauridae* и, видимо, *Glyptosauridae*. Ящерицы представлены фактически одним семейством – *Lacertidae*. Большинство характерных для этого интервала семейств обнаружено в позднем плиоцене Туркмении. Это современные *Agamidae*, *Gekkonidae*, *Lacertidae* и *Varanidae* (Ананьева, Горелов, 1981). Элементом герпетофауны Центральной Азии в неогене впервые становятся *Scincidae* (Даревский, Чумаков, 1962). Для интервала характерно доминирование сцинкогеккономорф, как и в допозднемеловое время. *Varanidae* и *Agamidae* представлены только типовыми подсемействами.

Для мезозоя и палеогена Центральной Азии впервые отмечено три эволюционных этапа: юрско-раннемеловой, позднемеловой и палеогеновый. Каждый включает серию стадий (всего 14), которые соответствуют накоплению, пику и спаду разнообразия.

Для юры и раннего мела нами установлено 10 семейств. В ассоциациях ящериц доминировали разные группы *Scincomorpha* (*Paramacellodidae* в юре, *Ardeosauridae* в течение раннего мела и *Hodzhakuiidae* в апте и альбе). Сцинкоморфы преобладают над игуаниями в соотношении 9:2 (в Хобуре – 8:1).

Максимальный подъем разнообразия наземные ящерицы Центральной Азии испытывают в позднем мелу. Среди них наблюдается превышение вымерших семейств над современными (21:4) и преобладание игуаний над сцинкогеккономорфами (14:11). Среди новых позднемеловых семейств (19) игуании имели заметный перевес (12:7).

В числе позднемеловых ящериц сцинкогеккономорфы представлены древними (*Ardeosauridae*, *Eoxantidae*, *Globauridae*, *Paramacellodidae*, *Gekkonidae*) и новыми (*Carusiidae*, *Slavoiidae*) группами. Большое разнообразие показывают ангвиморфы микроотряда *Platynota* (*Parasaniwidae*, *Saniwididae* и *Cherminotidae*). Последняя группа также обычна в кайнозое: *Parasaniwidae* (палеоцен) и *Varanidae* (начиная с раннего эоцена).

Игуании в позднем мелу представлены очень разнообразно. Они включают тейюморф (*Tupinambidae*), мозазаврий (*Paravaranidae*), игуаноморфных (*Phrynosomatidae* s.l., *Temujiniidae*, *Polrussiidae*), агамообразных (*Adamisauridae*, *Isodontosauridae*) и хамелеоморфных ящериц. Последние представлены микроотрядами *Macrocephalosauria* (*Gilmoretiidae*, *Cherminosauridae*, *Mongolochamopidae* и *Pyramicephalosauridae*) и *Priscagamia* (*Priscagamidae*, *Gladidenagamidae* fam. nov., *Pleurodontagamidae*). Хамелеоморфы – основная доминирующая группа в позднем мелу.

Доминантами палеогена становятся представители микроотряда *Pachyglossa* (*Agamidae*, *Changjiangosauridae* и *Uromastycidae*).

В среднем эоцене впервые баланс ископаемых и современных семейств выравнивается, а в раннем олигоцене смещается в пользу последних. Ископаемые семейства полностью исчезают к началу неогена.

Глава V

Ящерицы в биоценозах мела и палеогена Центральной Азии

В главе рассмотрены проблемы, связанные, прежде всего, с реконструкцией особенностей биологии и условиями распространения ящериц в прошлом. Немногие доступные для анализа данные тем не менее позволяют внести в обсуждение отдельные интересные факты и заключения. Ряд из них касается некоторых проблем физической экологии ящериц, их питания, предпосылок и особенностей появления и распространения.

Некоторые особенности биологии ящериц в свете данных палеонтологии

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ящерицы известны как преимущественно дневные животные с невысокой продолжительностью жизни (у небольших форм она не превышает трех лет; некоторые крупные формы живут до 50–70 и более лет). Разнообразие и численность представителей группы закономерно возрастает от приполярных широт по направлению к экватору. При этом ящерицы способны обживать самые разные пространства, включая пустыни и полупустыни. Отдельные особи обитают на ограниченной территории, которая по площади часто коррелирует с размерами тела. Для охоты ящерицы могут использовать как горизонтальные, так и вертикальные поверхности: склоны, обрывы или стволы деревьев.

Об обитании на стволах деревьев в прошлом свидетельствуют находки ящериц в «среднемеловых» (альб-сеноманских или сеноманских) янтарях Бирмы. Остатки принадлежат нескольким таксонам, включая гекконид (*Cretaceogekko burmae* Arnold et Poinar, 2008). Для современных представителей последней группы характерна сумеречная и ночная активность, сопряженная с развитием крупных глаз. Судя по последнему признаку, *Noburogekko suchanovi* Alifanov, 1989 из апт – альба Монголии, гекконы уже в раннем мелу отклонились в своем поведении от типичной для ящериц дневной активности (Daza et al., 2012b).

В отличие от гекконид, у сцинкоморфа *Slavoia darevskii* Sulimski, 1984 (*Slavoiiidae*) из позднего мела Центральной Азии глазницы редуцированы, что предполагает ослабление функции зрения. А. Сулимски (Sulimski, 1984) допускал для этой формы роющий или полуроющий образ жизни. Однако у современных специализированно роющих видов, кроме дегенерации зрения, преобразуется череп и редуцируются конечности. У славоии этих изменений нет. Возможно, она обитала в подземных пустотах или норах других животных. В целом безногих и специализированно роющих ящериц в мелу и палеогене на территории Центральной Азии не обнаружено.

Околоводная растительность с обилием разнообразных насекомых привлекает многие виды современных ящериц. Некоторые из них умеют хорошо плавать, используя водное пространство для поиска пищи или для временного укрытия. Связь ископаемых ящериц с прибрежными условиями

в прошлом также была тесной, что следует из факта ископаемых находок. Именно она привела к появлению семейства Mosasauridae, представители которого приспособились к облигатному плаванию и приобрели преобразованные в ласты конечности. Относительно недавно у ящериц этого семейства установлено наличие гипоцеркального плавника по отпечатку кожной складки на конце хвоста (Lindgren et al., 2013). Попутно заметим, что в последнее время появилось много новых сведений о покровах мозазаврид – например, из Ливана (Caldwell, Dal Sasso, 2004; Caldwell, 2006) и Северной Америки (Lindgren et al., 2011). У них ромбовидное строение чешуй, которые, кроме этого, перекрываются и иногда несут дорсальный киль. Отметим, что ископаемые данные о покровах наземных ящериц в виде отпечатков на породе крайне редки, но известны в одном случае из раннего мела Китая (Evans, Wang, 2007). Водный или полуводный образ жизни вели представители еще двух мозазавроидных семейств (Dolichosauridae и Aigialosauridae), распространение которых предшествовало экспансии Mosasauridae. О других специализированно водных ящерицах точно не известно.

Т е п л о в о й б а л а н с. Как и все пресмыкающиеся, ящерицы имеют низкий энергообмен, или пойкилотермны. Кроме энергии пищи, для них важны внешние источники тепла: температура субстрата и солнечная радиация. В регуляции теплового баланса активную роль играет поведение, связанное с выбором наиболее благоприятного микроклимата. Имеет значение и окраска, маскирующий фактор которой более важен, чем ее связь в связи с тепловым балансом (Шмидт-Ниельсен, 1972).

При обсуждении энергетического баланса ящериц существенное значение имеет углеводный обмен, источником которого является гликоген, запасаемый в печени и мышцах. Гликогенолиз – обычная форма продуцирования энергии при мышечной активности у низших тетрапод (Шилов, 1985). Однако его использование приводит к кислородной задолженности, которая затем постепенно исчезает. В биологии ящериц существенны суточные и сезонные циклические изменения жизнедеятельности. В периоды снижения активности и летаргии они расходуют запас жира, накопленный в течение благоприятного периода. Для крупных форм зависимость от температуры окружающей среды снижается в силу так называемой инерциальной гомойтермии. Она возникает вместе с увеличением размеров тела и позволяет дольше удерживать высокую температуру за счет более медленной теплопотери, чем у мелких форм.

В палеонтологии проблема теплового баланса возникает при обсуждении поздне меловых мозазаврид, которых, кроме способности к плаванию, характеризует гигантизм. Недавно для этой группы было допущено наличие постоянной гомойтермии (Lynn Haller Jr et al., 2016). Гипотеза строится на основе реконструкции (по содержанию стабильного изотопа кислорода, выделенного из эмали зубов) прижизненной температуры тела трех родов группы из сантон-кампанских отложений Алабамы и Южной Дакоты (США): Clidastes, Platecarpus и Tylosaurus. Температура тела всех форм оказалась распределена в интервале 33.1–36.3 °C. Ранее для мозазаврид отмечали более широкий диапазон: 33–41 °C (Bernard et al., 2010). Температура была выше, чем у лучеперой рыбы Enchodus (28.3 °C), но ниже, чем у ис-

копаемой зубастой птицы *Ichthyornis* (38.6 °C), остатки которых происходят из тех же отложений. Эндотермия допускается на основании большого диапазона размеров (примерно от трех до девяти метров) сравниваемых видов (но не индивидуальных серий видов) при небольшом разбросе реконструированной температуры их тела. Заметим, что современные ящерицы максимально активны при температуре тела 30–40 °C (Шмидт-Ниельсен, 1972), что не выделяет мозазаврид в особое положение. Проблема терморегуляции встает также в связи с широким распространением последних. Остатки мозазаврид открыты на южных оконечностях Южной Америки и Африки (Polcyn et al., 2014), а также в приполярных широтах (в Азии они известны на Чукотке: Алифанов, Грабовский, 2017), что естественно, учитывая теплоту мезозойских морей.

Р а з м н о ж е н и е. Подавляющее большинство современных ящериц откладывает яйца (от одного-двух у мелких и до нескольких десятков у крупных видов) с кожистой оболочкой, которая к моменту вылупления может истончаться (например, у сцинка *Saiphos equalis* почти до 46 процентов: Laird et al., 2019). Случай нетипичной стратегии размножения связан с партеногенезом (т. е. поддержанием численности популяции самками, способными размножаться без участия самцов, что обычно в разреженных популяциях), развитием твердой оболочки яиц и живорождением.

Интересно открытие серии изолированных яиц ящериц (всего их в разное время обнаружено семь) из отложений раннего мела Таиланда. Яйца имеют эллипсоидную форму (длинный диаметр наиболее крупного яйца составляет 18 мм) и бугорчато-ямчатую скульптуру поверхности скорлупы. Первоначально находки были определены к динозаврам (Buffetaut et al., 2005). Однако переизучение материала с использованием современной приборной техники показало наличие внутри некоторых яиц костей скелета эмбрионов именно ящериц на поздней стадии развития. Костные остатки позволяют отнести находки к представителю инфраотряда *Anguimorpha* (*Platynota*: Fernandez et al., 2015; по нашим впечатлениям, они принадлежат ископаемому семейству *Dorsetisauridae*).

Скорлупа отличается наличием утолщенного кальцифицированного слоя. Наиболее близко такое строение воспроизводится у современных гекконов. У последних скорлупа состоит из минерализованного слоя (толщина примерно 350 мкм), в котором неравномерно развиты кальцитовые компоненты в виде столбчатых образований. В скорлупе гекконов также отмечены узкие и значительно разветвленные каналы (Packard, Hirsch, 1989), выполняющие респираторную роль.

Для ископаемых яиц из Таиланда характерно формирование неразветвленных поровых каналов (широких в основании и узких ближе к поверхности) и изменение ориентации осей известковистых столбиков в зависимости от близости их к вершине поры. Каналы выходят на вершине бугорков, сформированных кальцифицированным слоем. Если не считать разветвление каналов, то находка из Таиланда иллюстрирует параллелизм при формировании необычного типа яичной скорлупы у двух филогенетически разобщенных (т. е. отдаленно родственных) таксонов ящериц (Fernandez et al., 2015).

Еще одна форма размножения у ящериц связана с живорождением. В современности она отмечена в составе всех основных стволов сквамат (известно около 100 случаев), кроме платинот. При живорождении яйца, облаченные в тонкую кожистую оболочку, развиваются внутри тела материнского организма. Ящерицам свойственно и настоящее живорождение, при котором эмбрионы получают питание через сосудистое сплетение в стенках яйцеводов. В целом такая особенность позволяет самке поддерживать эмбрионы в температурном режиме более высоком, чем температура среды (Blackburn, 2000). Однако при этом происходит снижение собственной выживаемости через ограничение подвижности. Связь с водоемом позволяет повысить безопасность снизивших быстроту движения и поворотливость беременных самок. Данное направление эволюции установлено с помощью соответствующих находок сразу у нескольких вымерших групп специализированно водных пресмыкающихся. К их числу относятся остатки молоди внутри скелета (тела) самки. Среди ящериц последние отмечены у представителей вымершего семейства Mosasauridae (Bell et al., 1996) и у родственных им также вымершим Aigialosauridae (Caldwell, Lee, 2001).

В отношении ископаемых наземных ящериц известна редкая находка (экз. IVPP, № V 18005) скелета беременной самки *Yabeinosaurus* [cf.] *tenuis* Endo et Shikama, 1942 (Ardeosauridae; опред. автора) из серии Джебхол (баррем – апт) в северо-восточном Китае (Wang, Evans, 2011). Длина тела этой раннемеловой формы без хвоста составляет 192 мм (известны ее представители длиной до 300 мм). В «утробе» матери удалось установить наличие 15 эмбрионов поздней стадии развития.

Типы питания у вымерших форм

Особенности питания современных групп. Основной объект питания ящериц – разнообразные насекомые и их личинки (энтомофагия). В рацион группы также нередко входят другие беспозвоночные животные: черви, моллюски, пауки и ракообразные. Для крупных форм объектом охоты служат мелкие позвоночные. У ящериц известны также многочисленные примеры питания растительностью. В их число входят мягкие части (почки, листья, но чаще генеративные части растений). Корм такого рода составляет рацион подавляющего числа видов. Строго растительных форм среди ящериц немного – не более одного процента (Cooper, Vitt, 2002). Растительную пищу употребляют даже несколько видов варанид (например, австралийский *Varanus primordius*). Узкая специализация в питании ящериц редка. Например, морские игуаны (*Amblyrhynchus cristatus*) предпочитают один вид водорослей. Некоторые ящерицы поедают только муравьев или термитов. Для отдельных видов отмечена смена диеты в связи с изменением сезона или индивидуального возраста.

В целом вариации диеты у современных форм не сопровождаются значительными изменениями строения зубов, а имеющиеся отклонения от, видимо, исходного конического типа зубов не ведут к резкой смене специализации питания. Однако одонтологического однообразия у ящериц также

нет. Как нами отмечено, зубы у них нередко формируют двух- и трехвершинность. В некоторых случаях они приобретают притупленность и увеличиваются в размерах (иногда вблизи угла рта, т. е. в области, где челюсти развивают максимальную силу сжатия). Такие зубы встречаются у представителей разных семейств. Последний тип обычно связывают со склеротизированной добычей (ракообразные и улитки). Однако чаще такие ящерицы предстают всеядными, а не узкоспециализированными к duroфагии формами (Estes, Williams, 1984). Случаи сокращенного (видимо, вторично) числа зубов конической формы у современных ящериц также имеют место. Эти особенности отмечают у специализированно роющих видов.

Переход на растительный тип корма у ящериц также не сопровождается видимыми морфологическими адаптациями, хотя эффективность работы челюстного аппарата повышается за счет преобразования зубов. У *Iguanidae s.str.*, среди которых высок процент растительноядных форм, преобладает тип с многовершинным строением верхушки, который облегчает отрыв части растительного корма за счет режущего эффекта. У растительноядных макротейид родов *Teius* и *Dicrodon* две вершины зубов развернуты поперечно к оси челюсти. Такой тип, как можно предположить, облегчает предварительную перфорацию потребляемого корма.

Кроме этого, было замечено (Pough, 1973), что растительноядные ящерицы, как правило, крупнее насекомоядных. При этом для форм весом 50–100 г характерно облигатное хищничество, в то время как растительноядность обычно свойственна представителям группы весом более 300 г. Тенденция потреблять больше растительной пищи по мере увеличения размеров тела объяснима отказом от повышенных расходов энергии в связи с возрастающей сложностью поимки добычи. Более современные данные показывают, что указанная закономерность не может быть отнесена к ящерицам-фруктоядам (Valido, Olesen, 2019).

На форму зубов у ящериц способна влиять сменность, которая происходит в норме всю жизнь и ограничивает возможность прямой адаптации зубной системы к тому или иному типу корма. Только подавление данного процесса позволило создать «агамам» и «хамелеонам» систему в виде стригуще-режущего взаимодействия челюстей (зубы верхней челюсти лингвальной частью при закрывании пасти закрывают свободное межзубное пространство нижней челюсти снаружи, скользят по нижнечелюстным зубам и располагаются между ними, нередко соприкасаясь с зубной костью). Такой тип строения позволяет не только раздавливать, но и расчленять грубый корм (вскрытые желудки некоторых видов агамид показывают наличие надрезанных надкрылий жуков и растительных компонентов: Воробьева, Чугунова, 1995). Вероятно, замедление сменности в онтогенезе было свойственно поздне меловым полиглифанодонтиям из Северной Америки и Европы, у которых отмечена поперечная многовершинность зубов (Nydam, Cifelli, 2002; Makádi, 2006). Развитие у ящериц двух- и трехвершинности может быть объяснено не столько с точки зрения адаптации зубов к какому-либо типу пищи, сколько в результате замедления процесса сменности. Не исключено, что именно эта особенность лежит в основе многих процессов эволюции зубной системы ящериц.

Разнообразие зубов у ископаемых ящериц Центральной Азии. Данные палеонтологии позволяют проследить изменение строения зубов ящериц с течением времени. Закономерность состоит в том, что для ранних юрских ящериц, в том числе Центральной Азии, отмечены преимущественно формы с одновершинными зубами. В раннем мелу впервые появляются редкие формы с двух- (*Xenostius futilus* Alifanov, 2019, Xenosauridae) и даже с трехвершинными (*Khereidia aptiana* Alifanov, 2019, Globauridae) зубами. По строению ланцетовидных зубов выделяются *Dorsetisauridae*. Один их вид – *Kuwajimalla kagaensis* Evans et Manabe, 2008 (баррем – апт Японии) – показывает развитие по режущим кромкам челюстных зубов относительно крупных зубчиков (Evans, Manabe, 2008). Подобный тип строения известен у птицетазовых динозавров. У них он интерпретирован как признак растительнойности.

В позднем мелу разнообразие типов строения зубов у ящериц возрастает. Среди ископаемых форм Монголии, кроме мелких и близких по форме к коническому состоянию зубов (обычно свидетельствуют о преимущественной насекомоядности) у гекконид и некоторых сцинкоморф, отмечены зубы лопаткообразной формы (видимо, необходимы для сжимания добычи челюстями без ее перфорации): *Carusiidae* (Scincomorpha), *Gilmoreteiidae* (Macrocephalosauria), *Pleurodontagamidae* (Priscagamia) и *Isodontosauridae* (*Pachyglossa*) и палеогеновых *Changjiangosauridae* (*Pachyglossa*). Трехвершинные зубы известны у представителей семейств *Pyramicephalosauridae* (Macrocephalosauria), *Temujiniidae*, *Phrynosomatidae* и *Polrussiidae* (Iguanomorpha), *Leptochamops* sp. (Tupinambidae). Для *Mongolochamopidae* (Macrocephalosauria) характерна неполная трехвершинность, т. е. развитие боковых плечей центральной вершинки без оформления глубоких вырезов или разделительных фасеток. Отмечены также многовершинность (*Gilmoreteiidae*) и поперечная ориентация вершущек зубов у *Cherminosauridae* (рис. 21, 22). Заметная «моляризация» задних зубов при сокращении общего числа зубов отмечена у *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972 (*Adamisauridae*). Гетеродонтия и элементы стригуще-режущего типа укуса сформированы прискагамами семейства *Priscagamidae*, особенности строения зубной системы которых сходны, но предшествуют современным агамидам (рис. 20).

В палеогене разнообразие морфологических типов зубов у центральноазиатских ящериц снижается, что сопряжено с понижением таксономического разнообразия группы. На этом фоне процветают представители пахиглосс, которые демонстрируют утрату сменности. Другие таксоны обладают либо коническими (вараниды рода *Saniwa*, игуаноморфы семейства *Arretosauridae*), либо притупленными (*Glyptosauridae*) зубами. *Lacertidae* – одна из палеогеновых групп, у которой отчетливо выражена трехвершинность. Она также характерна для многих представителей таксона *Pachyglossa*.

В целом для наземных ископаемых ящериц Центральной Азии установлены различные типы строения зубов и, следовательно, питания, известные у современных форм: насекомоядность, растительнаядность и плотоядность. Скорее всего, для позднемеловых ящериц Центральной Азии име-

ла место микрофагия (под термином мы имеем в виду питание наземными общественными насекомыми; свойственна современным *Moloch* или *Phrynosoma*, которые обладают небольшими общими размерами и субтреугольной головой). К последней категории можно отнести позднемеловых *Phrynosomimus asper* Alifanov, 1996 (*Priscagamidae*) и *Gladidenagama semiplena* Alifanov, 1996 (*Gladidenagamidae* fam. nov.). Полифагами с элементами дуорофагии можно признать представителей *Mongolochamopidae* (например, *Barungoia vasta* Alifanov, 1993; *Dzhadochosaurus giganteus* Alifanov, 1993), а также адамизавра (*Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972, *Adamisauridae*). Все эти формы по типу зубной системы оказываются весьма близки к разным современным макротейидам, которые в целом склонны к полифагии (Berkovitz, Shellis, 2017a).

П л о т о я д н о с т ь. Ящерицы играют важную роль в питании современных позвоночных. О том, что так же было в прошлом, предположить несложно, но прямо об этом свидетельствует находка скелета ящерицы *Bavarisaurus macrodactylus* Hoffstetter, 1953 (*Bavarisauridae*) из поздней юры Германии в области желудка тероподного динозавра *Compsognathus longipes* Wagner, 1859 (Ostrom, 1978). Находка свидетельствует о том, что для теропод ящерицы представляли собой доступный и, видимо, постоянный тип добычи, особенно для небольших, среднеразмерных форм или для молодежи гигантских форм разных групп.

Наиболее специализированными по плотоядности среди ящериц являются платиноты. У современных варанид зубы острые и загнуты назад, а иногда формируют выделенные и зазубренные кромки (у некоторых форм отмечено формирование притупленных зубов: Berkovitz, Shellis, 2017a). Однако с эволюционной точки зрения функциональная взаимосвязь между строением зубной системы и типом добычи у платинот, возможно, формировались не сразу. Она вполне могла сложиться на фоне, например, питания преимущественно мягкотелой беспозвоночной добычей. Переход на мелких позвоночных для платинот – автоматическое следствие укрупнения размеров.

Повышенный уровень аэробного метаболизма обнаружен у некоторых современных видов варанид по сравнению с другими группами ящериц. С названной особенностью связывают способность к продолжительному по времени поиску добычи. По данным изучения австралийских варанид, наиболее выносливые формы обитают в условиях сухого климата (Clemente et al., 2009), т. е. там, где плотность распределения потенциальной добычи ограничена.

Первые платиноты появляются в самом начале позднего мела на территории Центральной Азии и Северной Америки. Некоторые представители этой группы в составе разных семейств достигали размеров, сравнимых с размерами современного полосатого варана (*Varanus salvator*). Длина последнего составляет примерно два метра, что позволяет ему охотиться на такую крупную добычу, как обезьяны, выдры и даже мелкие олени. Сходные довольно крупные размеры известны у отдельных представителей меловых *Cherminotidae* (*Estesia mongoliensis* Norell et al., 1992) и *Parasaniwidae* (*Parasaniwidae* gen. indet.).

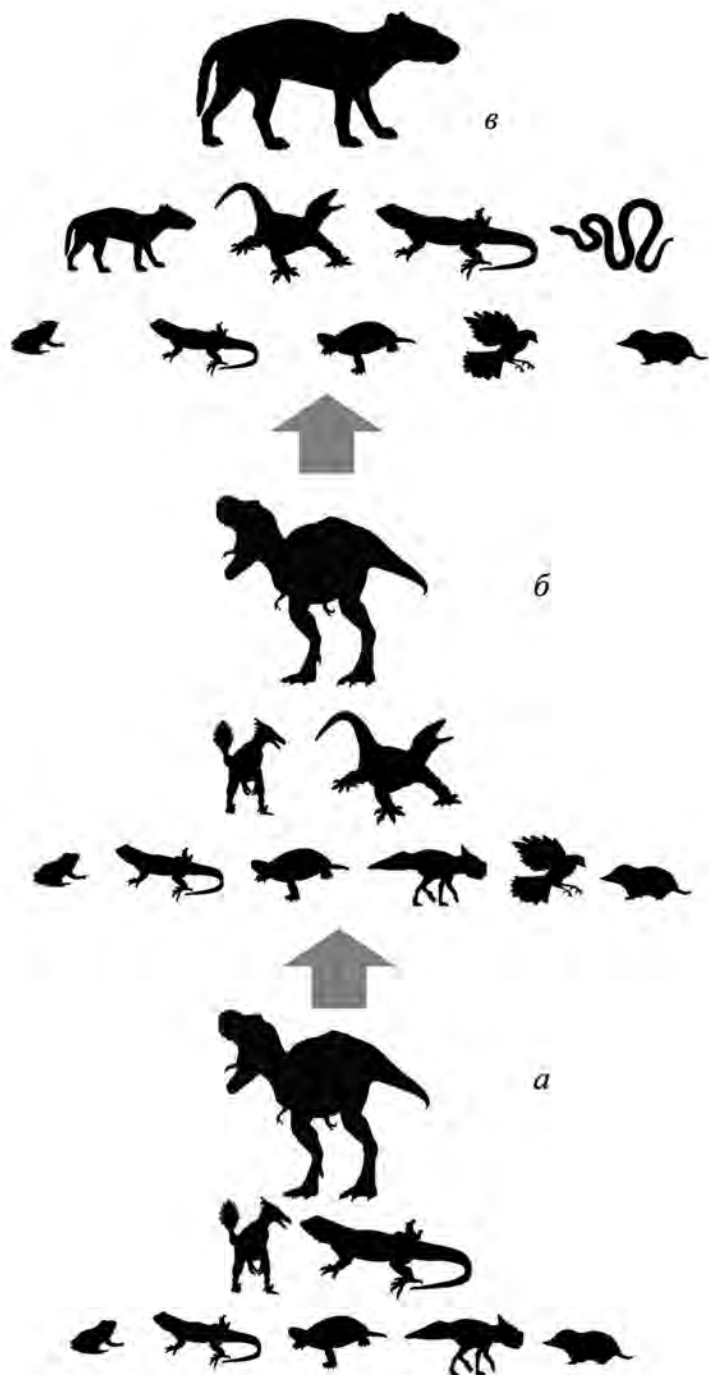


Рис. 130. Завоевание ящерицами плотоядной ступени (средняя часть пирамиды) консументов второго порядка: *a* – семейство *Hodzhakuliidae* (*Scincomorpha*) в раннем мелу; *б* – семейства *Parasaniwidae*, *Saniwididae*, *Cherminotidae* в позднем мелу, *в* – семейства *Varanidae* (*Platynota*) и *Arretosauridae* (*Iguanomorpha*) в эоцене

Причина позднемелового разнообразия платинот, видимо, связана с большими разнообразием и биомассой мелких позвоночных, включая собственно ящериц. В конце кампана разнообразие платинот Центральной Азии снизилось до одного семейства – *Parasaniwidae*. В эоцене на арену эволюции вышли *Varanidae*. В Центральной Азии они были сначала представлены относительно небольшой формой подсемейства *Saniwinae* (*Saniwa* cf. *encidens*), близкой по размеру к серому варану (*Varanus griseus*). Со среднего эоцена проявляет себя более крупная *Saniwa* cf. *grandis*.

Гигантизм установлен у *Varanus komodoensis* (длина тела доходит до трех метров) и у *Varanus priscus* Owen, 1859 (мегалания) из плейстоцена Австралии (пять с половиной метров: Fry et al., 2009). В обоих случаях сверхкрупные размеры связаны с отсутствием высокоорганизованных конкурентов. Для ископаемых платинот Центральной Азии гигантизм не выявлен, что, несомненно, обусловлено их конкуренцией с тероподными динозаврами в мелу и хищными плацентарными млекопитающими в палеогене (рис. 130).

Отдельным современным платинотам свойственна ядовитость. У ядозуба (*Heloderma*) в области нижней челюсти сформированы ядовитые железы. Яд, содержащий гемо- и нейротоксины (Fry et al., 2012), выделяется при жевательных движениях. При укусе он стекает в тело жертвы по специальным канавкам на зубах. У некоторых видов варанид ядовитые компоненты являются частью секрета слюнных желез. Слюна задерживается в сформированных в основании зубов складках дентина (характерны для разных групп платинот) и вводится в тело жертвы во время укуса. Этот механизм описан для комодского варана (Fry et al., 2009). Ядовитость предположена для эстесии (*Estesia mongoliensis* Norell et al., 1992) из позднего мела Монголии (Norell et al., 1992). На зубах этой формы проводящих яд желобков, как у ядозуба, нет, но выражено повышенное число складок дентина в основании зубов. Их наличие не исключает ядовитости, но и не является ее строгим доказательством.

Плотоядность возникала не только у платинот. Из нашего опыта изучения ископаемых ящериц Центральной Азии примечательны два примера. В раннем мелу увеличением размеров до средних и платинотовидным строением зубов (заостренность, немногочисленность и большая высота) выделялись сцинкоморфы семейства *Hodzhakuliidae* (табл. VII; рис. 130, а). Ходжакулииды вымерли вместе с появлением собственно платинот в начале позднего мела. В палеогене плотоядными были, предположительно, игуаноморфы вымершего семейства *Arretosauridae*. Его типовой род – *Arretosaurus* Gilmore, 1943 (рис. 54, а–г) – отличался довольно крупными общими размерами, а также острыми и субплевродонтными по прикреплению зубами (рис. 130, в).

Экологические предпосылки возникновения ящериц

Юрский кризис и распространение завропсид. Первые настоящие ящерицы появляются во второй половине юры, т. е. фактически после среднеюрского кризиса разнообразия наземных тетрапод, во время которого произошло беспрецедентное снижение разнообразия всех групп на семейственном и родовом уровнях. Кризис проходил на фоне сравнительно спокойных внешних условий, при которых не отмечено ни крупных трансгрессий или регрессий, ни вулканической активности и климатических перемен. Насекомые, чутко реагирующие на смену растительности, также не испытывают в начале средней юры значительной перестройки (Каландадзе, Раутиан, 1983, 1993). Все же отметим, что по времени кризису соответствовал распад зоогеографической Пангеи на Гондвану и Афроравизию (Каландадзе, Раутиан, 1992; Kalandadze, Rautian, 1997).

Юрский кризис разнообразия тетрапод оказался подготовлен предыдущими стадиями их эволюции. Вслед за Э. Олсоном (Olson, 1966) следует обратить внимание на то, что в конце палеозоя существовало три типа сообществ наземных тетрапод: водные, околородные (пеликозавры и терапсиды: Theropsida) и наземные (лепидозавры и архозавры: Sauropsida). В триасе произошла экспансия завропсид. В наземных сообществах хищных теропсид – териодонтов – вытеснили текодонты (Thecodontia), на смену которым, в свою очередь, пришли хищные динозавры (Theropoda). Две последние группы проделали путь в сторону усовершенствования локомоции. В результате «победу» одержали облигатно двуногие тероподы (Раутиан, Сенников, 2001). Конкуренция проходила на фоне нарастающей с начала мезозоя аридизации, которая продолжалась и в раннем мелу (в условиях в целом прохладного климата). Изменения состава коснулись животных крупного, среднего и небольшого размера. В составе теропсид появились и вошли в число доминант млекопитающие, а среди завропсид – черепахи и лепидозавры. Последние, наряду с динозаврами, птерозаврами и крокодилами, стали определять разнообразие мезозойских тетрапод юры и мела на суше и в море.

В основе эволюции всех основных стволов пресмыкающихся, в том числе ящериц, очевидно, стояла насекомоядность (Родендорф, 1970), которая была подготовлена ростом разнообразия и биомассы насекомых (для них отмечен монотонный рост разнообразия с начала мезозоя и более чем двукратное его увеличение в течение триаса и юры: Дмитриев, Жерихин, 1998; Алексеев и др., 2001). Последние способны заселять любые станции и среды (обусловлено в целом небольшими размерами в пределах от нескольких миллиметров до 15–20 см), а также активно использовать в качестве пищи почти любые органические ресурсы. Ряд групп (равнокрылые и двукрылые) обладает ускоренным развитием (одно поколение может развиваться за несколько недель).

В нише мелких насекомоядных хищников конкурентами ящериц могли быть Eolacertilia (иногда их относят к ящерицам: Estes, 1983a; Татарин, 2006). Считается, что в триасе последняя группа испытала дополнительный подъем вместе с появлением в их составе форм, оснащенных реберными

«крыльями», как у современного *Draco volans* (Agamidae): *Kuehneosaurus latus* Robinson, 1962 (Англия) и *Icarosaurus siefkeri* Colbert, 1966 (США). Недавно из раннего мела Китая установлен *Xianglong zhaoi* Li et al., 2007, который, судя по сокращенному числу позвонков, может принадлежать не ящерицам, как заключено в первоописании (Li et al., 2007), а к эолацертилиям (сохранность единственного образца не позволяет сделать точное таксономическое определение). *Sphenodontidae* (*Rhynchocephalia*), представленные в современности одним видом, также конкурировали с ящерицами в юре и в мелу.

Экосистемная связь цветковых растений и ящериц. Отчасти эту связь иллюстрирует ход восстановления биоты острова Кракатау (41 км от о-ва Ява), разрушенного в 1883 г. вулканическим взрывом на две трети. На оставшейся части острова все живое погибло. Почти через 40 лет видовое разнообразие в значительной мере восстановилось. Пионерами заселения в первые три года стали 12 видов мхов и 50 видов цветковых растений. Еще через три года на Кракатау появились насекомые (мухи, клопы, жуки) и ящерицы (Гептнер, 1936). На прямую связь ящериц и цветковых указывает употребление в пищу сочных листьев и генеративных частей цветковых растений современными формами. Помимо этого, для ящериц известны случаи опыления цветковых и рассеивания семян съеденных плодов (Olesen, Valido, 2003; Valido, Olesen, 2019). О возможной растительнойядности у меловых центральноазиатских форм сказано выше.

Покрытосеменные растения появляются в палеонтологической летописи во второй половине раннего мела. Экспансия цветковых продолжалась в позднем мелу на фоне постепенного угасания разнообразия голосеменных и закончилась тотальным господством в кайнозое. По мнению В.В. Жерихина (1978), покрытосеменные приобрели конкурентоспособность на основе насекомоопыления, выгодного для растений с низкой плотностью популяций. Скорее всего, уже на первых этапах своей эволюции они привлекали к себе через насекомых – мелких позвоночных, включая ящериц. Связь эволюции цветковых и ящериц определяется через совпадение начала их экспансии в раннем мелу. Широкому распространению покрытосеменных предшествовало формирование энтомофильности у голосеменных (кейтониевых, беннетитовых) растений (Красилов, 1972, 1989). Можно предположить, что именно это обстоятельство сопровождало появление первых ящериц в средней юре.

Развитие разнообразия ящериц Центральной Азии в мелу и палеогене

Общие данные. Динамика разнообразия ящериц в прошлом изучена слабо. Однако такая задача объективно встает на повестку дня вместе с ростом ископаемых данных. Попытки представить некоторые результаты подобного рода для ящериц или для сквамат (в этом случае ящерицы представлены подавляющим числом видов) в целом имели место на материалах из Центральной Азии (Алифанов, 2000), Северной Америки (Nydham, 2013) и Европы (Rage, 2013). Для двух последних регионов разнообразие оценивалось по числу родов (включая змей, как часть таксона *Squamata*;

для мела число их таксонов незначительно), что обусловлено трудностями объяснения многих ископаемых находок к тому или иному семейству. Корреляция разнообразия группы и числа местонахождений также имеет место (рис. 131) и позволяет оценить условность общей картины. Например, для Северной Америки отмечены два пика разнообразия скватат в сеномане и в позднем кампане (Nydam, 2013). За последним максимумом произошло почти двукратное падение разнообразия группы в маастрихте, которое продолжилось и на мел-палеогеновой границе. Между двумя пиками формируется спад в сантоне (рис. 131).

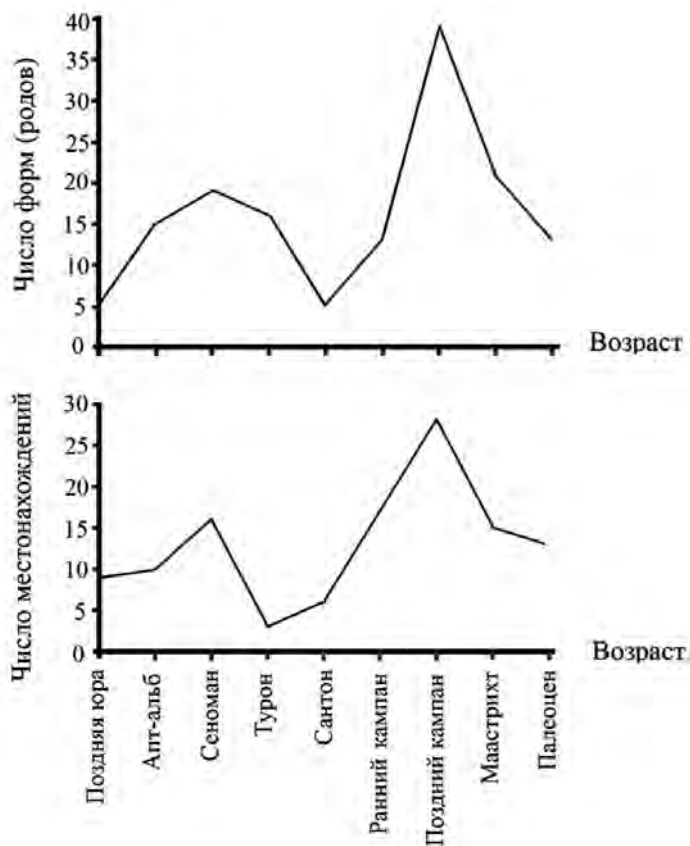


Рис. 131. Ход родового разнообразия скватат во времени по данным из Северной Америки и совпадение его изменений от числа местонахождений (приведено по: Nydam, 2013, фиг. 17; с изменениями).

Для Северной Америки также специально рассмотрено разнообразие ящериц на мел-палеогеновой границе (Longrich et al., 2012). Возможность такого подхода определяется наличием костеносных отложений соответствующего возраста, практически отсутствующих в других регионах мира. Однако, вопреки заключению исследования, мел-палеогенового вымирания скватат на обозначенной территории убедительно показать не удастся. Речь идет

только о полном вымирании таксона 'Polyglyphanodontidae' (Tupinambidae, Mongolochamoridae, Polyglyphanodontidae). Границу мела и палеогена не пересекают также платиноты семейства Parasaniwidae (сохраняются в Центральной Азии) и макротейиды (сохраняются в Южной Америке). В целом лучше говорить о различиях по составу последовательных позднемеловых ассоциаций в Северной Америке как об обычном виде региональной смены доминант на фоне некоторого (возможно, всеобщего) понижения таксономического разнообразия.

В Европе на мел-палеогеновой границе изменений в составе чешуйчатых также установить не удастся. Однако это обстоятельство, очевидно, связано с недостатком данных. Для Европы замечен резкий рост разнообразия сквамат в эоцене вместе со становлением теплого климата. Судя по всему, здесь заметное (но не критическое) сокращение разнообразия ящериц произошло к началу олигоцена на фоне глобального эоцен-олигоценевого похолодания. По составу олигоценые скваматы Европы на пути к современному разнообразию имеют переходные черты (Rage, 2013).

Важным шагом стала попытка оценить динамику донеогенового разнообразия лепидозавров в мировом масштабе (Cleary et al., 2018). При этом основная сложность анализа видится в отсутствии равномерности данных. Фактически палеонтологическая летопись представлена большими временными разрывами и наличием пиков, которые реконструированы по находкам из лагерштеттов, представляющих собой местонахождения с исключительно обильными и качественными материалами. Последние достаточно редки. Тем не менее для сквамат удастся отметить в целом низкий уровень родового разнообразия от триаса до позднего мела. Исключение составляет небольшой пик в поздней юре. Большое число родов (почти 100) указано для кампана в целом. Этот показатель снизился в маастрихте и у мел-палеогеновой границы. В палеогене лепидозавры показывают два пика разнообразия: в раннем (более 70 родов) и позднем (более 60 родов) эоцене. В олигоцене число таксонов понизилось, но оставалось сравнительно высоким (рис. 132).

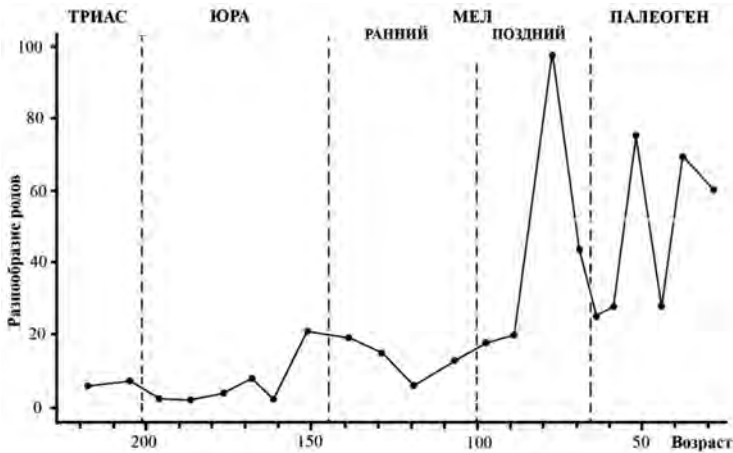


Рис. 132. Ход родового разнообразия наземных лепидозавров в мезозое и раннем палеогене по данным всего мира (по: Cleary et al., 2018, фиг. 1, а; с изменениями).

Особенности становления разнообразия ящериц в Центральной Азии. Материалы по ящерицам из Центральной Азии представлены из отложений, которые в других регионах находками бедны. Ключевыми для Центральной Азии являются данные из апт – альба, среднего кампана и среднего эоцена в Монголии, которые в мире практически отсутствуют. Ход изменения числа семейств в Центральной Азии (рис. 133) зафиксирован на основе данных, представленных в предыдущей главе. От графика, опубликованного нами ранее (Алифанов, 2000), новый отличается уточнением данных по находкам ящериц и возрасту позднемеловых местонахождений. Он, как и ранее, показывает ряд подъемов и спадов. Изменения иногда могут быть отражены контрастнее, если сравнивать друг с другом близковозрастные ассоциации (показано для мел-палеогеновой границы).

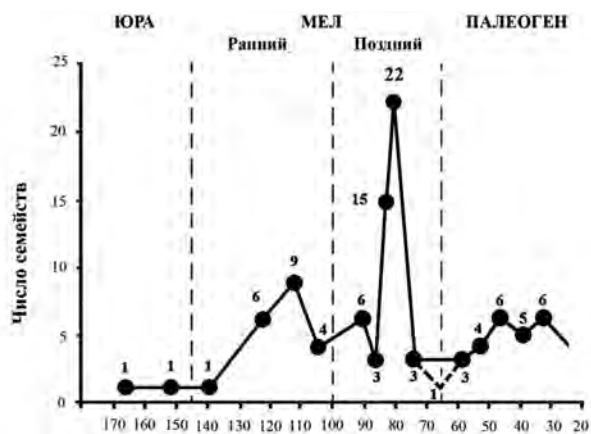


Рис. 133. Ход изменения разнообразия семейств ящериц Центральной Азии в мезозое и палеогене. Наклонные пунктиры вблизи границы мела и палеогена указывают на число общих таксонов при сравнении близковозрастных ассоциаций.

Первый подъем разнообразия ящериц Центральной Азии сформирован в апт – альбе. За ним стоит сохранение юрско-раннемеловых групп, распространенных на всех северных континентах и в Африке, а также появление на рубеже апта и альба новых эндемичных для раннего мела семейств. Апт-альбский подъем разнообразия сменяется спадом во второй половине альба. Соответствующая ему ходжакульская ассоциация показывает пониженное число семейств в рамках сложившегося ранее баланса разнообразия древних и новых групп.

В начале позднего мела у ящериц Центральной Азии формируется небольшой подъем разнообразия в туроне – коньяке. Между этим и последующим пиками наблюдается падение разнообразия, которое приходится на коньяк – сантон. Его природа трудно объяснима, но, как и в Северной Америке, она, видимо, связана с недостаточностью данных (позднесантонских местонахождений ящериц в Азии нет). Минимум был бы не столь резко выражен, как это показывает график, если учесть находки по ряду семейств реликтов юрско-раннемелового этапа, большая часть которых неожиданно проявляется в позднем мелу в джадохтскую и барунгойотскую эпохи.

Максимум разнообразия позднемеловых ящериц достигается в среднем кампане, в барунгойотское время. Он составляет 22 семейства, что является абсолютным показателем за всю историю группы. Пик сформировался вместе с появлением в ископаемой летописи Монголии и Центральной Азии в целом большого числа новых семейств. Переход от «джадохты» к «барунгойоту» (точки 15 и 22) на графике (рис. 134) внешне кажется постепенным. Однако по составу джадохтские и барунгойотские ассоциации очень близки (кроме отличия по числу таксонов, в «барунгойоте», например, отмечается выпадение такого элемента, как *Anguidae*). Отметим, что состав барунгойотской ассоциации реконструирован по находкам из небольшого числа уникально продуктивных местонахождений Монголии: Нэмэгэту, Хульсан, Хермин-Цав, Ухаа-Толгод.

На нэмэгэтинском этапе разнообразие ящериц резко снижается: число семейств падает более чем в семь раз – до трех. Еще один кризисный эпизод удастся выявить при сравнении нэмэгэтинской и позднепалеоценовых ассоциаций. В течение маастрихта и раннего палеогена разнообразие ящериц сокращается фактически до одного семейства – *Parasaniwidae*.

В палеогене наблюдается новый рост разнообразия ящериц с максимумом в среднем эоцене, которому соответствует шесть семейств. На средний эоцен приходится около 18 родов, что значительно выше, чем в палеоцене, раннем эоцене или раннем олигоцене. Еще один максимум по числу семейств возникает в раннем олигоцене. Сравнение среднеэоценовых и раннеолигоценых ассоциаций указывает на отсутствие их идентичности из-за выпадения в течение позднего эоцена (плохо представлен находками ящериц) из летописи одного элемента (*Changjiangosauridae*) и появлением в раннем олигоцене другого (*Lacertidae*). В позднем олигоцене разнообразие ящериц снова и достаточно радикально сокращается.

Сравнение графика на рис. 133 с графиком разнообразия ящериц в Северной Америке (рис. 131) и в мире (рис. 132) показывает несовпадение по апт-альбскому пику разнообразия, который выражен только в Центральной Азии. По всей вероятности, оно определяется ограниченной представленностью данных в других регионах. Интересно небольшое расхождение по возрасту кампанских пиков в Центральной Азии и Северной Америке. Высокое разнообразие среднеэоценовых ящериц из Центральной Азии входит, как кажется, в противоречие с другими данными. Новыми деталями общей картины следует считать спады в альб – сеномане и в конце кампана.

Таким образом, для ящериц Центральной Азии удастся выявить три подъема (в апт – альбе, среднем кампане и среднем эоцене) и три спада (в альб – сеномане, позднем кампане и в конце олигодена).

М е л о в ы е м а к с и м у м ы р а з н о о б р а з и я. При сравнении разнообразия ящериц в позднем мелу Центральной Азии и Северной Америки примечательно наличие пиков в среднем и позднем кампане, соответственно. При этом подъем количества семейств в среднем кампане (в джадохтское и барунгойотское время), о котором известно по данным из Монголии и Китая, выглядит более значительным, чем он предстает в позднем кампане Северной Америки, где максимуму соответствует десять семейств и примерно сорок родов сквамат. Несомненно, подъемы связаны со сложением

нескольких благоприятных факторов. Они, кроме полноты палеонтологической летописи, заключены в становлении благоприятной для эволюции группы среды в виде разнообразия биотопов и обилия источников питания, которые позволяли сосуществовать многим группам ящериц.

Заметим, для позднего мела Центральной Азии отмечены ландшафтные изменения, которые, видимо, начались еще в конце раннего мела. Особенно активно они происходили на территории Монголии. Здесь в начале позднего мела южная и юго-восточная части страны вступили в эпоху медленного прогибания, которое сопровождалось увлажнением климата и развитием речной сети. Процесс общего погружения гобийских регионов Монголии иногда, видимо, приводил к опусканию ниже уровня Мирового океана. В наиболее низких районах возникали мелководные Озерные бассейны, которые обладали сложной конфигурацией береговых линий. В засушливые эпохи бассейны существенно сокращались по площади, а на их месте происходило перевевание донных песков (Шувалов, 1982).

Одна из причин повышения разнообразия ящериц заключена в том, что в пределах обширного гобийского прогиба (в экологии обособленную по условиям территорию иногда описывают как материковый «остров»; в качестве таковых принимаются изолированные биотопы, например, Озера, горы, лес, пустыня и т. д.: Пианка, 1981) ящерицы в отдельные эпохи могли составлять относительно замкнутое сообщество, в котором рост их разнообразия активно стимулировала межгрупповая конкуренция. О деталях этой конкуренции судить сложно, но следует отметить, что ряд семейств обсуждаемой группы отличался высоким родо-видовым разнообразием, особенно в составе «молодых» таксонов из микроотрядов *Platynota*, *Macrocephalosauria* и *Priscagamia*.

Поздне меловое разнообразие ящериц Центральной Азии показывает наличие в их ассоциациях не только новых семейств, но и реликтов юрско-раннемелового этапа (например, *Eoxantidae*, *Paramacellodidae*, *Temujiniidae*, *Globauridae*). Последние группы, очевидно, не исчезли полностью, выйдя на арену эволюции в максимально благоприятную для ящериц эпоху. Их полное вымирание в дальнейшем свидетельствует о проявлении кризисных факторов, которые до этого себя, по крайней мере, во всем объеме, не проявляли.

На разнообразие ящериц мела влиял благоприятный климат. Как известно, от начала мезозоя и почти до конца палеогена он носил безледниковый характер, хотя иногда испытывал значительные колебания, в результате чего нередко менялись как температурный режим, так и влажность. Перемены имели место в меловое время, т. е. в период достижения ящерицами максимума их разнообразия.

Существует несколько вариантов климатической градации мела. Например, по Б. Хуберу и др. (Huber et al., 2002), с позднего альба до позднего сеномана климат был «теплым» (усредненная температура вод вблизи океанического дна, или психросферы, составляла 16 °С; в современности она примерно соответствует средней температуре воды в высоких широтах, где колеблется от -0.5 °С до +5 °С), с позднего сеномана до раннего кампана – «жарким» (18–19 °С), а со среднего кампана до конца маастрихта – «прохлад-

ным» (9–11 °С). Н.М. Чумаков (2004а), обращая внимание на соотношение площадей гумидных и аридных поясов, отмечает существование «аридного прохладного» климата до альба, «гумидного теплого» – в течение альба – кампана и «гумидного прохладного» – в кампане – маастрихте (рис. 134).

ВОЗРАСТ	Huber et al., 2002	Чумаков, 2004а
Маастрихт	Прохладный	Гумидный прохладный
Кампан		
Сантон	Жаркий	Гумидный тёплый
Коньяк		
Турон		
Сеноман	Тёплый	
Альб		
Апт		Аридный прохладный
Баррем		
Готерив		
Валажжн		
Берриас		

Рис. 134. Варианты климатической градации мела по разным авторам.

Следует обратить внимание на совпадение возникновения пиков разнообразия центральноазиатских ящериц в мелу и границ теплого гумидного климата. Эти пики разнообразия группы, включая апт-альбский, точно или примерно совпадают с температурными максимумами в мелу, реконструированными В.А. Захаровым (2002) по разным данным из северной Сибири, т. е. там, где колебания температурного тренда были достаточно четко выражены (рис. 135).

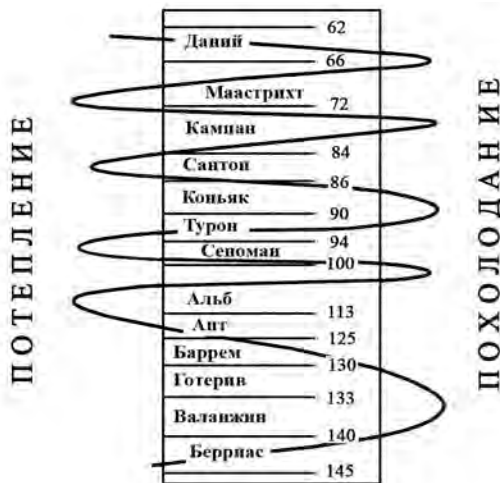


Рис. 135. Флуктуации температурного тренда в мелу на севере Сибири (по: Захарову, 2002, с изменениями).

Причину некоторого смещения кампанского пика разнообразия ящериц по сравнению с потеплением в сантоне определить трудно, но, возможно, она связана с условиями формирования захоронений (в Центральной Азии редки местонахождения сантонского возраста с остатками позвоночных, что является также следствием аридизации, во время которой число палеонтологических захоронений снижено). Если так, то, скорее всего, пик разнообразия ящериц в середине кампана более точно соответствует реальному подъему в позднем мелу, тогда как пик в конце кампана, реконструируемый по североамериканским данным, не исключено, соответствует начавшемуся спаду разнообразия ящериц, который отчетливо виден только по данным из Центральной Азии. Кроме того, рост разнообразия ящериц в кампане может быть прямым следствием изменения климата в сторону гумидности, на фоне которой происходил рост числа местонахождений.

С п а д ы р а з н о о б р а з и я. Более четко кривые разнообразия ящериц Центральной Азии совпадают с флуктуациями температурного тренда (рис. 135) по спадам разнообразия и похолоданиям вблизи границы альба и сеномана, а также в конце кампана (это похолодание, не исключено, явилось следствием падения в начале кампана температуры придонного слоя воды в океанах: Huber et al., 2002). Оба спада для ящериц Центральной Азии на других территориях ранее не отмечались.

Падение разнообразия ящериц на барунгойотско-нэмэгэтинском рубеже, или в конце кампана, выглядит наиболее значительным за всю историю группы. Кризис оказался переломным. После него среди центральноазиатских ящериц формируется цепочка переходных ассоциаций, ведущая к становлению современного разнообразия группы.

О ящерицах, обитавших вблизи границы мела и палеогена в Центральной Азии, прямых данных нет. Однако, судя по графику на рис. 133, интервал не был лишен фаунистических событий, хотя для него ископаемых ящериц не обнаружено. Изменения состава группы в ассоциациях кампана и раннего палеогена показывают на вымирание макротейд (*Tupinambidae*) и появление двух новых семейств: *Agamidae* и *Changjiangosauridae* (*Pachyglossa*). Возможно, исчезновение первых пришлось на вторую половину маастрихта. Тогда же могло произойти появление двух других семейств. В целом следует обратить внимание на то, что разнообразие ящериц Центральной Азии падает с конца кампана и достигает минимума на мел-палеогеновой границе (рис. 133).

Отметим также, что на территории Гоби в конце мела начался процесс общего поднятия и распад обширной гобийской впадины на серию изолированных прогибов. Кроме того, в течение маастрихта климат по сравнению с предыдущим временем стал более прохладным, а пространство районов осадконакопления значительно сократилось в связи с ростом засушливости (Шувалов, 1982). О наступлении эпохи аридности во времена, примыкающие к границе мела и палеогена, говорит небольшое число местонахождений тетрапод соответствующего возраста.

Ф о р м и р о в а н и е п а л е о г е н о в о г о р а з н о о б р а з и я. В конце палеоцена начинается новый этап потепления. В начале эоцена формируется максимум среднегодовых температур и снижение их широтного гради-

ента. Для раннего эоцена характерен так называемый «паратропический» влажный климат с низкой амплитудой сезонных и суточных колебаний (Ахметьев, 2004). В среднем эоцене произошло расширение аридного пояса Евразии (Чумаков, 2004б), который протягивался от Прикаспия до побережья Желтого и Восточно-Китайского морей (южная Монголия находилась в области северной границы этой зоны). Масштаб потепления в начале эоцена, видимо, оказался сопоставим с пиками, которые имели место в мелу. Тем не менее потепление в Центральной Азии не сопровождалось резким всплеском разнообразия ящериц. Причин здесь видится несколько. Разнообразие ящериц было уже подорвано предыдущими кризисами. Кроме того, на его характере не могла не сказаться конкуренция со стороны млекопитающих, число групп которых в палеогене резко возросло (Бадамгарав, Решетов, 1985; Lopotin, 2006). Кроме этого, отмеченный для центральноазиатских ящериц среднеэоценовый пик разнообразия, видимо, является продолжением раннеэоценового разнообразия, о котором для Центральной Азии судить довольно сложно в силу немногочисленности и слабой продуктивности местонахождений соответствующего возраста. Возможно, среднеэоценовый пик разнообразия ящериц Центральной Азии (рис. 133) указывает на ложность одновозрастного спада, выделяемого по мировым данным (рис. 132).

Ложным выглядит пик разнообразия ящериц Центральной Азии в раннем олигоцене, который имеет собственное объяснение.

Уже в позднем эоцене начинается континентализация климата и рост амплитуды сезонных температур на всех широтах. Наиболее интенсивно изменения происходили на рубеже эоцена и олигоцена (Геологические и биотические события на рубеже эоцена и олигоцена, 1996, 1998; Ахметьев, 2004; Pоров et al., 2001, 2002). К увлажненным участкам в целом аридной зоны приурочена так называемая бронхотериевая фауна млекопитающих, характеризующаяся большим разнообразием копытных. Именно с ней сопряжены ассоциации раннеолигоценовых ящериц. Судя по всему, для пресмыкающихся такие участки представляли собой рефугиумы, или области переживания неблагоприятных условий.

В неогене отмечается дальнейшая дифференциация климата в связи с процессами горообразования и возраставшими межширотными термическими контрастами (Синицын, 1980). Со второй половины олигоцена наступает явное похолодание, охватившее всю северную часть Евразии. В аридной области происходило нарастание континентальности и замещение саванн и саванно-степей полупустынями. Разнообразие ящериц Центральной Азии приходит к современному состоянию. Наиболее благоприятная для них область родо-видовой диверсификации перемещается в Южную и Юго-Восточную Азию.

Активное становление ящериц Центральной Азии в мелу сопряжено с началом теплого цикла и возникновением новых типов сообществ, в которых цветковые растения играли ведущую роль. Три максимума их разнообразия (апт-альбский, среднекампанский и эоценовый), устанавливаемые с момента появления группы в палеонтологической летописи, сменяются соответствующим кризисами у границы раннего и позднего мела, в конце мела и палеогена. Раннемеловой пик и последующий за ним спад в других

регионах мира не отмечен. Позднемеловой спад разнообразия начался задолго до конца мела, а именно – в конце кампана. В период наиболее благоприятных условий в позднем мелу центральноазиатские ящерицы демонстрируют, кроме таксономического роста, большой разброс строения зубов, указывая на отход некоторых форм и групп от первоначальной насекомоядности в сторону всеядности, растительнойядности и плотоядности. В целом мел предстает временем максимального разнообразия ящериц Центральной Азии. Их ископаемая история на территории Центральной Азии завершается в конце раннего олигоцена на фоне соответствующего биотического кризиса, спровоцированного климатическими изменениями.

Глава VI

Зоогеографическая история ящериц Центральной Азии

В главе обсуждается разнообразие ящериц мезозоя и палеогена Центральной Азии с точки зрения их географического происхождения. Кроме вводного и заключительного разделов, она включает три части. Первая содержит краткий обзор представлений о распространении группы, а последняя – замечания о возможном территориальном происхождении ее отдельных семейств на территории Центральной Азии. Во второй части приведены аналитические данные.

Историческая биогеография изучает условия расселения современных групп в прошлом. Отчасти она пересекается с палеобиогеографией, которая, являясь одним из направлений исследований ископаемых объектов, занимается поиском закономерностей распространения вымерших групп животных (палеозоогеография) и растений (палеофитогеография), а также районированием суши и морей в разные геологические эпохи. Если последнее направление на современном этапе выделилось в особый научный раздел (Янин, 2009), то первое традиционно остается частью биогеографии.

Изначально историко-биогеографические и палеобиогеографические гипотезы объясняли распространение организмов, исходя из постоянства расположения континентов в прошлом и наличия связей между ними с помощью сухопутных мостов. На развитие этого направления повлияла теория дрейфа континентов, которая реконструирует исходное положение континентов в виде единого гигантского протоконтинента Пангеи, распавшегося затем на северную (Лавразию: Северная Америка, Европа и Азия) и южную (Гондвану: Африка, Южная Америка, Антарктида и Австралия) части.

В настоящее время реконструкции нередко учитывают детали передвижения крупных участков суши по поверхности планеты в прошлом. Хотя общая картина их дрейфа, как и древние биогеографические связи, еще требует уточнений, для объяснения ареалов тех или иных групп организмов, распространенных на всех континентах, часто допускается происхождение на территории Пангеи. В то же время изоляцию континентов и других территорий морскими проливами интерпретируют как фактор, стимулирующий таксономическую дивергенцию. На этой основе возникла так называемая викариантная зоогеография, а точнее, ее раздел, называемый мобилистской зоогеографией, который устанавливает взаимосвязь между последовательностью филогенетической дивергенции и разделением континентов морскими проливами.

Заметим, что предположение о связи дивергенции того или иного таксона с географическими преградами имеет некоторые ограничения, поскольку в разобщенных популяциях репродуктивная изоляция может и не наступить или, напротив, у симпатрических популяций изоляция способна сформироваться на фоне конкуренции, которая также стимулирует экологическую и морфологическую дивергенцию. Поэтому знания о последовательности и характере фаунистических связей континентов в прошлом не исключают

того, что одни таксоны, возникшие на изолированной территории, могли расселиться по всему миру, тогда как другие, имеющие ограниченное современное распространение, в далеком или даже недавнем прошлом были космополитами (Красилов, 1977).

При реконструкции биогеографических связей крупных территорий усложняющих факторов столь много, что принять какие-то глобальные схемы в качестве общепринятых трудно. В условиях неопределенности непреходящую ценность имеет палеонтологический материал. В отличие от разного рода теоретических реконструкций, он позволяет заполнить информационные лакуны и указывает на реальное распространение тех или иных таксонов в прошлом, что ведет к возможности оценить наличие и продолжительность биогеографических связей тех или иных территорий. Подчеркнем, их реконструкция не требует обязательного привлечения знаний о движениях континентов. Кроме этого, связи двух сравниваемых фаун могут быть как непосредственными, так и опосредованными, т. е. осуществляться через промежуточные фауны.

Среди наземных тетрапод для реконструкции зоогеографических связей крупных участков суши в мезозое и раннем кайнозое ящерицы весьма перспективны. Их преимущество по сравнению с другими группами состоит в том, что они, являясь ровесниками многих архаических пресмыкающихся, в том числе динозавров, до сих пор остаются разнообразными на всех доступных для жизни континентах. Однако трансформация перспективности в конкретные результаты может быть осуществлена при объединении данных по распространению группы в настоящем и прошлом. Современный этап развития систематики и палеонтологии ящериц, с нашей точки зрения, такую возможность предоставляет.

Гипотезы географического происхождения ящериц

О наиболее общих особенностях географического распространения современных групп ящериц. В современности ящерицы расселены по всем континентам, кроме Антарктиды. Как отмечалось, их разнообразие растет по направлению к тропикам. Данная особенность определена зависимостью активности ящериц и других пресмыкающихся небольшого размера от температуры окружающей среды.

Кроме этого, на сложный «узор» распространения ящериц накладываются отпечаток и другие факторы: например, конкурентоустойчивость и способность к активному освоению новых территорий. По факту ареалы многих современных семейств ограничены одним или несколькими материками. Космополитных семейств среди современных представителей группы только два: Gekkonidae s.l. и Scincidae. Заметим, что это обстоятельство ограничивает применение для объяснения расширения первичного ареала какой-либо группы такого допущения, как преодоление морских проливов на растительных плотках. Однако данный способ распространения ящериц все же существует, хотя в современности он, как, видимо, и в прошлом, не имеет глобального характера.

Ключ к объяснению географического распространения ящериц обычно видится в аллопатричности таких современных таксонов *Iguania*, как *Iguanidae* s.l. и *Agamidae* s.l. Первый распространен преимущественно в Новом Свете (плюс Мадагаскар, Галапагосские острова и архипелаги Фиджи и Тонга), а второй – в Старом Свете (без Мадагаскара) и Австралии. Их пространственное расхождение нередко объясняют взаимной конкуренцией. За этой гипотезой стоят представления о первоначально широком распространении «игуан» и замещение их на ряде территорий более поздними «агамами», или о разобщенном происхождении двух групп с ограничением проникновения одной из них на территорию, освоенную другой (обзор высказываний, обычно сделанных попутно, представили Д. Эвери и У. Тэннер: Avery, Tanner, 1971). Однако достаточно давно известные в Северной Америке, Европе и в Центральной Азии (Estes, 1983a) раннекайнозойские данные показывают возможность совместного проживания «игуан» и «агам» в прошлом. При этом из поля внимания исследователей выпало вполне вероятное допущение, что современная картина распространения разных групп игуаний могла сложиться относительно недавно, например, из-за их мозаичного вымирания на разных территориях в течение последнего глобального кризиса, в самом конце палеогена.

Распространение ящериц в свете данных палеонтолог и. Единственную реконструкцию исходного ареала ящериц и их основных подгрупп представил палеонтолог Р. Эстес (Estes, 1983b). Его анализ основан на гипотезе возникновения всего таксона в триасе на территории Пангеи, а игуаний в целом и игуаноморф, в частности, после раскола последней на территории Гондваны. Для остальных подгрупп допущено происхождение на территории Лавразии (рис. 136). Значение в построениях имеет классификация, в которой ящерицы рассмотрены в виде четырех инфраотрядов. Среди них *Iguania* квалифицированы базальным, а *Scincomorpha* и *Anguimorpha* – наиболее продвинутыми таксонами.

Первичное разнообразие игуаний, по Р. Эстесу, связано с юго-западной частью Гондваны (южные районы Америки и Африки). Ее последующий раскол произошел вместе с разделением на рубеже юры и мела Южной Америки и Африки. Африканская популяция эволюционировала в представленных на Мадагаскаре современных «игуан». В Южной Америке сложилась основа для современного разнообразия группы. На границе мезозоя и кайнозоя ее представители проникли в Северную Америку из Южной Америки по вулканическим островам (ранее это событие увязывалось с началом кайнозоя: Estes, Price, 1973). В эоцене «игуаны» перешли по Североатлантическому мосту в Европу, где известны их ископаемые находки.

Обсуждая территориальное происхождение «агам», Р. Эстес ссылается на опыт работы С. Мууди (Moody, 1980), который не исключал возможность их независимого происхождения от «хамелеонов» в Юго-Восточной Азии, Австралии или на промежуточных островах. В Африку, по его мнению, «агамы» проникли вторично. По Эстесу, общие предки двух последних групп сформировались на единой территории, которая объединяет северную часть Африки и Евразию. К архаичным «акродонтным» ящерицам Р. Эстес относит *Euposaurus Jourdan*, 1862 (скорее всего, представитель семейства *Sphenodontidae*; примеч. автора) из поздней юры Европы.

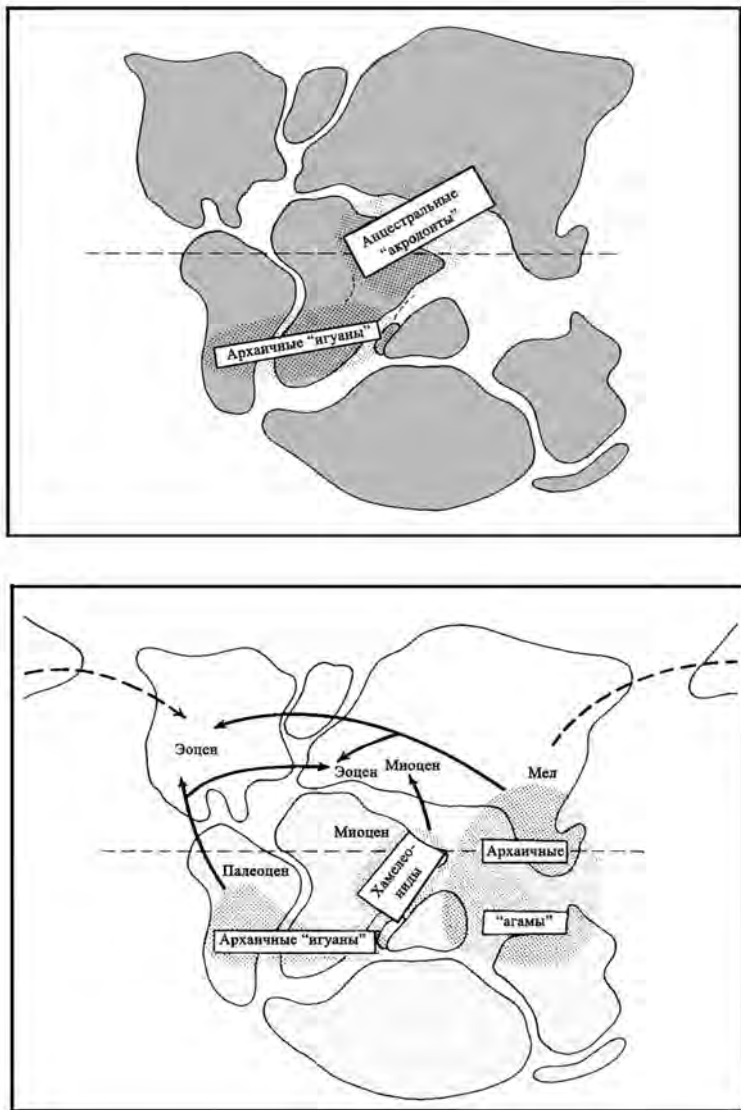


Рис. 136. Реконструкция начальных этапов распространения игуаний по Р. Эстесу (Estes, 1983b; фиг. 4 и 5).

Разделение Chamaeleonidae и Agamidae s.l., по мнению последнего автора, произошло в начале мела. «Хамелеоны» сформировались в Африке, откуда проникли на Мадагаскар, в Центральную Европу (миоцен) и Индостан. «Агамы» современного типа первично расселились в Восточной Гондване (Австралия и Индостан) и Юго-Восточной Азии. В позднем мелу они, как предполагается, прошли в Центральную Азию, судя по *Mimeosaurus Gilmore, 1943* (представитель *Priscagamia*). В палеогене «агамы» освоили северные континенты, судя по находкам на них рода '*Tinosaurus*' (сборная форма, часть видов которой принадлежит *Uromastycidae*, а часть – *Agamidae*).

Сходным с агамидами образом распространились такие группы, как *Gekkonidae s.l.*, *Scincidae* и *Varanidae*. Однако их предыстория описывается по-разному и воспринимается с некоторым трудом ввиду использования ряда произвольных терминов (например, «анцестральные ангвиморфы» или «анцестральный сцинкоидо-кордилоидный ствол»), за которыми не стоят какие-либо конкретные сведения. Некоторые заключения выглядят противоречиво. Например, современные *Cordylidae* считаются дериватами кордилоидного ствола сцинкоморф, широко расселенного на северных континентах, но для самого семейства указано гондванское происхождение в Африке. Для тейид предполагается происхождение на территории, объединяющей Центральную Азию, Северную и Южную Америку. Однако эти зоогеографические связи другие группы ящериц при своем распространении не использовали.

Несмотря на привлечение максимально возможного на тот момент спектра палеонтологических данных, базовое предположение о распространении ящериц на территории Гондваны требует более содержательного обоснования. При этом ценность анализа снижают использование в нем для объяснения происхождения ареалов некоторых таксонов допущений о преодолении их представителями морских преград на растительных плотках или об ограничении их распространения гипотетическими внутриконтинентальными барьерами.

Примечательна реконструкция происхождения некоторых «игуан» на территории Европы (Rossmann, 2001). Она, как предположено, изолировалась от Гондваны самостоятельно. Именно в Европе допускается возникновение такого таксона, как «василиски», или *Corytophanidae* (достоверных представителей этой группы в палеогене Европы нет; игуаноморфы представлены другими семействами). Позднее, в течение кайнозоя, последнее семейство, предположительно, заселило Северную, а затем Центральную Америку. Несмотря на представленность игуаноморф в позднем мелу Центральной Азии, освоение ими этой территории признается вторичным, поскольку оно, предположительно, проходило только через Северную Америку или Европу. Данный сценарий, как и у Р. Эстеса, построен на ограниченности фактологической основы и на цепочке непроверяемых предположений, весь возможный спектр которых не поднимается.

С. Эванс (Evans, 2003) считает преждевременными любые реконструкции раннего распространения ящериц из-за недостатка реальных данных, но сочувствует гондванской гипотезе происхождения игуаний, развитие которой «сдерживается новой информацией» (видимо, имеются в виду находки представителей группы в мелу и палеогене Центральной Азии).

Распространение ящериц по итогам молекулярных и следованных исследований. Ныне считается что, помимо окаменелостей, молекулярное датирование является дополнительным средством оценки времени происхождения тех или иных групп лепидозавров. Однако итоговые результаты многих работ значительно расходятся. Для лепидозавров первые расчеты (Kumar, Hedges, 1998) дали оценку в 276 ± 54.4 млн. лет, которые захватывают значительную часть пермского периода. Ряд последующих работ с использованием обновленных методов также указывает на это время

(например, Hugall et al., 2007; Kumazawa, 2007; Albert et al., 2009; Pyron, 2010) или соответствует триасу (например, Wiens et al., 2006; Hipsley et al., 2009; Mulcahy et al., 2012; Jones et al., 2013). Датирование означенных эволюционных событий основано на гипотезе равномерного хода эволюции генотипов (допущение не является верным на примере фенотипов, судя только по факту существования современных видов в составе реликтовых групп).

Не меньше внимания уделяется времени возникновения сквамат. Текущие оценки различаются почти на 120 миллионов лет: самая ранняя дата – 294 млн. лет (ранняя пермь: Janke et al., 2001), а самая поздняя – 179 млн. лет (начало юры: Wiens et al., 2006). Отметим, что в реальности несомненные ископаемые скваматы в виде ящериц имеют среднеюрский возраст, который означает происхождение последних на одной из частей уже расколовшейся Пангеи (теоретические раннеюрские и более древние датировки соответствуют представлению об исходном распространении группы на всей территории Пангеи). Даже если предположить верность результатов молекулярных исследований, то вопрос, насколько они могут относиться к самим таксонам или к их филогенетическим предшественникам, которые скваматами могут и не быть, остается открытым.

Работ, более детально касающихся мезозойско-раннекайнозойского распространения ящериц, немного, поскольку увязать новые данные о филогенезе сквамат и традиционное представление о палеозоогеографии ящериц, основанное на допущении раннего распространения игуаний, трудно. Здесь молекулярные систематики пытаются рассуждать в рамках исторической или викариантной зоогеографии с использованием собственных датировок филогенетических событий. Однако полной картины выстроить не удастся из-за ряда нестыковок, одна из которых состоит в изменении представлений о филогенетическом положении игуаний. Сложность прямо признают С.В. Хеджес и Н. Видал (Hedges, Vidal, 2009; Vidal, Hedges, 2009). Тем не менее эти авторы допускают происхождение ангвиморф в Лавразии, игуаний в Гондване, а ящериц в целом – на территории Пангеи. Отмечено также, что для подтверждения всех этих предположений ископаемых находок недостаточно, особенно с территории южных континентов (загадку их дефицита неоднократно отмечали более ранние авторы).

Оригинальным выглядит предположение о связи происхождения двух основных клад ангвиморф в Северной Америке (неоангвиморфы, примерно соответствуют *Diploglossa*) и Азии (палеоангвиморфы, примерно соответствуют *Platynota*), которые, по мнению последних авторов, разделились в раннем мелу. С нашей точки зрения, эти представления опровергаются данными палеонтологии. Последние, в частности, показывают, что часть диплоглосс имеет азиатское происхождение (*Xenosauridae*), а часть платинот произошла в Северной Америке или в Европе (*Helodermatidae*, *Necrosauridae*). Сомнительно допущение азиатского происхождения *Shinisauridae*, поскольку палеонтология этой группы указывает на ее распространение в прошлом в Европе и Северной Америке, о чем говорилось выше, а не только в Азии, где группа расселена ныне. Допущение о дивергенции в позднем мелу *Teiidae* s.l. и *Gymnophthalmidae* оставляет вопросы, поскольку первые известны в позднем мелу исключительно на северных

континентах, а вторые – эндемики Южной Америки. Кроме этого, допускается, что расхождение *Chamaeleonidae* и *Agamidae* датирует юрский распад Гондваны (эти семейства в докайнозойское время не известны), тогда как для трети всех семейств ящериц реконструировано формирование вблизи мезо-кайнозойской границы.

Не менее сомнителен историко-зоогеографический анализ «агам» и «хамелеонов», представленный Й. Окаджимой и Й. Кумадзавой (Okajima, Kumazawa, 2010), молекулярные расчеты которых, как они пишут, «благоприятствуют» гондванскому, а не лавразийскому происхождению названного ствола игуаний. Первую гипотезу выдвинул еще Р. Эстес (Estes, 1983a) из теоретических соображений. Вторую гипотезу предложили другие специалисты, столкнувшиеся с неожиданными палеонтологическими находками (Borsuk-Białynicka, Alifanov, 1991; Gao, Hou, 1995a, b). Именно она была поддержана другими молекулярными систематиками, разбиравшими вопросы распространения агамо-хамелеонового ствола. Однако, по мнению названных японских авторов, возникновение двух групп проходило на когда-то единой индийско-мадагаскарской суше и способствовало миграции агам в Евразию через Индостан. В качестве основного доказательства использован палеонтологический факт: раннеэоценовое проявление группы в Индостане.

Заметим, что при формировании последней точки зрения игнорируется открытие ископаемых «агам» того же и более раннего возраста в Центральной Азии. Есть и другие ископаемые находки, которые фиксируют существование хамелеонообразных и агамообразных ящериц в позднем мелу Центральной Азии и Южной Америки. Эти данные не соответствуют никаким предложенным ранее зоогеографическим гипотезам. А главное, они больше свидетельствуют о том, что существующие представления о разнообразии и распространении ящериц в прошлом крайне неполны.

Центральная Азия и зоогеографическая история ящериц

Из истории представлений о зоогеографических связях Центральной Азии в мезозое. Физико-географическое понятие Центральной Азии определяет господство на ее территории пустынных ландшафтов, удаление от океанов и ограждение высокими хребтами. Территория охватывает Монголию и ряд примыкающих к ней районов современного северного и северо-восточного Китая, Афганистан, северную часть Индии и Пакистана, районы азиатской России южнее таежной зоны, Казахстан, Узбекистан, Кыргызстан, Туркменистан и Таджикистан. В палеонтологии и палеогеографии Центральная Азия принимается в качестве изолированной в прошлом территории (палеоконтинент) – и как центр происхождения многих ископаемых групп позвоночных, примерно совпадающий с ее физико-географическим определением.

Среди крупных регионов планеты палеозоогеографическую роль Центральной Азии оценивали не раз. В целом на сегодняшний момент сложилось следующее исходное положение: еще в мезозое данная территория обособилась от Европы морем на западе, после чего сформировалась ее биогеографическая связь с Северной Америкой на востоке.

Интересно, что идея ранней изоляции Азии от Европы, несмотря на геологические данные, указывающие на рост трансгрессионных процессов в средней и поздней юре (Синицын, 1966), в зоогеографическую литературу проникла не сразу. В русскоязычных изданиях изоляция определялась мелом вообще (Флёров и др., 1974), ранним мелом (Каландадзе, Раутиан, 1983) или рубежом средней и поздней юры (Каландадзе, Раутиан, 1992; Kalandadze, Rautian, 1997). В западных источниках на среднеюрскую изоляцию Центральной Азии одним из первых указал Д. Расселл (Russell, 1993).

В палеонтологической литературе азиоамериканскую связь обычно датируют поздним мелом, что подтверждено данными по динозаврам. Вопросом остается ее начало, длительность и наличие перерывов. В большинстве случаев принято считать, что соединяющий два континента сухопутный мост, появившись, далее уже не прекращал своего существования.

Связь проходила через Северо-Восточную часть Азии, или «Берингию». Название ввел в оборот П.П. Сушкин (1925), имея в виду территорию, функционировавшую и как биогеографический мост между Азией и Северной Америкой, и как самостоятельная территория. В последнем качестве Берингия включает область осушенных шельфов северных морей к востоку от Таймыра до устья р. Маккензи в Канаде, а на континенте – нижние течения бассейнов рек Яны, Индигирки, Колымы и весь бассейн Анадыря.

По данным различных исследований, приведенных в сводке Ю.П. Кожевникова и Н.К. Железнова-Чукотского (1995), Северо-Восток Азии приобрел облик, близкий к современному, в мелу. Это случилось в результате интенсивных орогенетических движений и отступления моря из долины Юкона, придавших Аляске современные очертания. Согласно другой теории, Анюйское море, располагавшееся западнее Центральной Берингии, исчезло вследствие сближения Северо-Восточной Азии и Северной Америки в середине мелового периода. Столкновение привело к формированию горных систем на Северо-Востоке Азии, в том числе Охотско-Чукотского вулканогенного пояса в аптском веке (его образование продолжалось в течение всего мела и палеогена). Начало мела для всей Арктической области ознаменовалось берриас-валанжинской трансгрессией. В апте море почти полностью покинуло пределы Берингии, а в альбе возникла сухопутная связь между Старым и Новым Светом.

Конец 80-х гг. прошлого столетия ознаменован интенсивным ростом интереса к палеонтологии мезозойских позвоночных, особенно к динозаврам, который усилился в последующие годы. В 1991 г. вышла в свет первая мировая сводка по динозаврам (Weishampel et al., 1990). В ней были показаны достижения предыдущих лет, подведены теоретические итоги и намечены направления будущих исследований. Начались новые международные экспедиции во внутренние районы Китая и Монголии с участием американских, японских и канадских исследовательских центров, принесящие большое количество новых материалов. Это вызвало обсуждение достоверности принятых ранее палеогеографических схем.

Примером является уже упомянутая работа Д. Расселла (Russell, 1993). Он справедливо счел, что для палеозоогеографических реконструкций ди-

нозавры являются наиболее удачной группой, поскольку начало ее радиации совпадает с распадом Пангеи. Далее автор попытался исследовать глобальные фаунистические связи в мезозое, отметив несоответствие находок последних лет традиционной картине разделения Пангеи на Гондвану и Лавразию.

По Д. Расселлу, распад Пангеи начался с обособления Центральной Азии в средней юре, что стало фундаментом в представлении о специфичности фауны динозавров этой территории. О ранней изоляции Центральной Азии свидетельствуют данные по некоторым группам завропод, тероподам и стегозаврам, представленным эндемичными родами и группами. Здесь же теоретически могли произойти такие крупные группы динозавров как сегнозавры, овирапторозавры, троодонтиды, анкилозавриды, цератопсии и пахицефалозавры.

Детали реконструкций Д. Расселла, представленные на рис. 137, интересны с точки зрения истории проблемы. Более всего они указывают на недостаточность при определении глобальных зоогеографических связей данных по распространению какой-то одной группы тетрапод, которая хотя и обширна, но не преодолевает неполноту палеонтологической летописи. Некоторые связи, в том числе Центральной Азии (например, в раннем мелу с Европой), спорны. Отметим также, что возрасты всех изображенных реконструкций весьма приблизительны, а их соответствие представленным датировкам выглядит произвольно.

Место Центральной Азии в зоогеографической истории мезозоя среди других фаун крупных регионов Земли подробнее исследовали Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиан (1983, 1991, 1992; Kalandadze, Rautian, 1997), которые раньше Д. Расселла обратили внимание на недостаточность традиционных

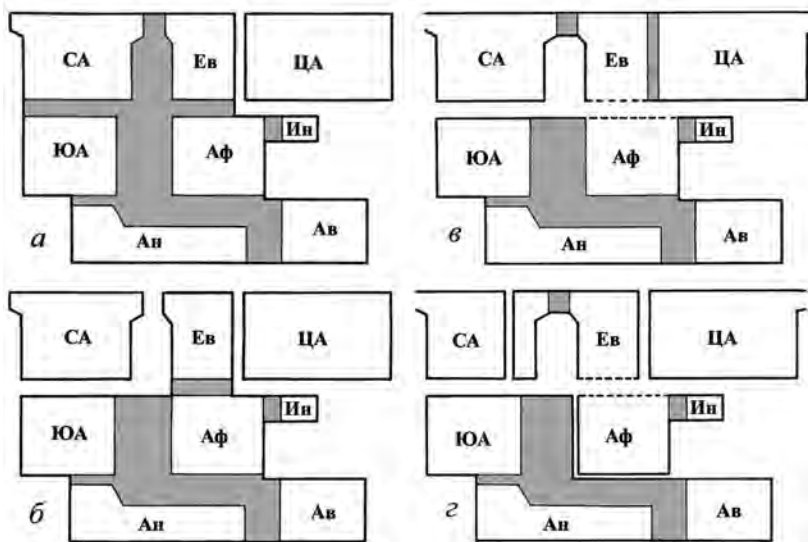


Рис. 137. Реконструкция зоогеографических связей континентов в мезозое Д. Расселла (Russell, 1993; фиг. 2–5) по распространению динозавров: а – средняя юра, б – поздняя юра – ранний мел, в – ранний мел, г – поздний мел.

биогеографических реконструкций крупных участков суши. Их работа вылилась в глобальный анализ фаунистических связей основных континентальных массивов, на основе данных по распространению наземных (не способных к полету и плаванию) животных. При этом авторы подчеркивали, что интерпретация географического распределения исследуемых таксонов базируется на ряде фундаментальных положений классической филогенетики (принципы монофилии, необратимости эволюции и монохории в происхождении таксона).

Важный методический прием работы – попарное сравнение фаун. Для нее также имеют значение две принимаемые теоретически операции: 1 – «проваливание» (связи попарно сравниваемых фаун по таксону, распространенному в прошлом, не рассмотрены); 2 – «сведение» (из нескольких возможных связей выбрана в качестве истинной наиболее мощная связь, а более слабые связи определены как ложные или вызванные связью сравниваемых фаун через посредство третьей или большего числа фаун).

В реконструкции зоогеографических связей крупных участков суши в мезозое и в кайнозое позднетриасовый этап является базовым (рис. 138, *a*), поскольку именно он фиксирует наличие зоогеографической «Пангеи». Детальными общей картины этого времени являются непосредственная фаунистическая связь Европы и Индостана, связь Американских континентов с северной частью Африки и изоляция Азии от Индостана и Юго-Восточной Азии океаном Тетис. В свою очередь, все северные территории отделены от южного массива континентов уже довольно обширным Индийским океаном. В целом примечательно отсутствие тектонически консолидированной Пангеи, что подготовило переход к другому этапу фаунистических дифференцировок. Последний достиг максимума в позднем мелу на фоне трансгрессивного максимума мезозоя.

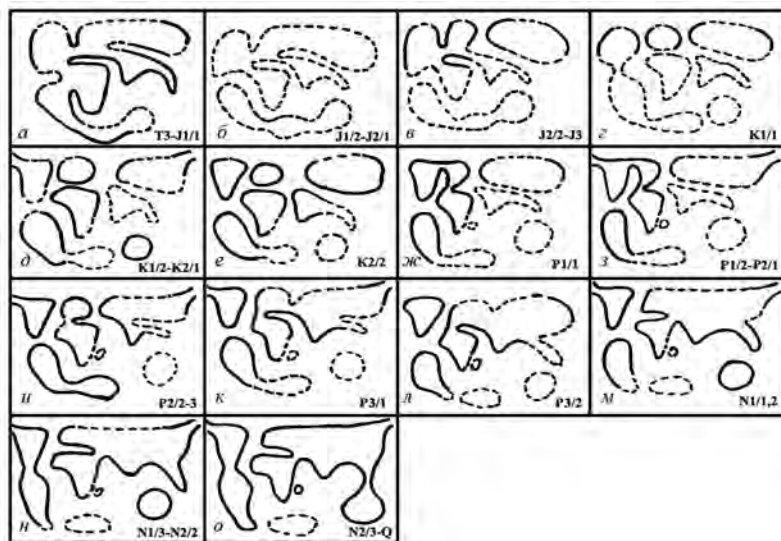


Рис. 138. Реконструкция зоогеографических связей крупных участков суши в мезозое и кайнозое Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана (Kalandadze, Rautian, 1997; фиг. 1).

Максимуму изоляции всех территорий (рис. 148, *е*) предшествовал распад Пангеи на рубеже ранней и средней юры на южную (современные Южная Америка, Антарктида, Австралия) и северную (Африка, Европа, Индия, Северная Америка, Центральная Азия) части, с чем соотносится, например, становление *Metatheria* и *Eutheria*, доминантных групп млекопитающих южного и северного континентальных блоков, соответственно. Разделение произошло путем утраты связи Северной Африки и северного участка Южной Америки в средней юре (рис. 138, *б*).

Дальнейший распад зоогеографической Гондваны, точнее, ее части, представляющей собой континентальную дугу, состоящую из Южной Америки, Антарктиды и Австралии (Австралоамерия), свелся фактически к изоляции Австралии и ее фауны сумчатых (видимо, она уже сформировалась в раннем мелу; рис. 138, *д*). Распад Афралавразии, которая представляет собой соединение классической Лавразии и Африки (их фаунистическая связь осуществлялась через посредство Северной Америки), проходил более сложно. По данным Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана, он начался с изоляции Центральной Азии на рубеже средней и поздней юры или в течение поздней юры (рис. 138, *в*) и продолжился одновременным разъединением друг от друга Африки, Северной Америки и Европы.

В мелу важным событием общего «сценария» зоогеографических связей является поочередная фаунистическая связь Северной Америки с Южной Америкой и Центральной Азией (рис. 138, *г, д*). Связь Южной и Северной Америк проходила в раннем мелу, а азио-американская связь пришлась на рубеж раннего и позднего мела. В позднем мелу все континенты находились в изоляции, кроме Южной Америки и Антарктиды.

В палеогене устанавливается новая фаунистическая общность всех северных континентов. В раннем палеогене формируется, как и в конце юры, Афралавразия. Однако сообщение фаун Африки и Северной Америки проходит не прямо, а через Европу (рис. 138, *ж*). Вслед за этим восстанавливается Берингийский мост (рис. 138, *з*). На следующей стадии Афралавразия распадается путем утраты связи Европы и Северной Америки (рис. 138, *и*), но далее собирается вновь путем установления фаунистического единства Африки и Азии через Европу в раннем олигоцене (рис. 138, *к*) или прямо в миоцене (рис. 138, *м*). В среднем эоцене Азия испытывает фаунистическое влияние Южной Азии в виде Индостана и, предположительно, связанного с ним Индокитая (рис. 138, *и*).

В конце миоцена формируется фаунистическая связь Северной и Южной Америк (рис. 138, *н*), что нарушило длительную обособленность фауны последнего континента и ознаменовало собой зоогеографическое событие, известное под названием «великий американский обмен». В конце плиоцена, по данным обсуждаемого исследования, устанавливается связь Австралии и Юго-Восточной Азии (рис. 138, *о*), утраченная к современности.

М е т о д ф а у н и с т и ч е с к и х г р у п п. Уже первые определения некоторых находок ископаемых форм из мела и палеогена Центральной Азии указывали на их необычность по месту или возрасту. Например, для позднего мела отмечены семейства *Chamaeleonidae* (Gilmore, 1943; в реальности это представитель таксона *Priscagamia*), *Agamidae* (Borsuk-Bialynicka, Moody, 1984;

Gilmore, 1943; Sulimski, 1972; Priscagamidae), Iguanidae s.l. (Borsuk-Białynicka, Alifanov, 1991) и Teiidae s.l. (Estes, 1983a; Macrocephalosauridae и Plyglyphanodontidae), современные области распространения которых связаны с другими территориями. При этом сложность таксономических определений заставляет говорить не только о противоречивости текущей систематики, но и о возможности азиатского происхождения ряда групп (например, игуаний, геккот и платинот: Borsuk-Białynicka, 1991). Уточнения определенных тем не менее ясности в понимание общей картины не добавили.

Исходя из этих данных, нами сделана попытка проверить соответствие находок ископаемых ящериц ключевым положениям реконструкции меловых и палеогеновых фаунистических связей Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана (данные по ящерицам они не использовали). Анализ (Алифанов, 1993б, 2000) показывает отсутствие противоречий. Заключение было построено на основе метода фаунистических групп, который трактует эндемизм как свидетельство фаунистической изоляции, а ее утрата подтверждает наличие общей с прилегающими территориями зоогеографической истории.

Метод фаунистических групп иллюстрирован упрощенным примером (Алифанов, 2000), в котором рассмотрен случай распространения таксонов I и II на трех (1–3) изолированных территориях: оба они представлены на территориях 1 и 2, а на территории 3 – только один (рис. 139, а). Если откинуть гипотезу фаунистического единства всех территорий в прошлом и последующем вымирании одной из групп на одной территории после ее отделения, то предлагаемая задача решается только при допущении разного географического происхождения двух таксонов. Как следствие, это может означать попарную и неодновременную связь всех территорий. При этом первоначально соединялись территории 2 и 3, а затем – 2 и 1. В этом случае происхождение таксона I должно быть увязано с территорией 2 и (или) 3, а таксона II – с территорией 1 (рис. 139, б, в).

Задача может быть перенесена на анализ связей Северной Америки в мелу. Ее решение объясняет отсутствие азиатских по происхождению ящериц в Южной Америке и одновременное наличие в Центральной Азии американских групп. Под именем таксона I могут выступать азиоамериканские Mongolochamoridae, Phrynosomatidae, Parasaniwidae и др., а таксона II – семейства, которые представлены в Южной Америке палеонтологически или в современности (Turinambidae, Anguinae).

Нашим заключениям соответствовали также следующие формальные условия:

- контрастность попарно сравниваемых фаун в одном возрастном интервале оценивается как отсутствие фаунистической связи, которое далее можно интерпретировать в виде территориальной изоляции;
- отсутствие контрастности фаун оценивается как свидетельство фаунистической связи (обозначена линиями, соединяющими одноименные группы) и интерпретируется в качестве территориального единства;
- если на реконструкции проявляют себя и фаунистическая связь, и фаунистический контраст, то приоритетно последнее, а детали фаунистической связи требуют привлечения новых реконструкций до момента исчезновения противоречия.

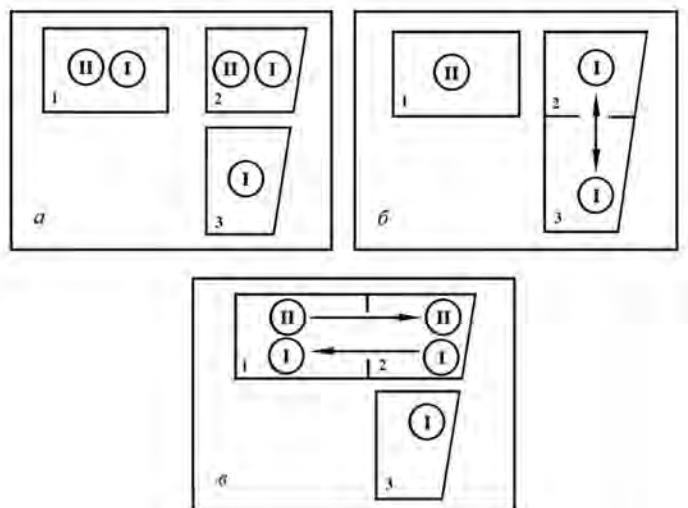


Рис. 139. Определение области происхождения и распространения таксонов методом фаунистических групп: а – исходная задача распространения двух таксонов на трех территориях; б, в – решение с определением последовательности связей территорий. Обозначения: 1–3 – территории, I, II – таксоны.

Обсуждаемый метод был усложнен вместе с увеличением числа фаунистических групп (они названы «лавразийскими дериватами», «юрско-раннемеловыми дериватами Центральной Азии», «позднемеловыми дериватами Центральной Азии», «позднемеловыми мигрантами из Северной Америки», «позднемеловыми азио-американскими дериватами», «палеогеновыми мигрантами из Северной Америки», «олигоценными мигрантами из Европы» и др.) и перенесением на реконструкцию последовательностей зоогеографических связей Центральной Азии с прилегающими территориями (Европа и Северная Америка) от момента известной фаунистической консолидации в юре и до сходного состояния в палеогене (Алифанов, 2000). Итоговая схема в целом не противоречит реконструкциям Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана. Однако сам по себе метод не позволяет однозначно судить о тех или иных зоогеографических событиях и, скорее, перспективен для проверки или дополнения уже существующих гипотез или решения частных задач.

Ящерицы и зоогеографические связи Центральной Азии в мелу. Судя по находкам из местонахождения Хобур, ящерицы Центральной Азии дифференцируются в раннем мелу на две зоогеографические группы. Одна представляет собой семейства, распространенные в более ранние времена на других северных континентах (*Ardeosauridae*, *Bavarisauridae*, *Dorsetisauridae*, *Globauridae*), включая Африку (*Paramacellodidae*), а вторая – раннемеловых эндемиков (*Eoxantidae*, *Gekkonidae* s.l., *Hodzhakuliidae*, *Temujiniidae*, *Xenosauridae* s.str.).

Более сложный, с палеозоогеографической точки зрения, состав семейств ящериц Центральной Азии отмечен в позднем мелу. Часть новых групп эндемична, а часть представляет собой мигрантов из прилегающих территорий.

Наземные ящерицы (Iacertilia) мезозоя и раннего кайнозоя Центральной Азии

Такими являлись Северная Америка и, видимо, Юго-Восточная Азия. Критерием для определения первой является родство с группами, распространенными в прошлом или в современности в Южной Америке, а второй – отсутствие такового. В основе деления лежит отмечавшаяся выше закономерность, открытая Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом (1992; Kalandadze, Rautian, 1997) и указывающая на установление первой меловой межамериканской фаунистической связи до начала азиоамериканской (рис. 138, з, д).

Непосредственными североамериканскими мигрантами нами определены семейства Priscagamidae (таксон Priscagamia в целом отмечается в Южной Америке в виде семейства Hoplocercidae, начиная с позднего мела), Isodontosauridae (известны также в позднем мелу Бразилии), Anguidae и Tupinambidae (представлены в современной Южной Америке и в позднем мелу Северной Америки; последняя группа также известна из позднего мела Европы).

Мигрантами с территории Юго-Восточной Азии можно признать целый ряд групп, которые, кроме Центральной Азии, известны также в Северной Америке и частично в Европе (т. е. распространение некоторых из них не всегда ограничивалось только Центральной Азией): ископаемые Mongolochamopidae, Parasaniwidae, Phrynosomatidae и, видимо, современные Dibamidae (рис. 140). К числу мигрантов подобного рода принадлежат также все предки Polyglyphanodontia, которые сформировались в Центральной Азии в виде представителей семейства Adamisauridae, а в Северной Америке и Европе – в виде семейства Polyglyphanodontidae.

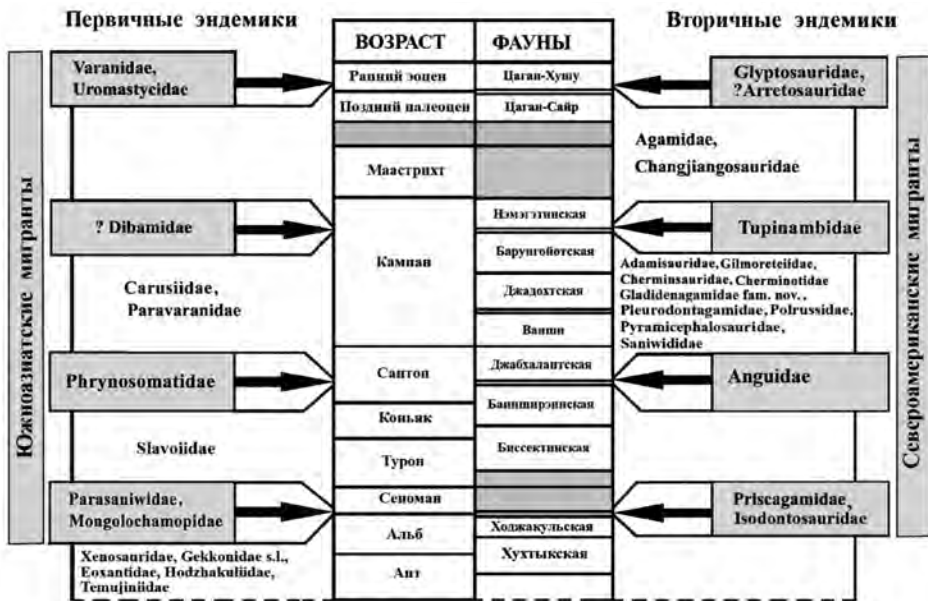


Рис. 140. Реконструкция фаунистических связей Центральной Азии в мелу по ископаемым ящерицам. Фазы изоляций, разделенные волнами вселения (показаны стрелками), приурочены к границам этапов исторического развития тетрапод Центральной Азии; знаком вопроса отмечено предположительное место первичного распространения таксона.

Новые эндемичные группы также отличаются друг от друга по наличию или отсутствию родства с раннемеловыми эндемиками. Это позволяет предположить, что часть из них берет начало от местных предков (*первичные эндемики*). К ним можно отнести семейства Carusiidae, Slavoiidae и Paravaraniidae.

Другая часть ящериц Центральной Азии происходит от предков-мигрантов (*вторичные эндемики*). В качестве таковых в составе позднемеловых ящериц Центральной Азии могут быть признаны все те группы, которые не имеют корней на данной территории в раннем мелу. Одни из них, как можно предположить на примере непосредственных мигрантов, связаны корнями с Северной Америкой, а другие – с Юго-Восточной Азией.

Разнообразие ассоциаций ископаемых ящериц Центральной Азии позволяет сделать еще несколько важных наблюдений. Одно из них состоит в том, что распространение новых групп ящериц в позднем мелу Центральной Азии происходило не одновременно, а тремя волнами. Среди североамериканских форм, судя по ранним находкам, первую волну знаменует

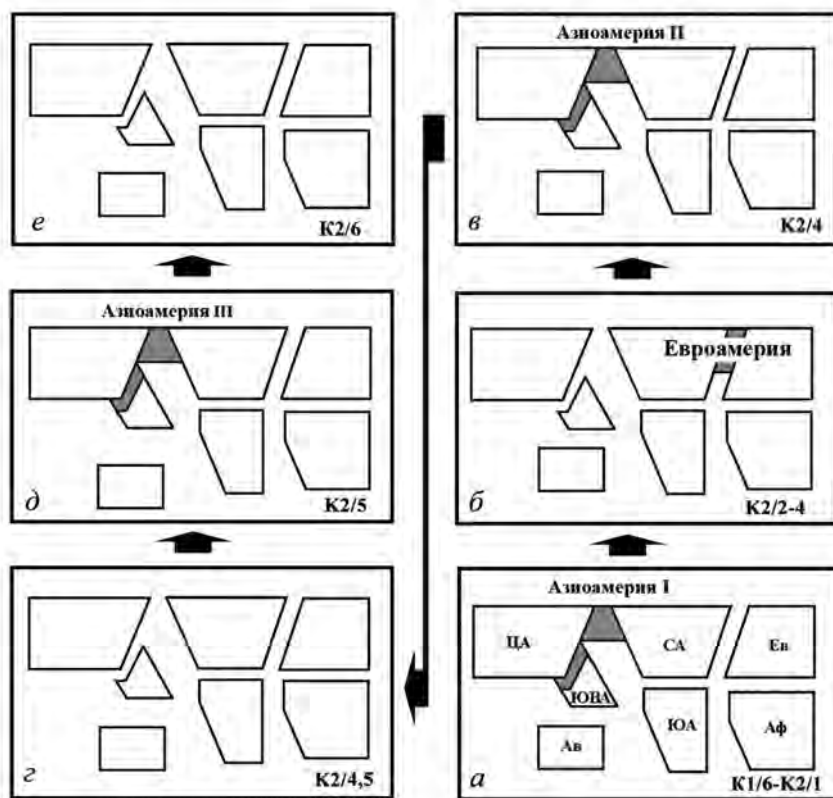


Рис. 141. Зоогеографические связи Центральной Азии с Северной Америкой и Юго-Восточной Азией в мелу по данным распространения ящериц и реконструкция меловой Евроамерии (использованы элементы реконструкций фаунистических связей Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана: Kalandadze, Rautian, 1997). Антарктида, Индостан и Мадагаскар на иллюстрации не показаны.

появление Priscagamidae и Isodontosauridae, вторую – Anguidae, а третью – Turpinambidae (в палеогене имела место еще одна, четвертая волна, о которой будет сказано подробнее ниже). Им соответствуют разные группы юго-восточноазиатских вселенцев: Parasaniwidae, Mongolochamoridae (первая волна), Phrynosomatidae (вторая) и Dibamidae (предположительно, третья; палеонтологически группа неизвестна). Еще одно наблюдение состоит в том, что между волнами вселения имели место фазы изоляции, сопровождавшиеся формированием эндемиков. Таких фаз для мела, по нашим данным, можно выделить четыре, считая первой раннемеловую (рис. 140).

Для фаз изоляции можно установить соответствие с обсужденными в главе IV этапами исторического развития тетрапод Центральной Азии. При этом миграции могут быть привязаны к границам последних. Заметим, что наиболее продуктивным является джадохтско-барунгойотский этап (третья фаза изоляции), в течение которого сформировалось наибольшее число (одиннадцать) эндемичных семейств. Другие фазы изоляции скудны, особенно вторая и четвертая; они совпадают с биссектинско-баинширэнским и нэмэгэтинско-каканаутским этапами исторического развития наземных тетрапод Центральной Азии. На их время приходится формирование либо одного, либо двух семейств соответственно (рис. 140).

Представленные выше данные могут быть преобразованы в серию реконструкций биогеографических связей Центральной Азии в позднем мелу, которые имеют важную и не отмечавшуюся ранее особенность: трехкратность воспроизведения (рис. 141).

Формирование связей и их утрата способствовали расселению как ящериц, так и других тетрапод. Как следует признать, за появлением и исчезновением сухопутных мостов, видимо, стоят геологические события (активизация вулканизма, опускание океанического дна и/или суши в сочетании с колебаниями уровня океана, изменение состава атмосферы) и сопряженные с ними климатические изменения.

Юго-Восточная Азия как центр диверсификации ящериц. Как допускалось выше, появление большого числа позднемеловых семейств в Центральной Азии связано с их проникновением из такого центра диверсификации, который палеонтологическими данными прямо не представлен, но проявляет себя через рост разнообразия на других континентах. Этим центром, близким к центральноазиатскому, с нашей точки зрения, является Юго-Восточная Азия (юго-восточная часть Китая, Индокитай, Калимантан, Малакка, Сулавеси, Суматра, Филиппины, Ява). Вопрос о значении Юго-Восточной Азии в фауногенезе тетрапод приобрел актуальность вместе с открытием в Таиланде динозавров семейства Psittacosauridae (*P. sattayarakii*: Buffetaut, Suteethom, 1992), также широко распространенных в раннем мелу Центральной Азии. Однако и до этого Юго-Восточную и Центральную Азию иногда изображали единой территорией (например, Синицын, 1966). Новейшие данные допускают не только связь, но и изоляцию Юго-Восточной Азии в течение раннего мела (Fernandez et al., 2015).

Если Юго-Восточная Азия в древности представляла собой центр диверсификации ящериц, то, возможно, он имел вид субконтинента, который в современности частично слился с Центральной Азией и Индостаном,

а частично распался на серию островных систем. Забегая вперед, отметим высокую активность Юго-Восточной Азии в происхождении таксонов по сравнению с Европой или Африкой.

Данные по современным ящерицам свидетельствуют о зоогеографической близости Центральной и Юго-Восточной Азии. Две территории тесно связаны по таксонам *Xantusiomorpha* и *Gekkota*, которые при их разделении дали филогенетически близкие дериваты: современные *Dibamidae* (*Scincomorpha*) и *Rugopodidae* (*Gekkota*) в Юго-Восточной Азии и родственные им соответственно ископаемые *Hodzhakuliidae*, *Eoxantidae* (*Scincomorpha*) и современные *Gekkonidae* s.l. (*Gekkota*) в Центральной Азии.

Весьма вероятно, что Юго-Восточная Азия – место происхождения такого примечательного таксона, как *Platynota*. Именно здесь сохранился считающийся реликтом безухий варан (*Lanthanotus*, *Lanthanotidae*). Предположение о дополнительном центре диверсификации ящериц позволяет объяснить географическое происхождение ряда известных в позднем мелу и палеогене Центральной Азии семейств, которые не имеют с последней территорией глубоких (раннемеловых) корней.

Проблема меловой связи Центральной Азии и Европы. Таковая предполагается через посредство Северной Америки в позднем мелу. Принято считать, что непосредственная связь Европы и Северной Америки сохранялась еще в раннем мелу (например, Russell, 1993, рис. 147, з) и в целом перешла в поздний мел (рис. 147, в). Данное представление противоречит реконструкциям фаунистических связей Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана (1992; Kalandadze, Rautian, 1997), которые указывают на раннее фаунистическое дробление этих территорий. Однако меловая связь Европы и Северной Америки напрашивается при сравнении фаун наземных тетрапод всех северных континентов, например, по распространению ряда групп позднемеловых динозавров, в частности, дромеозаврид (*Dromaeosauridae*), утконосых ящеров (*Hadrosaurinae*) или альваресзавров (*Alvarezsauria*), представленных на всех трех континентах. Заметим, что отмеченные группы известны в Южной Америке. Такое распространение не противоречит фаунистическим связям Северной Америки с Южной Америкой и Центральной Азией в мелу.

Вопросом остается время осуществления фаунистических связей Европы. С этой точки зрения примечательны находки в маастрихте Румынии представителей семейства *Tupinambidae* (*Barbatteius vremiri* Venczel et Codrea, 2015; *Oardasaurus glyphis* Codrea et al., 2017). Эта группа известна как в современной Южной Америке, так и в позднем мелу Центральной Азии и Северной Америки. В Венгрии обнаружены остатки нескольких интересных с палеозоогеографической точки зрения ящериц, одна из которых относится к характерным для Северной Америки *Polyglyphanodontidae* (*Bicuspidon* aff. *hatzegiensis* Makádi, 2006), а другая – к разнообразным в позднем мелу Центральной Азии *Mongolochamopidae* (*Pelsochamops infrequens* Makádi, 2013; паратип MTM PAL, № 2013.24.1). Интерес представляют также находки рогатых динозавров известных в Центральной Азии групп, в частности в кампане Швеции (*Leptoceratopsidae* gen. indet.: Lindgren et al., 2007) и сантоне Венгрии (*Ajkaceratops kozmai*, *Bagaceratopidae*: Osi, 2010).

Фаунистическая связь Европы и Центральной Азии, с нашей точки зрения, может быть предложена с помощью гипотезы поочередных и относительно кратковременных связей Северной Америки с соседними континентами. Нами она реконструирована между Азиоамериями I и II (рис. 141, б).

Ящерицы и фаунистические связи Центральной Азии в палеогене (рис. 142, 143). Как отмечено выше, в палеогене сформировалась четвертая миграционная волна, которая началась с процесса зоогеографической консолидации Центральной Азии с Северной Америкой и Юго-Восточной Азией. В отличие от предыдущего времени, во второй половине палеогена с Центральной Азией консолидируются Индостан и Европа.

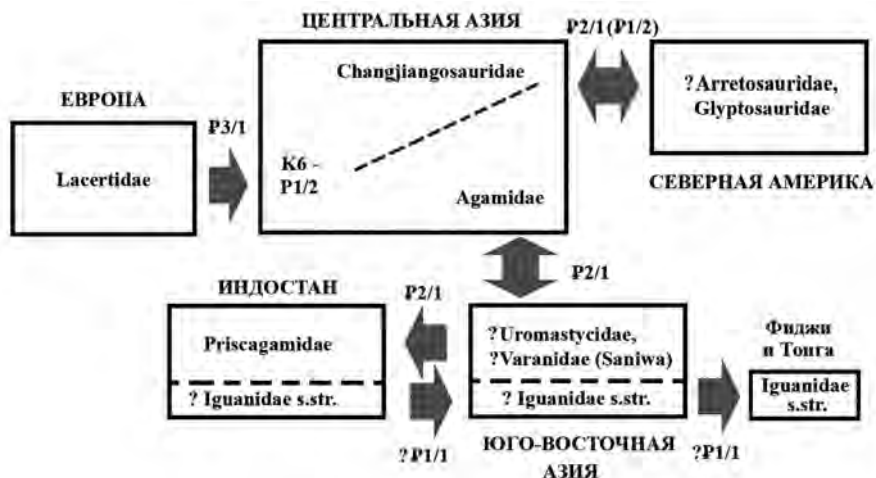


Рис. 142. Палеогеновые фаунистические связи Центральной Азии с примыкающими к ней территориями по семействам ящериц (стрелками показаны направления фаунистических обменов; знаком вопроса отмечено предположительное место первичного распространения таксона).

Проблемы возникают при определении последовательности фаунистических связей Центральной Азии с Юго-Восточной Азией и Индостаном. От их разрешения зависит возможность реконструкции места происхождения ряда таксонов, которые доминировали на территории Центральной Азии в течение первой половины кайнозоя. Заметим, что если в мелу Юго-Восточная Азия соединялась с Центральной Азией одновременно с Северной Америкой (рис. 141), то в начале кайнозоя такая синхронность неочевидна.

Важно учесть, что в позднем палеоцене Центральной Азии известны только те группы, которые появились здесь, видимо, еще на стадии маастрихтской изоляции, хотя в летописи мела они представлены не все. Речь идет о Parasaniwidae, Agamidae и Changjiangosauridae. Если первая группа была широко представлена в мелу, то две другие являются новыми для Центральной Азии. Обе они берут начало от близкого предка, морфологически сходного с Isodontosauridae и, не исключено, расселившегося еще во время поздне меловой азиоамериканской фаунистической консолидации (предпо-

ложительно, первой). Если же изодонтозавриды имеют североамериканское происхождение, о чем свидетельствуют находки меловых представителей в Южной Америке, то другие пахиглоссы (*Agamidae* и *Changjiangosauridae*) являются вторичными эндемиками Центральной Азии. Их формирование, видимо, соответствует четвертой (мел-палеогеновой) фазе зоогеографической изоляции.

Для Центральной Азии *Varanidae* (Saniwa) и *Uromastycidae* – новые группы. Хотя каких-либо более ранних находок этих семейств за пределами Центральной Азии нет, их корни, по всей вероятности, связаны с Юго-Восточной Азией. В более позднее время эти группы широко распространены за пределами двух последних территорий.

По Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиану, фаунистическая связь Центральной Азии и Северной Америки в кайнозое устанавливается в позднем палеоцене и существует поныне с временной утратой в позднем олигоцене (рис. 138, л). Однако в данном случае ее наличие для пресмыкающихся не всегда означает возможность миграции, а только вместе с достижением температурного максимума в раннем эоцене. В результате этого в Центральную Азию через Берингию проникают *Glyptosauridae* и, вероятно, *Arretosauridae* (в Северной Америке достоверно не известны). В обратном направлении расселяются *Agamidae*, *Uromastycidae* и *Varanidae*. Эндемичные в Центральной Азии игуаноморфы семейства *Arretosauridae* – загадочный для этой территории элемент, особенно с учетом нашего предположения родства последней группы с мадагаскарскими *Chalarodon* (*Opluridae*). Последняя гипотеза пригодна для реконструкции географического происхождения арретозаврид в Северной Америке. Видимо, связь последней с Мадагаскаром проходила через Европу и Африку в раннем палеогене (рис. 138, ж).

В среднем эоцене в Центральной Азии распространяются змеи современного облика (*Boidae*, *Anilidae*; опр. автора), в том числе ужеобразные (*Acrochordidae*; опр. автора). Такой состав, как и поздняя экспансия двух первых семейств в Центральную Азию, не позволяет предположить проникновение их сюда из Северной Америки. Трудно объяснить появление змей из Юго-Восточной Азии, поскольку в мелу история группы, как и в Центральной Азии, не имеет самостоятельного значения: единственная мезозойская находка (*Serpentes* fam. et gen. indet.) отмечена в сеномане Бирмы (Xing et al., 2018). Скорее всего, змеи появились в палеогене Центральной Азии из Индостана, где они известны из раннего эоцена (Rage et al., 2008). При этом связь двух территорий, не исключено, сначала носила опосредованный характер (рис. 143, в–д) через Юго-Восточную Азию (в раннем эоцене Индостана, кроме *Uromastycidae*, отмечены *Agamidae*).

В олигоцене Центральной Азии появляются также *Lacertidae*. До этого представители этого семейства были характерны для палеогена Европы (Augé, 2005). Отметим контраст по составу палеогеновых ящериц Центральной Азии с Северной Америкой и Европой. Он, в частности, проявляется по представленным на Мадагаскаре семействам *Scincidae* и *Opluridae*. Наличие контраста может быть объяснено непреодолимостью для этих и ряда других групп Берингии (наиболее северного из известных зоогеографического моста) даже в температурный максимум раннего эоцена.

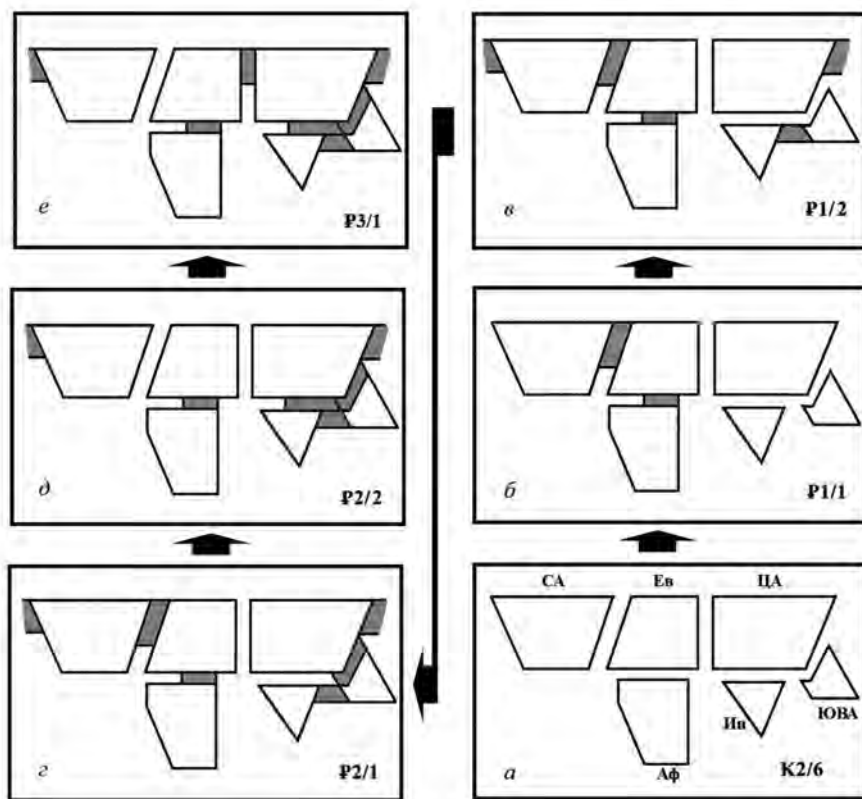


Рис. 143. Реконструкция последовательности непосредственных и опосредованных фаунистических связей Центральной Азии в палеогене по находкам ископаемых ящериц (использованы элементы реконструкций фаунистических связей Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана: 1992; Kalandadze, Rautian, 1997).

Фаунистические связи Центральной Азии в неогене. в неогене на территории Центральной Азии, ставшей частью Евразии, впервые появляются Scincidae (Даревский, Чумаков, 1962). Это самое позднее вселение новой группы ящериц на территорию Центральной Азии, которое, видимо, прошло через Переднюю Азию, игравшую в неогене роль перемычки, соединившей ранее разобщенные морями Африку, Центральную и Южную Азию. Одним из начальных пунктов расселения сцинцид могла быть Европа, где группа, как предполагалось, проявляет себя в мелу. В позднем олигоцене (Martin et al., 2004) она проникла в Австралию, очевидно, через Южную Азию. Австралию в миоцене (Molnar, 2004; Rage, Vailon, 2005) заселили также вараниды рода *Varanus*. В миоцене этот таксон представлен в Европе и Африке, а в раннем плиоцене – в Центральной Азии. Начало его распространения произошло еще в палеогене, судя по находкам в Африке (Holmes et al., 2010). Для неогена Центральной Азии также характерны Agamidae и Gekkonidae s.l. Последняя группа освоила данную территорию после перерыва в распространении в самом конце кампана, а потом в маастрихте и палеогене.

О происхождении ящериц на территории Афрولاзии и направлениях распространения некоторых таксонов

О времени и месте происхождения ящериц. По распространенной ныне точке зрения, ящерицы произошли на территории триасовой Пангеи. Однако конкретными данными эта гипотеза не подкреплена. Иногда к группе причисляют так называемых триасовых эолацертилий (*Eolacertilia*) или архаичных ринхоцефалий (*Rhynchocephalia*), представители которых строением черепа и остального скелета сходны с ящерицами, но полного комплекса их признаков не имеют.

Прямые фаунистические связи по ящерицам между всеми южными континентами отсутствуют, не считая космополитных групп и возможное посредство северных территорий. Отсутствие отчетливых эндемичных групп исключает Австралию из числа возможных центров диверсификации. Объяснения требует распространение на территории последнего континента семейства *Rugopodidae*. Однако оно фактически является его эндемиком (отмечено также на Новой Гвинее). Кроме этого, таксон родственен *Gekkonidae* s.l., который, судя по данным палеонтологии, имеет центральноазиатские корни.

В Южной Америке также нет семейств, для которых можно уверенно отметить автохтонное докайнозойское происхождение. Три южноамериканских эндемичных семейства (*Teiidae* s.str., *Gymnophthalmidae*, *Hoplocercidae*) связаны родством с таксонами, распространенными в древности в Северной Америке и Европе: первые родственны *Tupinambidae* (имели распространение в позднем мелу Северной Америки и Центральной Азии), вторые – *Lacertidae* (характерны для палеогена Европы), а третьи принадлежат таксону *Priscagamia* (представлен несколькими семействами в позднем мелу Центральной Азии). Те или иные игуаноморфы нередко отмечаются, кроме Южной Америки, в палеогене Северной Америки и Европы, а некоторые из них (*Corytophanoidea*) характерны (в виде самых архаичных форм) для позднего мела Центральной Азии. По-видимому, ящерицы не испытывали раннего формообразования на уровне семейств на территории Южной Америки и Австралии.

По-другому выглядит зоогеографическая история Африки. По данным Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана (1992; Kalandadze, Rautian, 1997; рис. 138, *в*), данная территория была связана не с южными, а с северными континентами, или классической Лавразией. Гипотеза происхождения ящериц на территории Афрولاзии может быть подкреплена фактом распространения таких семейств, как *Ardeosauridae*, *Dorsetisauridae*, *Bavarisauridae* и *Paramacellodidae*. Последнее из них также обнаружено в поздней юре Африки, подтверждая вывод указанных авторов (рис. 144, *а*).

Распад Афрولاзии привел, с нашей точки зрения, к формированию пяти центров диверсификации: Северная Америка, Европа, Африка, Центральная Азия и Юго-Восточная Азия (рис. 154, *з*). Скорее всего, они сформировались не одновременно. Им предшествовали относительно кратковременные стадии разделения Афрولاзии на западный (Евроафрика) и восточный (Палеоазия) блоки (рис. 154, *б*), успевшие стать территориями происхождения таксонов *Lacertia* и *Gekkota* (*Lacertognatha*).

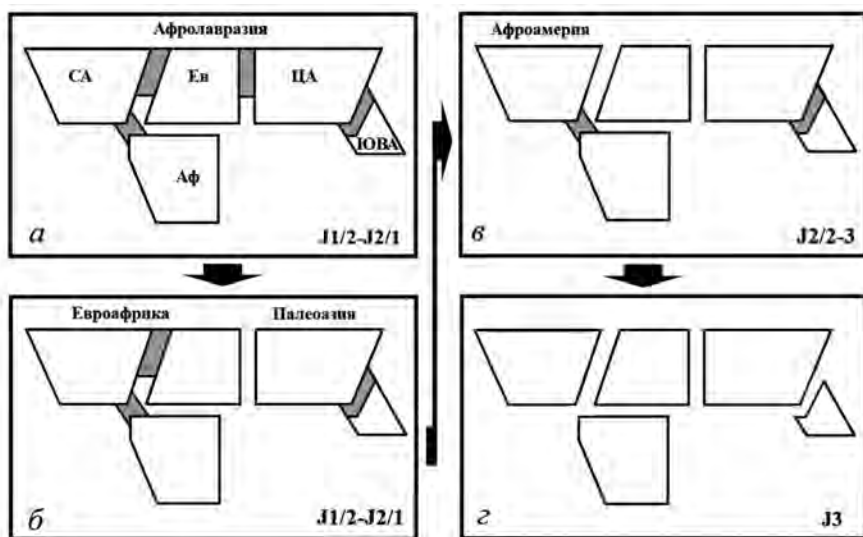


Рис. 144. Происхождение центров диверсификации ящериц в мелу (использованы элементы реконструкций фаунистических связей Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана: Kalandadze, Rautian, 1997). Индостан на иллюстрации не показан.

С реконструированной нами Афроамерией (рис. 144, в), образовавшейся в результате распада западной части Афролавазии, связано формирование диплоглоссопалатинарных хамелеоморф, которые при изоляции Северной Америки и Африки разделились на *Priscagamia* и *Rhoptoglossa* (*Chamaeleonidae*). Новые реконструкции (рис. 144, б, в) в целом не противоречат реконструкциям Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана (рис. 138).

С точки зрения гипотезы происхождения ящериц неясным остается фаунистическое значение Индостана. По данным Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана (1992; Kalandadze, Rautian, 1997), исходно эта территория фаунистически была связана с Европой, а не с Африкой, как традиционно предполагается (например, Briggs, 1989), и не с Мадагаскаром, как также принимается (например, Russell, 1993; Rage, 2003). Весьма вероятно, что Индостан и Европа в юре не потеряли окончательно фаунистическую связь, а поддерживали ее постоянно или периодически в позднем мелу. На это указывают находки представителя известного в позднем мелу Центральной Азии семейства *Priscagamidae* в палеогене Индостана (Rana et al., 2013). Сюда группа могла проникнуть из Северной Америки, через Европу. О фаунистической связи этой территории и Европы свидетельствуют сходные группы раннепалеогеновых змей, о которых говорилось выше. В качестве центра происхождения ящериц Индостан принять не удастся.

Аргументом для афролавазийской гипотезы происхождения ящериц являются ископаемые находки из Центральной Азии, среди которых установлены представители всех основных таксонов, включая *Iguanomorpha*. Последний элемент считается, как было показано выше, ключевым для анализа распространения ящериц в прошлом.

В мелу и палеогене игуаноморфы были довольно обычным элементом герпетофауны Центральной Азии. При этом установленные здесь семейства *Temujiniidae* и *Polrussidae*, видимо, связаны происхождением с Центральной Азией (предки последних, скорее всего, проникли сюда из Северной Америки). Еще одно семейство – *Phrynosomatidae* s.str. – распространилось на последней территории вторично, видимо, из Юго-Восточной Азии. Эта группа известна также из позднего мела Северной Америки, но отсутствует в Южной Америке.

Как отмечалось, находки игуаноморф в позднем мелу Монголии и Китая ставят под сомнение гондванскую гипотезу их происхождения. Полностью лишает ее опоры открытие раннемеловых темужиниид (Алифанов, 2018) на территории Центральной Азии, которая в течение поздней юры и большей части раннего мела находилась в изоляции. Отмеченные данные, как кажется, не противоречат возможности происхождения игуаноморф во времена существования Пангеи, т. е. в триасе и начале юры. Однако прямых данных в пользу этой гипотезы все же нет. Иногда в качестве таковых указывают две проблематичные находки из позднего мела Бразилии. Одна из них, описанная по левой верхнечелюстной кости с несвойственными игуаноморфам несимметрично трехвершинными зубами (*Brasiliguana prudentis* Nava et Martinelli, 2011), на самом деле может относиться к сцинкоморфам семейства *Globauridae*. Другая форма (*Pristiguana brasiliensis* Estes et Price, 1973), несмотря на фрагментарность, уверенно может быть отнесена к *Hopllocercidae*. Последнее семейство, как не раз отмечалось выше, является частью хамелеоморфного таксона *Priscagamia*. Скорее всего, обе группы проникли в Южную Америку в раннем мелу по первому межамериканскому мосту. Пока доказательно речь может идти только о позднем (миоценовом) заселении игуаноморфами Южной Америки через Панамский мост.

В этом случае ранние по возрасту ископаемые находки склоняют нас к гипотезе происхождения игуаноморф на северных континентах. Последнее представление возникло ранее в палеонтологических работах (Borsuk-Białynicka, Alifanov, 1991; Gao, Hou, 1995a, b; Gao, Norell, 2000) в связи с находками древнейших игуаноморф на территории Центральной Азии. Оно также может быть откорректировано в сторону фаунистической связи Африки с северным, а не южным блоком континентов. Кроме этого, принимаемая нами гипотеза согласуется с наблюдением об относительно поздней диверсификации основных таксонов игуаноморф.

Проблемы распространения *Iguanomorpha*. В силу важности этой группы для реконструкции зоогеографии ящериц, мы видим необходимость выделения данного подраздела как продолжение предыдущего. Напомним, что игуаноморфы нами разделены на четыре надсемейства (рис. 39): *Temujinioidea* (†*Temujiniidae*), *Phrynosomatoidea* (*Phrynosomatidae* s.l., ряд неформальных групп, †*Arretosauridae*, *Crotaphytidae*, *Opluridae*), *Corytophanoidea* (†*Polrussiidae*, *Corytophanidae*, *Polychrotidae*, *Tropiduridae*) и *Iguanoidea* (*Iguanidae* s.str., *Anolidae*, *Leiocephalidae*). Принимаемая классификация построена с учетом параллельно возникающих в разных линиях игуаноморф остеологических сходств, включая нижнюю челюсть. В этом случае возможно предположить, что происхождение разных надсемейств

связано с разными территориями распавшейся в течение юры и мела Афроравразии, среди которых выделяются Северная Америка, Европа, Центральная и Юго-Восточная Азия (рис. 145).

В возникновении *Phrynosomatoidea* и, в частности, семейства *Phrynosomatidae* s.l., предположительно, свою роль сыграла Юго-Восточная Азия, с территории которой данная группа могла пройти в Центральную Азию и далее в Северную Америку еще в позднем мелу, где отмечаются находки ее позднемеловых представителей. Отсутствие фриносоматоидей в Южной Америке указывает на начало их распространения после исчезновения первого межамериканского моста.

Кроме группы *Phrynosoma*, радиация других таксонов *Phrynosomatoidea*, видимо, связана с Северной Америкой и Европой, где происходит ряд групп, рассматриваемых в составе *Phrynosomatidae* s.l., а также *Crotaphytidae*, *Arretosauridae* и *Opluridae*. Далее всех распространяется последнее семей-

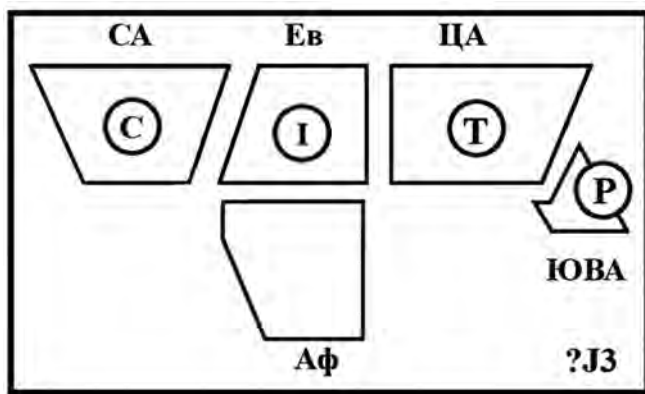


Рис. 145. Гипотеза четырех центров диверсификации игуаноморф. Обозначения надсемейств: С – *Corytophanoidea*, I – *Iguanoidea*, IG – *Iguanomorpha*; P – *Phrynosomatoidea*, T – *Temujiniidae*.

ство, которое отмечено на Мадагаскаре. Сюда оно, видимо, проникло из Европы через Африку (последняя точка зрения нами принимается в силу значительного морфологического сходства известных в Центральной Азии ископаемых *Arretosauridae* и современных *Opluridae* рода *Chalarodon*). Однако точно установить место происхождения оплюрид пока невозможно. Скорее всего, оно связано с позднемеловой Европой или Северной Америкой. Заметим, что предки этой группы могли проникнуть в Европу с территории Северной Америки в период между первой и второй Азеоамериями (рис. 141, б), когда имелась связь между двумя этими континентами. Благодаря позднемеловой евроамериканской связи в сантоне Венгрии зафиксированы, как отмечалось выше, ставшие разнообразными в родо-видовом отношении *Mongolochamoridae* и *Polyglyphanodontidae*. Обе группы, видимо, как и фриносоматоиды, имели корни в Юго-Восточной Азии, что уже обсуждалось выше.

На территориях Северной Америки и Европы отмечен ряд палеогеновых находок. В Северной Америке известны *Crotaphytidae* (*Crotaphytus? oligocenicus* Holman, 1972; нижний олигоцен), *?Opluridae* (*Parasauromalus olseni* Gilmore, 1928; ранний – поздний эоцен; *Iguanidae s.str. sensu* Estes, 1983a). В Европе *Crotaphytidae* также известны. Судя по отличающим их относительно крупным зубам, в том числе расположенным роstralно, к ним принадлежит *Pseudolacerta mucronata* Filhol, 1877 из среднего – позднего эоцена (*Iguanidae s.str. sensu* Augé, 2005).

Заселение *Opluridae* территории Мадагаскара требует некоторых общих замечаний. Главное из них состоит в том, что палеонтологические данные по наземным тетраподам Мадагаскара, кроме плейстоцена, очень бедны, а сама территория настолько мала, что попытки решить вопрос о ее фаунистических связях лишены однозначности. Нет надежды и на существенное заполнение пробелов палеонтологической летописи со временем. Геология указывает на возможность обособления Мадагаскара уже в конце палеозоя (Полиан, 1990). В юрское время почти все западное побережье Мадагаскара, как и значительная часть расположенного против него побережья Африки, было занято морем. Отчасти вследствие этого гипотеза исходной биогеографической общности Мадагаскара с Африкой (или с другими территориями через посредство Африки) в последнее время теряет своих сторонников. Среди других точек зрения стали известны гипотезы связи фауны Мадагаскара с фауной Лавразии, через Индостан (например, Rage, 2003) или с Южной Америкой через Индостан и Антарктиду (например, Krause et al., 1997; Noonan, Chippindale, 2006). Последняя объясняет, кроме прочего, одновременное наличие в фауне Мадагаскара и Южной Америки «игуан». При этом игнорируется существенное фаунистическое сходство Мадагаскара и Африки по другим фаунистическим элементам и тот факт, что игуаноморфы мадагаскарского типа в Южной Америке отсутствуют.

Проникновение некоторых ящериц на Мадагаскар может быть объяснено фаунистической консолидацией этого острова с Африкой в начале палеогена. Не исключено, что именно тогда сформировался облегченный доступ на остров ряда фаунистических элементов из других регионов через Африку. Последняя, по данным Н.Н. Каландазе и А.С. Раутиана (1992; Kalandadze, Rautian, 1997; рис. 148, ж), в начале кайнозоя вступила в фаунистическую связь с Европой и Северной Америкой. до этого из Африки на Мадагаскар проникли динозавры нескольких групп, находки которых имеют маастрихтский возраст, что означает начало связи Мадагаскара и Африки еще в докайнозойское время. Отсутствие на острове азиатских по происхождению групп означает также утрату фаунистической изоляции Мадагаскара еще до начала азиоамериканской связи на рубеже палеоцена и эоцена.

По мнению Н.Н. Каландазе и А.С. Раутиана (1983), фаунистическая связь Мадагаскара и Африки имела место не в неогене, как традиционно предполагается, а еще в раннем мелу. О меловом возрасте обсуждаемой связи свидетельствуют немногочисленные находки из верхнемеловых отложений острова ряда групп пресмыкающихся, например, сцинкоморфной ящерицы *Konkasaurus mahalana* Krause et al., 2003 (*Cordylidae s.l.*), змей *Madtsoia madagascariensis* Hoffstetter, 1961 и *Menarana nosymena* Laduke et al., 2010

(Madtsoidea; известны также в позднем мелу Южной Америки, Африки, Европы, в палеогене Индостана и в кайнозое Австралии) и динозавров (например, абелизавроидные тероподы; известны в мелу Африки, позднем мелу Южной Америки и Индии: Sampson et al., 1998).

Наиболее ранние Corytophanoidea появляются в позднем мелу Центральной Азии, судя по находкам Polrussiidae в кампанских отложениях Монголии (Borsuk-Bialynicka, Alifanov, 1991) и Китая (Gao, Hou, 1995). Самое продвинутое в составе надсемейства семейство Tropiduridae представлено в Южной Америке и на Галапагосских островах. Фаунистическая связь последних точно не установлена (геологически острова сходны с расположенным северо-восточнее островом Кокос, на котором обитает один из видов неизвестных на континенте галапагосских, или дарвиновых, вьюрков; этот факт может быть использован в качестве аргумента в пользу возможной в прошлом континентальной связи Галапагосов с Центральной Америкой: Vinton, 1951; на это же указывает рельеф океанического дна, который демонстрирует расположение в области архипелага подводных поднятий и их ориентированность в сторону Панамского перешейка: Богданов и др., 1978). В современной Южной и/или Центральной Америке такие семейства Corytophanoidea, как Corytophanidae (связаны непосредственным родством с Tropiduridae) и Polychrotidae, также представлены.

Древнейшие коритофаноиды происходят из палеогена Европы, где они принадлежат семейству Tropiduridae (Cadurciguana Augé, 1987; Iguanidae s.l. sensu Augé, 2005). В Северной Америке последнее достоверно не известно палеонтологически. Данные об ископаемых Tropiduridae в Европе и Северной Америке отсутствуют. Возможно, эта группа, как и Polychrotidae, берет начало в палеогене Северной Америки.

Еще одно подсемейство игуаноморф – Iguanoidea. Область его географического происхождения особенно загадочна, поскольку палеонтологически эта группа представлена сравнительно поздно.

За пределами Америки современные игуаноиды известны на тихоокеанских архипелагах Фиджи и Тонга, которые значительно удалены от континентов. Заселение этих островов – одна из самых старых зоогеографических загадок. На Фиджи и Тонга представлен современный и эндемичный род Brachylophus (Iguanidae s.str.). Интересно, что последний является одним из наиболее архаичных в семействе Iguanidae s.l. (Avery, Tanner, 1971; de Queiroz, 1987), судя по W-образному контуру соединения роstralного края лобных и окципитального края носовых костей, относительно крупным сошникам, глубокой вырезке между небными костями и, что необычно, трехвершинным челюстным зубам (обычно зубы имеют многовершинное строение). Подобных форм в современной Южной или Северной Америке не известно. Проникновение игуанид на Фиджи и Тонга обычно объясняют с помощью растительных плотов (например, с территории Южной Америки или Австралии) или по суше с территории Северной Америки через Центральную Азию. Однако каких-либо реальных данных для подобных предположений нет. Нет их и для гипотезы проникновения игуанид с территории Центральной Азии, где обнаружены другие группы игуаноморф. Библиография и обзор этих гипотез приведены в ряде работ (Avery, Tanner,

1971; Noonan, Sites, 2010). С нашей точки зрения, игуаниды могли проникнуть на Фиджи и Тонга с территории Юго-Восточной Азии, куда они попали в начале кайнозоя (видимо, из Европы через посредство Индостана; возможная связь Европы и Индостана обсуждалась нами выше). В миоцене игуаноиды (*Iguanidae s.str.*) проникли в Южную Америку с территории Северной Америки, как и многие другие семейства игуаноморф.

Если происхождение ископаемых *Temujiniidae* и *Polrussidae* удается связать с Центральной Азией, то все остальные семейства игуаноморф сформировались первоначально за пределами этой территории. Однако Центральная Азия также сыграла роль в географическом распространении некоторых групп игуаноморф современного типа, в частности в переселении предков продвинутых *Phrynosomatoidea* из Юго-Восточной Азии в Северную Америку и далее в Европу. Она также стала местом родо-видового разнообразия *Phrynosomatidae* в позднем мелу и *Arretosauridae* в палеогене.

Наиболее активным первичным центром происхождения для ряда семейств игуаноморф выступает Северная Америка. Именно здесь сформировались некоторые из них автохтонно или прибыли сюда по стечению зоогеографических обстоятельств из соседних территорий в разное время в виде предковых или готовых групп.

А н г у и м о р ф а. Диплоглоссопалатинарные ангвиморфы произошли на территории северных континентов, разделение которых привело к появлению *Xenosauridae* в раннем мелу Центральной Азии и *Anguidae* – в раннем мелу Северной Америки. Происхождение *Glyptosauridae* и *Shinisauridae* выглядит более загадочно. Вероятно, для *Glyptosauridae* оно связано с Северной Америкой, где семейство представлено в позднем мелу. В пользу происхождения шинизаврид в Северной Америке говорят находки их представителей в палеогене (Congrad, 2006). Однако эта группа известна также в неогене Европы (Klembara, 2008), что не исключает возможности ее происхождения и на последней территории (рис. 146), вместе с допущением раннего вторичного проникновения в Северную Америку. Из Европы группа могла проникнуть также в Южную Азию через Индостан, который, как отмечалось, мог сыграть роль транзитной территории при распространении *Iguanidae* и *Priscagamidae*. *Xenosauridae s.str.* известны из раннего мела Центральной Азии, где они вымерли, но успели (в начале позднего мела) пройти в Северную Америку.

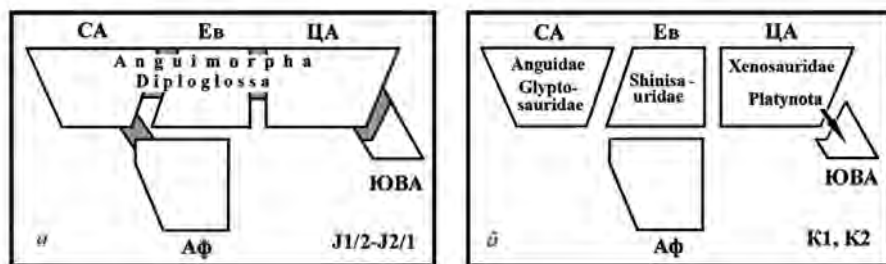


Рис. 146. Географическое происхождение микроотрядов и некоторых семейств Anguimorpha. Здесь и далее в разделе Индостан, Австралия, Южная Америка и Антарктида на иллюстрациях не даны.

Для платинот допустим исход из Юго-Восточной Азии (рис. 156, б). Именно здесь представлена такая ящерица как безухий варан (*Lanthanotus*, *Lanthanotidae*). Видимо, предки родственных ему *Anniella* и *Heloderma* также вышли из Юго-Восточной Азии и проникли в Северную Америку через Центральную Азию. В Северной Америке *Helodermatidae* известны с олигоцена, а в Европе – с эоцен – олигоцена (*Eurheloderma*). Последняя находка не исключает европейского происхождения семейства. Из Юго-Восточной Азии происходят ископаемые *Parasaniwidae* и, видимо, предки вымерших евроамериканских *Necrosauridae*. В Центральной Азии, скорее всего, берут начало ископаемые *Cherminotidae* и *Saniwididae*, находки которых приурочены к джадохтско-барунгойотскому интервалу позднего мела. Скорее всего, *Varanidae* вымершего рода *Saniwa* связаны происхождением с территорией Юго-Восточной Азии. Род *Varanus*, вероятнее всего, учитывая историю семейства, вышел из Южной Азии и, видимо, добрался до Африки через Европу еще в конце эоцена или в раннем олигоцене.

S c i n o m o r p h a. Среди платинотопалатинарных сцинкоморф микроотряда *Xantusiomorpha* семейство *Xantusiidae* возникло в раннемеловой Северной Америке (рис. 147), судя по *Terexisaurus terexii* Reynoso et Callison, 2000 из раннего мела Мексики. С Юго-Восточной Азией связаны происхождением современные *Dibamidae*, которые также представлены в Северной Америке (*Anelytropsis*), куда они проникли, видимо, в позднем мелу. На территории Центральной Азии в раннем мелу происходят эндемичные для этой территории *Eoxantidae* и *Hodzhakuliidae*, а в позднем мелу – *Slavoiiidae* (*Slavoioidea*).

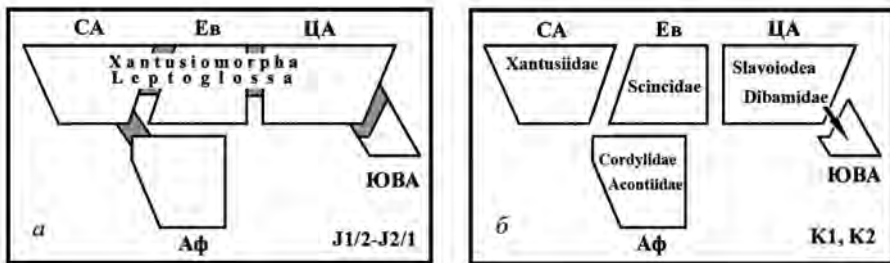


Рис. 147. Географическое происхождение микроотрядов (а) и некоторых семейств (б) *Scincomorpha*

В целом *Xantusiomorpha* представляются лавразийской группой, как и *Leptoglossa*, которые распространились на северных континентах во второй половине юры и в раннем мелу. Второй микроотряд представлен безостеодермальными диплоглоссопалатинарными сцинкоморфами семейств *Ardeosauridae* и *Globauridae* (*Ardeosauroidae*). Последние в Центральной Азии доживают до конца «среднего» кампана, как и эндемичные для этой территории *Carusiidae*.

Для остеодермальных лептоглосс территория происхождения также, несомненно, является Афралавразия, о чем свидетельствует широчайшее

распространение Paramacellodidae. Распространение родственных им современных поясохвостов (*Cordylidae* s.l.) в Африке указывает на обособление данной группы в течение меловой изоляции последней территории. На Мадагаскаре семейство также обнаружено в маастрихтских отложениях (Krause et al., 2003).

В область первичного распространения сцинкоидных ящериц несомненно входила Африка. Видимо, здесь возникли эндемичные *Acontiidae*. Сложнее установить территорию исходного распространения космополитного ныне семейства *Scincidae*. Отчасти это помогает сделать находка *Chromatogenys tiliquoides* Makády et Nydam, 2015 из сантона Венгрии, которая, несмотря на фрагментарность, может быть отнесена по строению зубов к *Scincidae*. Если так, то исходной территорией для последнего семейства, возможно, была позднемеловая Европа. Наличие несомненных сцинцид в позднем эоцене (*Paracontogenys* Schatzinger, 1975) и среднем олигоцене (*Eumeces*) Северной Америки указывает на ранний палеоген как на начало заселения последнего континента обсуждаемой группой. Видимо, тогда же прошло ее проникновение на Мадагаскар (как «игуан» и «гекконов»). Примечательным является факт отсутствия достоверных ископаемых сцинцид в палеогене Центральной Азии, что контрастирует с современным богатым родо-видовым разнообразием группы в Африке, Южной Азии и Австралии. Раннее появление сцинцид в Австралии можно объяснить их предшествующим расселением в Южной Азии, куда они могли проникнуть из Европы в начале олигоцена (рис. 147, б).

Lacertognatha (рис. 148). Раннемеловые находки геккот предполагают происхождение этой группы в Центральной Азии, а возможно, на территории Палеоазии, распад которой на центральноазиатскую и юго-восточную части привел и к разделению *Gekkonidae* и *Rugopodidae*, соответственно. В результате последние (или их предки) проникли с территории Юго-Восточной Азии в Австралию, видимо, еще в конце палеогена вместе со «сцинками» или в неогене вместе с «вараками» и «агамами». В мелу расселение гекконид из Центральной Азии шло через Северную Америку и Европу, а далее (в палеогене) – в Африку.

Микроотряд *Lacertia* представлен южноамериканскими микротейдами (*Gymnophthalmidae*) и распространенными в Старом Свете (Европа, Азия и Африка) *Lacertidae*. Отсутствие последней группы в Северной Америке указывает на ее вероятное происхождение в Европе, а на Мадагаскаре – на позднее начало ее расселения. Территорией, связывающей родственных европейских *Lacertidae* и южноамериканских *Gymnophthalmidae*, может быть только Северная Америка, где эти семейства до сих пор не обнаружены. В олигоцене лацертиды проникают в Центральную Азию из Европы, где они широко представлены в палеогене (Augé, 2005).

Отсутствие современных африканских *Feyliniidae* на Мадагаскаре формально допускает их более позднее происхождение по сравнению с *Acontiidae* (*Scincomorpha*), другой африканской роющей группой ящериц, которая не имеет ископаемых представителей. Возможно вторичное вселение предков фейлиниид в Африку из Европы. Оно, видимо, прошло позже появления там *Acontiidae*.

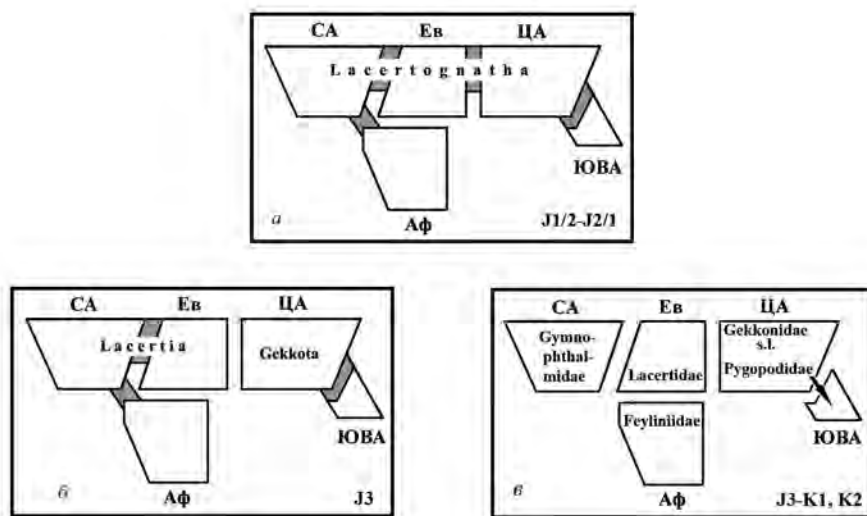


Рис. 148. Территории и время происхождения инфраотряда *Lacertognatha* (а), его микроотрядов (б) и некоторых семейств (в).

I g u a n o t a. В микроотряде *Mosasaugia* центральной группой являются ящерицы семейства *Mosasauridae*, остатки которых широко представлены в морских отложениях позднего мела. Широко также встречаются в прибрежноморских отложениях остатки более архаичных и древних *Dolichosauridae*. Хотя обе группы в данной работе не рассмотрены, отметим, что распространение первой из них охватывало побережье всех материков, а последней – северных континентов. Остатки представителей долихозаврид отмечены в раннем мелу Японии (*Kaganaias hakusanensis*: Evans et al., 2006) и в позднем мелу Казахстана (*Dolichosauridae* [gen.] indet.: Аверьянов, 2001).

История наземных *Mosasaugia* надсемейства *Bavarisauroidea* также начинается в Афроравразии. Семейство *Bavarisauridae* имело распространение в поздней юре Европы и в раннем мелу Центральной Азии, а *Paravaranidae* сформировались в изолированной позднемеловой Центральной Азии. с Северной Америкой и Европой связано происхождение *Huehuesuetzpallidae* fam. nov. Его типовой род *Huehuesuetzpalli* Reynoso, 1998 происходит из раннего мела Мексики. Другой род этого семейства – *Parviraptor* Evans, 1994 – отмечен в средней – поздней юре и раннем мелу Европы и Северной Америки, указывая на его происхождение вне Центральной Азии.

Распространение современных макротейид (*Teiomorpha*) охватывает Южную Америку и часть Северной Америки. В мелу эта группа известна в Европе, Центральной Азии и Северной Америке. Видимо, последняя территория стала исходной для макротейид, где наиболее разнообразны *Turinambidae*. Специализированные по зубной системе *Teiidae s.str.* (*Teius*, *Dicrodon*) за пределами Южной Америки не известны.

S h a m a l e o m o r p h a. Как и остальные, этот инфраотряд, несомненно, сформировался на территории Афроравразии (рис. 149, а). Современ-

ные хамелеониды распространены в Африке, на Мадагаскаре, в Южной Европе, Индии и на Цейлоне. В ископаемом состоянии они обнаружены в миоцене Кении и Чехии. Однако можно согласиться с мнением Р. Эстеса (Estes, 1983b) о происхождении «хамелеонов» на территории Африки.

Реконструкция филогенетической связи хамелеонов и прискагам, представленных ископаемыми Priscagamidae, Gladidenagamidae fam. nov. и Pleurodontagamidae, а также южноамериканским семейством Norlocercidae, позволяет предположить разделение двух групп после распада юрской Афромерии (рис. 144, в). Если Африка стала территорией происхождения «хамелеонов», то обособление Северной Америки привело к появлению прискагам. В дальнейшем они получили в качестве областей территориального обитания Южную Америку, судя по позднемеловой Pristiguana Estes et Price, 1973, и Центральную Азию. Фактически по распространению прискагамы напоминают макротейид. Открытие Priscagamidae в раннем эоцене Индостана (Rana et al., 2013) объяснимо меловой фаунистической связью последней территории с Европой, которая, в свою очередь, имела такой же контакт с Северной Америкой (сходное направление расселения предполагается нами и для семейств Iguanidae s.str. и Shinisauridae).

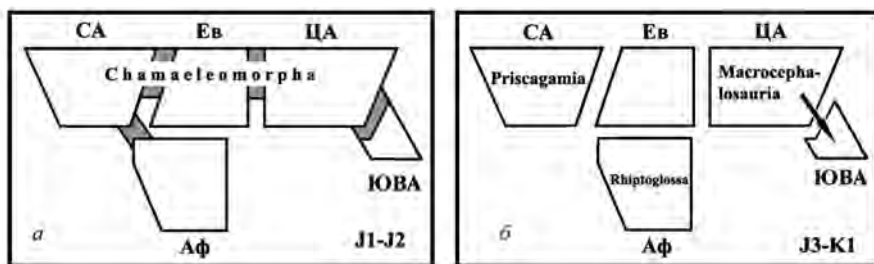


Рис. 149. Географическое происхождение инфраотряда Chamaeleomorpha (а) и его микроотрядов (б). Стрелкой указано место происхождения Macrocephalosauria.

Такие позднемеловые хамелеоморфные игуанины как Macrocephalosauria произошли, как было показано выше, в Юго-Восточной Азии (рис. 149, б). Отсюда одно их семейство – Mongolochamoridae – распространилось на всех северных континентах. Часть семейств макроцефалозавров (Gilmoretteiidae, Cherminosauridae и Pyramicephalosauridae) являются эндемичными для Центральной Азии.

Agamognatha. Для платинотопалатинарных полиглифанодонтий, как и для макроцефалозавров, нами предполагается происхождение на территории изолированной Юго-Восточной Азии (рис. 150, а), а затем распространение на остальных северных континентах через Центральную Азию. Здесь они специализировались в виде семейств Adamisauridae (Центральная Азия) и Polyglyphanodontidae (Северная Америка и Европа). Последнее семейство появляется в альб – сеномане Северной Америки (Nydham, Cifelli, 2002), но его отсутствие в Южной Америке позволяет говорить о вторичном заселении первой территории. В позднем мелу эта группа проникает также в Европу.

Корни диплоглоссопалатинарных агамогнат (*Pachyglossa*) уходят в Северную Америку (рис. 150, б), судя по тому, что они проявляют себя в позднем мелу Южной Америки и Центральной Азии. От предков, проникших в Центральную и Юго-Восточную Азию из Северной Америки, сформировались *Changjiangosauridae* и *Agamidae* (известны с позднего палеоцена Центральной Азии) и *Uromastycidae* (известны с раннего эоцена Центральной Азии). Заметим, что *Uromastycidae* появляются в Центральной Азии позднее *Agamidae* и вместе с *Varanidae*, вероятно, сформировавшимися в Юго-Восточной Азии. О месте происхождения последней группы говорилось выше.

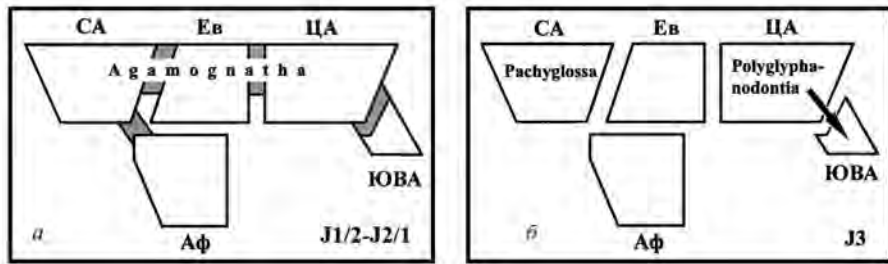


Рис. 150. Географическое происхождение микротрядов инфраотряда Agamognatha. Стрелкой указано место происхождения Polyglyphanodontia.

Юрская, меловая и палеогеновая палеонтологическая летописи Центральной Азии раскрывают существование на последней территории 36 семейств ящериц, которые обладали наземной биологией. Они принадлежат практически всем макротаксонам, кроме *Rhoptoglossa* (собственно «хамелеоны»). Это одно из оснований возможного участия в происхождении ящериц блока Африки и классической Лавразии. Данному событию отвечает распространение в Центральной Азии юрско-раннемеловой ассоциации, которая представлена семействами *Ardeosauridae*, *Bavarisauridae*, *Dorsetisauridae*, *Globauridae* и *Paramacellodidae*.

После фаунистического обособления в юре Центральная Азия приобрела значение самостоятельного центра диверсификации. Его изоляции в раннем мелу соответствует оформление здесь первых автохтонных семейств: ископаемые *Eoxantidae*, *Hodzhakuliidae* и *Temujiniidae*, а также современные *Gekkonidae* s.l. и *Xenosauridae* s. str.

Начиная с конца раннего мела фаунистическая изоляция Центральной Азии неоднократно нарушалась связью с Северной Америкой и Юго-Восточной Азией. Еще одна (четвертая) связь возникает в палеогене. Тогда же Центральная Азия устанавливает фаунистическую связь с Индостаном, видимо, сначала не прямо, а через Юго-Восточную Азию. В раннем олигоцене оформляется прямая фаунистическая связь Центральной Азии и Европы. Через эти связи в Центральной Азии появляются мигранты. Первые из них проявляют себя в позднем мелу и составляют часть от общего разнообразия. Часть групп возникла от предков, которые появляются с других территорий. Мигранты превагируют в палеогене.

Первая азиоамериканская связь (альб – сеноман) определила проникновение в Центральную Азию таких позднемеловых семейств, как Priscagamidae и Isodontosauridae. Вторая такая же связь (средний сантон) привела к появлению здесь семейства Anguidae. Третья связь (поздний кампан) позволила распространиться в Центральной Азии Turinambidae. Во время четвертой азиоамериканской связи (ранний эоцен) из Северной Америки приходят Glyptosauridae и, видимо, Arretosauridae. Параллельно в Центральную Азию из Юго-Восточной Азии проникают другие новые группы. Первая такая фаунистическая связь способствовала распространению Parasaniwidae и Mongolochamoridae, вторая (средний сантон) – Phrynosomatidae s.l., а четвертая (ранний эоцен) – Varanidae (Saniwa) и Uromastycidae. В раннем олигоцене в Центральной Азии появляются Lacertidae из Европы.

В позднем мелу Центральная Азия выступает как один из самых активных центров диверсификации ящериц. Число первично эндемичных семейств три: Slavoiidae, Carusiidae и Paravaranidae. Ко вторичным эндемикам принадлежат кампанские по возрасту Adamisauridae, Cherminosauridae, Chermintidae, Gladidenagamidae fam. nov., Gilmoreteidae, Pleurodontagamidae, Polrussidae, Pyramicephalosauridae и Saniwididae. В течение кампана – палеоцена на территории Центральной Азии возникли Changjiangosauridae и Agamidae.

Всего на территории Центральной Азии удается реконструировать происхождение 19 из 36 известных здесь семейств. Это самый большой показатель среди других известных центров диверсификации (рис. 151).

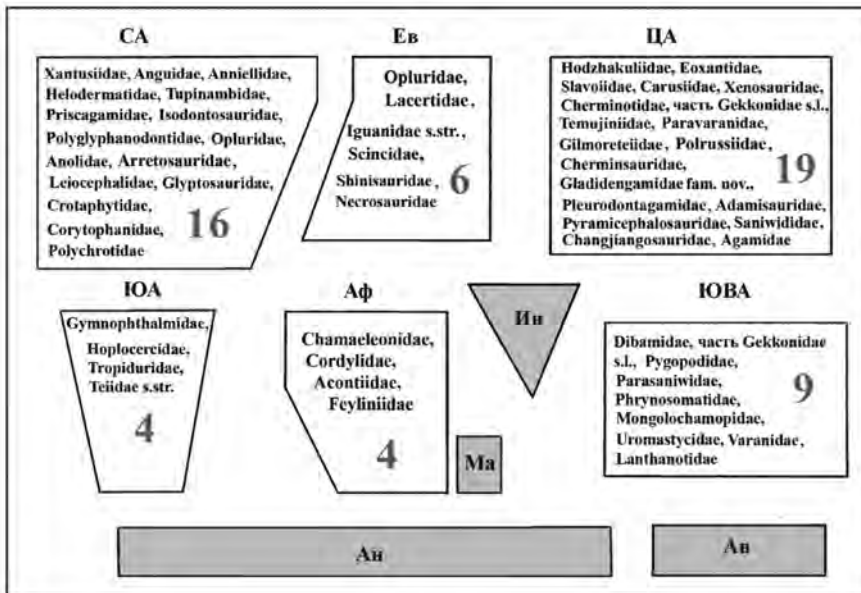


Рис. 151. Реконструкция географического происхождения ископаемых и современных семейств ящериц на территории Центральной Азии и сравнение «продуктивности» этого центра диверсификации с другими (цифрами показано число семейств, которое предположительно произошло на данной территории).

Выводы

1. Данными морфологии обоснована монофилия ящериц из-за уникальных для них типа кинетизма (амфикинетизм) и крупных боковых затылочных костей. Для классификации группы также важно строение височных дуг (для нее установлены сцинкогеккономорфный и игуаниевый типы), небного комплекса (наиболее распространены диплоглоссо- и платинотопалатинарный типы), нижней челюсти (ангвиморфный, лацерто-геккононовый, сцинкоморфный, мозазавро-тейюморфный, игуаноморфный и агамо-хамелеоморфный типы), зубов, включая варианты прикрепления (гипер-, суб- и эуплевродонтия), наличие, локализация и строение остеодерм. Многие указанные морфологические особенности выявлены впервые и учитывают данные о параллелизмах, включая регулярный тип их проявления (ему подвержено, например, строение неба). Они также легли в основу предложенного для описания ископаемого разнообразия ящериц морфофилетического варианта их классификации.

2. Установлено, что в мезозое и палеогене на территории Центральной Азии обитало 36 семейств ящериц, имевших наземный образ жизни. Эти группы принадлежат всем инфраотрядам и большинству микроотрядов (нет Rhiptoglossa). Ряд ископаемых семейств установлен автором, включая данную работу, впервые: Saniwididae, Cherminotidae, Hodzhakuliidae, Eoxantidae, Slavoiidae, Globauridae, Paravaranaidae, Polrussiidae, Temujiniidae, Mongolochamopidae, Pyramicephalosauridae, Cherminosauridae, Pleurodontagamidae, Gladidenagamidae fam. nov., Isodontosauridae.

3. Выявлено три эволюционных этапа, которые ящерицы прошли на территории Центральной Азии до начала неогена: юрско-раннемеловой (доминирование Scincomorpha: Paramacellodidae в юре, Ardeosauridae в раннем мелу и Hodzhakuliidae в апт–альбе), позднемеловой (Chamaeleomorpha: Priscagamidae, Mongolochamopidae и Gilmoreteiidae) и палеогеновый (Agamognatha: Changjiangosauridae, Uromastycidae, Agamidae). К современному состоянию разнообразия группа пришла в конце палеогена и в неогене.

4. Начало активного отхода центральноазиатских ящериц от первичной насекомоядности, как впервые установлено, произошло в позднем мелу. Именно тогда ряд представителей группы уклонился в сторону микрофагии (некоторые Priscagamidae и Gladidenagamidae fam. nov.), полифагии (Mongolochamopidae, Adamisauridae, Priscagamia), растительнойности (Gilmoreteiidae, Cherminosauridae) и питания мелкими позвоночными (Cherminotidae, Saniwididae, Parasaniwididae).

5. Семейственная дивергенция ящериц на территории Центральной Азии активно проходила в периоды потепления климата в мелу и палеогене. Подъемы разнообразия удается совместить с максимумами температур в апте – альбе, сантоне – кампане (в это время произошло наибольшее число семейств) и эоцене. Спады разнообразия и смена доминант пришлись на похолодания в альбе – сеномане, позднем кампане и олигоцене.

6. Данные по распространению ящериц в общих чертах соответствуют представлениям о зоогеографических связях крупных участков суши

от средней юры до конца палеогена, разработанных Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом (1992; Kalandadze, Rautian, 1997). Их реконструкции дополнены нами в части последовательности распада зоогеографической Афроравразии в юре, повторности связей Центральной Азии с Северной Америкой и Юго-Восточной Азией в позднем мелу и в палеогене.

7. Соединение классической Лавразии и Африки после распада Пангеи на рубеже ранней и средней юры послужило первичной территорией происхождения ящериц. После изоляции в средней юре Центральная Азия функционировала как один из нескольких и самых активных в мелу центров диверсификации группы. В конце палеогена данная территория превращается, с точки зрения эволюции ящериц, в периферический регион.

8. Анализ зоогеографических связей Центральной Азии в мезозое и раннем кайнозое по ящерицам привел к пониманию проникновения на ее территорию мигрантов из Северной Америки (*Priscagamidae*, *Tupinambidae*, *Isodontosauridae*, *Anguidae* в позднем мелу; *Glyptosauridae* и, вероятно, *Arretosauridae* в палеогене) и Юго-Восточной Азии (*Parasaniwidae*, *Mongolochamopidae*, *Phrynosomatidae* в позднем мелу, *Uromastycidae* и *Varanidae* в палеогене). Роль в становлении разнообразия группы в палеогене данной территории сыграла также Европа (*Lacertidae*). Часть семейств (*Paramacellodidae*, *Dorsetisauridae*, *Bavarisauridae*, *Ardeosauridae* и *Globauridae*) меловая Центральная Азия унаследовала со времени ее вхождения в состав юрской Афроравразии. Преобладание мигрантов над автохтонными группами произошло в палеогене.

9. К числу автохтонных для Центральной Азии отнесено 19 семейств ящериц: *Agamidae*, *Changjiangosauridae*, *Eoxantidae*, *Gekkonidae* s.l., *Hodzhakuliidae*, *Temujiniidae*, *Xenosauridae* s.str., *Carusiidae*, *Paravaranidae*, *Saniwididae*, *Slavoiidae*, *Adamisauridae*, *Cherminotidae*, *Cherminosauridae*, *Gladidenagamidae* fam. nov., *Gilmoreteiidae*, *Pleurodontagamidae*, *Polrussiidae*, *Pugamicerphalosauridae*. Их появление приурочено к изоляции обсуждаемой территории в течение раннего и позднего мела, а также на рубеже мела и палеоцена. На территории Центральной Азии одним из последних автохтонно возникших стало современное семейство *Agamidae*.

Список литературы

1. *Абрамсон Н.И.* Молекулярная и традиционная филогенетика. На пути к взаимопониманию // Тр. Зоол. института РАН. – 2013. Прилож. – № 2. – С. 219–229.
2. *Аверьянов А.О.* Первая находка долихозавра (Squamata, Dolichosauridae) в Центральной Азии // Палеонтол. журн. – 2001. – № 5. – С. 75–77.
3. *Аверьянов А.О., Алифанов В.Р.* Новое в изучении остатков утконосных динозавров (Ornithischia, Hadrosauridae) из верхнемеловых отложений Таджикистана // Палеонтол. журн. – 2012. – № 5. – С. 67–73.
4. *Аверьянов А.О., Файнгерц А.В.* Ящерицы раннего мела Западной Сибири // Вопросы герпетологии. Материалы первого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Пушкино – Москва. – 2001. – С. 6–8.
5. *Аверьянов А.О., Фёдоров П.В.* Раннемеловая ящерица из ходжабатской свиты Ферганы (Кыргызстан) // Вестник СПбГУ. Сер. 7. – 2004. – Вып. 1. – С. 81–82.
6. *Аверьянов А.О., Удовиченко Н.И.* Возраст позвоночных местонахождения Андарак (Южная Фергана) // Стратиграфия, геол. корреляция. – 1993. Т. 1. – № 3. – С. 139–142.
7. *Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г.* Эволюция таксономического разнообразия // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. – 2001. – Вып. 5. М.: ГЕОС. – 126 с.
8. *Алифанов В.Р.* Новые ящерицы (Lacertilia, Teiidae) из верхнего мела Монголии // Ископаемые рептилии и птицы Монголии / Отв. ред. Е.Н. Курочкин. М.: Наука, 1988. – С. 90–100 (Тр. Совместн. советско-монгольской палеонтол. экспед. Вып. 34).
9. *Алифанов В.Р.* Древнейший геккон (Lacertilia, Gekkonidae) из нижнего мела Монголии // Палеонтол. журн. – 1989а. – № 1. – С. 124–126.
10. *Алифанов В.Р.* Новые прискагамы (Lacertilia) из верхнего мела Монголии // Палеонтол. журн. – 1989б. – № 4. – С. 73–87.
11. *Алифанов В.Р.* Древнейшие этапы эволюции ящериц на территории Монголии // Основные результаты исследований Совместной советско-монгольской палеонтологической экспедиции за 1969–1988 гг. (тезисы докладов). М.: Наука, 1989в. – С. 15–16.
12. *Алифанов В.Р.* Ревизия *Tinosaurus asiaticus* Gilmore (Agamidae) // Палеонтол. журн. – 1991. – № 3. – С. 115–119.
13. *Алифанов В.Р.* Новые ящерицы семейства Macrocephalosauridae (Sauria) из верхнего мела Монголии и критические замечания о системе Teiidae (sensu Estes, 1983) // Палеонтол. журн. – 1993а. – № 1. – С. 57–74.
14. *Алифанов В.Р.* Ящерицы верхнего мела Монголии и проблема первого межамериканского контакта // Палеонтол. журн. – 1993б. – № 3. – С. 79–85.
15. *Алифанов В.Р.* Ящерицы семейств Priscagamidae и Hoplocercidae (Sauria, Iguania): филогенетическое положение и новые представители из позднего мела Монголии // Палеонтол. журн. – 1996. – № 3. – С. 100–118.

16. Алифанов В.Р. Макроцефалозавры и ранние этапы эволюции ящериц Монголии. М.: ГЕОС, 2000. – 126 с. (Тр. ПИН. Т. 272).
17. Алифанов В.Р. Загадка происхождения черепов // Природа. – 2001. – № 8. – С. 18–25.
18. Алифанов В.Р. Два новых динозавра инфраотряда Neoceratopsia (Ornithischia) из отложений верхнего мела Нэмэгэтинской котловины, Монголия // Палеонтол. журн. – 2003. – № 5. – С. 77–88.
19. Алифанов В.Р. *Parauromastux gilmorei* gen. et sp. nov. (Isodontosauridae, Iguania) – новая ящерица из позднего мела Монгольской Народной Республики // Палеонтол. журн. – 2004а. – № 2. – С. 87–92.
20. Алифанов В.Р. В мире древних ящериц // в мире животных. – 2004б. – № 9. – С. 2–9.
21. Алифанов В.Р. Удивительные рогатые динозавры // Природа. – 2005. – № 10. – С. 58–69.
22. Алифанов В.Р. Ящерицы в эпоху динозавров // Природа. – 2007. – № 9. – С. 47–58.
23. Алифанов В.Р. Миниатюрный рогатый динозавр *Gobiceratops minutus* gen. et sp. nov. (Bagaceratopidae, Neoceratopsia) из позднего мела Монголии // Палеонтол. журн. – 2008. – № 6. – С. 49–60.
24. Алифанов В.Р. Палеонтология и ключевые проблемы изучения акродонтных ящериц // Международная конференция «Проблемы палеонтологии Центральной Азии» (к 40-летию Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции). М.: ПИН РАН. – 2009а. – С. 12–15.
25. Алифанов В.Р. Новые акродонтные ящерицы (Lacertilia) из среднего эоцена южной Монголии // Палеонтол. журн. – 2009б. – № 6. – С. 68–77.
26. Алифанов В.Р. Ящерицы семейства *Arretosauridae* Gilmore, 1943 (Iguanomorpha, Iguania) из палеогена Монголии // Палеонтол. журн. – 2012а. – № 4. – С. 80–87.
27. Алифанов В.Р. Отряд Lacertilia // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / Отв. ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М: ГЕОС, 2012б. – С. 7–136.
28. Алифанов В.Р. Serpentes // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / Отв. ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М: ГЕОС, 2012в. – С. 137–152.
29. Алифанов В.Р. Надотряд Dinosauria // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / Отв. ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М: ГЕОС, 2012г. – С. 153–157.
30. Алифанов В.Р. Отряд Saurogoda // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / Отв. ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М: ГЕОС, 2012д. – С. 158–168.
31. Алифанов В.Р. Подотряд Theropoda // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 /

Отв. ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М: ГЕОС, 2012е. – С. 169–240.

32. Алифанов В.Р. Отряд Ornithischia // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / Отв. ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М: ГЕОС, 2012ж. – С. 241–308.

33. Алифанов В.Р. Инфраотряд Alvarezsauria // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 2 / Отв. ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М: ГЕОС, 2012з. – С. 325–334.

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

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

36. Алифанов В.Р. Ящерицы местонахождения Хобур // 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.

37. Алифанов В.Р. Этапы эволюции динозавров в позднем мелу Азии // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы Седьмого Всероссийского совещания, 10–15 сентября 2014 г. г. Владивосток, о. Русский / Ред. Е.Ю. Барабошкин и др. Владивосток: Дальнаука, 2014в. – С. 23–26.

38. 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 / Ред. Н.И. Трегуб, Т.М. Кабанова. СПб: ГДМ, 2014г. – С. 333–335.

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

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

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

42. Алифанов В.Р. Ящерицы и зоогеографическая история Центральной Азии в мелу // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии (2016). Сборник научных трудов / Ред. Е.Ю. Барабошкина. Симферополь: Издательский Дом Черноморпресс, 2016в. – С. 28–30.

43. Алифанов В.Р. Палеонтология и географическое происхождение «игуан» // 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 / Ред. А.С. Алексеев. М.: ПИН РАН, 2017а. – С. 3–4.

44. Алифанов В.Р. Варан: История современного дракона // Постнаука [электронный ресурс: интернет-журнал]. 2017б (9 марта), <https://postnauka.ru/longreads/73471>

45. Алифанов В.Р. Подъем 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» / Ред. Е.Ю. Барабошкин, Т.А. Липницкая, А.Ю. Гужиков. Белгород: Политерра, 2018а. – С. 28–31.

46. Алифанов В.Р. Ящерицы семейства *Temujiniidae* (Iguanomorpha): находки из апта – альба Монголии, классификация и географическое происхождение // Палеонтол. журн. – 2018б. – № 6. – С. 63–73.

47. Алифанов В.Р. Ящерицы семейств *Eoxantidae*, *Ardeosauridae*, *Globauridae* и *Paramacellodidae* (Scincomorpha) из апта – альба Монголии // Палеонтол. журн. – 2019а. – № 1. – С. 73–86.

48. Алифанов В.Р. Ящерицы семейств *Dorsetisauridae* и *Xenosauridae* (Anguimorpha) из апта – альба Монголии // Палеонтол. журн. – 2019б. – № 2. – С. 72–83.

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

50. Алифанов В.Р., Ефимов М.Б., Новиков И.В. и др. Новый пситтакозавровый комплекс тетрапод из нижнемелового местонахождения Шестаково (южная Сибирь) // Докл. акад. наук. – 1999. Т. 369. – № 4. – С. 491–493.

51. Алифанов В.Р., Курочкин Е.Н. Зал V. Мезозой: динозавры и их современники // Палеонтологический музей им. Ю.А. Орлова / Отв. редактор А.В. Лопатин. М.: ПИН РАН, 2012. – С. 172–233.

52. Алифанов В.Р., Савельев С.В. Два новых птицеподобных динозавра (*Nurpylophodontia*, *Ornithopoda*) из поздней юры России // Палеонтол. журн. – 2014. – № 4. – С. 72–82.

53. Алифанов В.Р., Савельев С.В. Древнейший орнитомимозавр (*Theropoda*, *Dinosauria*) с отпечатками покровов из верхней юры России // Палеонтол. журн. – 2015. – № 6. – С. 71–85.

54. Алифанов В.Р., Савельев С.В. Юрские динозавры Забайкалья // Природа. – 2016а. – № 4. – С. 35–44.

55. Алифанов В.Р., Савельев С.В. Юрские динозавры Забайкалья // Природа. – 2016б. – № 5. – С. 39–48.

56. Ананьева Н.Б. Таксонометрические различия в строении черепа и зубной системы агамовых ящериц (*Sauria*, *Agamidae*) фауны СССР // Зоол. журн. – 1977. Т. 56. – № 7. – С. 1062–1070.

57. Ананьева Н.Б. Филогения и биогеография агамовых ящериц (*Agamidae*, *Lacertilia*, *Reptilia*): обзор концепций и результатов молекулярных и морфологических исследований // Успехи современной биол. – 2004. – Т. 124. – № 1. – С. 44–56

58. *Ананьева Н.Б.* Филогения и биогеография агамовых ящериц (Agamidae, Acrodonta, Lacertilia, Reptilia): обзор концепций и результатов исследований // Материалы III съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского / Ред. Н.Б. Ананьева и др. Вопросы герпетол. СПб: 2008. – С. 16–24.

59. *Ананьева Н.Б.* Современное состояние проблем филогении игуаноморфных ящериц (Sauria, Reptilia) // Праці Українського герпетол. товариства. – 2013. – № 4. – С. 4–9.

60. *Ананьева Н.Б., Горелов Ю.К.* О находке зубов плиоценовых ящериц в Бадхызе // Вопросы герпетол. – 1981. – Т. 5. – С. 8–9.

61. *Антонов А.С.* Геномика и систематика // Природа. – 1999. – № 6. – С. 19–27.

62. *Архангельский А.Д.* Верхнемеловые отложения Туркестана. Вып. 1. Верхнемеловые отложения северо-западных Кызылкумов и Ферганы // Тр. Геол. Ком. Нов. сер. – 1916. – Вып. 1. – С. 1–98.

63. *Ахметьев М.А.* Климат земного шара в палеоцене и эоцене по данным палеоботаники. Глава 1 // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Гл. ред. М.А. Семихатов, Н.М. Чумаков. М: Наука, 2004. – С. 8–47 (Тр. ГИН РАН. Вып. 550).

64. *Бадамгарав Д., Решетов В.Ю.* Палеонтология и стратиграфия палеогена Заалтайской Гоби. М.: Наука, 1985. – 104 с. (Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. эксп. Вып. 25).

65. *Барсболд Р.* Хищные динозавры мела Монголии. М.: Наука, 1983. – 120 с. (Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. экспед. Вып. 19).

66. *Бахурина Н.Н.* Раннемеловое местонахождение птерозавров западной Монголии // Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука. – 1983. – С. 126–129 (Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. экспед. Вып. 24).

67. *Беляева Е.И., Трофимов Б.А., Решетов В.Ю.* Основные этапы эволюции млекопитающих в позднем мезозое – палеогене Центральной Азии // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1974. – С. 19–45 (Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. экспед. Вып. 1).

68. *Богданов Ю.А., Каплин П.А., Николаев С.Д.* Происхождение и развитие океана. М.: Мысль, 1978. – 160 с.

69. *Бугдаева Е.В., Маркевич В.С., Сорокин А.П. и др.* Глава 2. Стратиграфия // Флора и динозавры на границе мела и палеогена Зейско-Буреинского бассейна / Отв. ред. Е.В. Бугдаева. Владивосток: Дальнаука, 2001. – С. 25–43.

70. *Верещагин В.Н.* Меловая система Дальнего Востока. Труды Всесоюз. науч.-исслед. геол. ин-та. Л.: Недра, 1977. Нов. сер. – Т. 242. – 208 с.

71. *Воробьева Э.И.* Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб. М.: Наука, 1977. – 240 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 163).

72. *Воробьева Э.И., Чугунова Т.Ю.* Зубная система ящериц: Таксономическое и экологическое разнообразие. М.: Наука. – 1995. 152 с.

73. *Геккер Р.Ф., Осипова А.И., Бельская Т.Н.* Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии. М.: Изд-во АН СССР. – 1962. Кн. 1. – 335 с.

74. *Геккер Р.Ф., Осипова А.И., Бельская Т.Н.* Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии. М.: Изд-во АН СССР. – 1962. – Кн. 2. – 332 с.

75. Геологические и биотические события позднего эоцена – раннего олигоцена на территории бывшего СССР. Ч. 1. Региональная геология верхнего эоцена и нижнего олигоцена / Отв. ред. В.А. Крашенинников, М.А. Ахметьев. М.: ГЕОС, 1996. – 314 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 489).
76. Геологические и биотические события позднего эоцена – раннего олигоцена на территории бывшего СССР. Ч. 2. Геологические и биотические события / Отв. ред. В.А. Крашенинников, М.А. Ахметьев. М.: ГЕОС, 1998. – 250 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 507).
77. *Гептнер В.Г.* Общая зоогеография. М.: Биомедгиз, 1936. – 548 с.
78. *Гречко В.В.* Проблемы молекулярной филогенетики на примере отряда чешуйчатых рептилий (отряд Squamata): митохондриальные ДНК-маркеры // Молекул. биол. – 2013. – Т. 47. – № 1. – С. 61–82.
79. *Даревский И.С., Чумаков И.С.* Новый плейстоценовый вид ящериц *Ablepharus* из рудного Алтая // Палеонтол. журн. – 1962. – № 1. – С. 127–130.
80. *Девяткин Е.В.* Кайнозой внутренней Азии (стратиграфия, геохронология, корреляции). М.: Наука, 1981. – 196 с. (Тр. Совм. советско-монгольской научно-исследов. экспед. Вып. 27).
81. *Девяткин Е.В.* Магнитостратиграфическая схема кайнозоя Монголии // Стратиграфия, геологическая корреляция. – 1994. – Т. 2. – № 2. – С. 35–45.
82. *Дзержинский Ф.Я.* Некоторые вопросы биомеханики челюстного аппарата птиц // Зоол. журн. – 1966. – Т. 46. – № 9. – С. 1436–1146.
83. *Дзержинский Ф.Я.* Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М.: Изд-во МГУ, 1972. – 156 с.
84. *Дмитриев В.Ю., Жерихин В.В.* Изменения разнообразия насекомых по данным метода накопленных появлений // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых / Ред. А.Г. Пономаренко. М.: Наука. 1988. – С. 208–215.
85. *Дмитриева Е.Л., Несмеянов С.А.* Млекопитающие и стратиграфия континентальных третичных отложений юго-востока Средней Азии. – 1982. – 110 с. (Тр. Палеонтол. инт-та АН СССР. Т. 193).
86. *Ефремов И.А.* Дорога ветров. М.: Государственное издательство географической литературы ОГИЗ, 1962. – 366 с.
87. *Жерихин В.В.* Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. – 198 с. (Тр. Палеонтол. ин-т. АН СССР. Т. 165).
88. *Захаров В.А.* Климат Северо-Восточной Азии в мезозое (обзор) // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения) / Отв. ред. М.А. Ахметьев, А.Б. Герман, М.П. Долуденко и др. М.: ГЕОС, 2002. – С. 262–267.
89. *Зерова Г.А., Чхиквадзе В.М.* Обзор кайнозойских ящериц и змей СССР // Изв. АН ГССР (серия биол.). – 1984. – Т. 10. – № 5. – С. 319–326.
90. *Зонова Т.Д., Казинцова Л.И., Языкова Е.А.* Атлас руководящих групп меловой фауны Сахалина. СПб.: Недра, 1993. – 325 с.
91. *Ивахненко М.Ф., Курзанов С.М.* Геологическое строение и возраст местонахождений Удан-Сайр и Шара-Цав. М.: Наука, 1988. – С. 100–105 (Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. экспед. Вып. 34).

92. *Иорданский Н.Н.* Кинетизм черепа ящериц. О функциональном значении кинетизма черепа // Зоол. журн. – 1966. – Т. 45. – № 9. – С. 1398–1410.

93. *Иорданский Н.Н.* К функциональному анализу черепа ящериц: особенности строения, связанные с кинетизмом // Зоол. журн. – 1971. – Т. 50. – № 5. – С. 724–733.

94. *Иорданский Н.Н.* Морфологические и функциональные особенности челюстного аппарата и кинетизм черепа у хамелеонов // Зоол. журн. – 1973. – Т. 52. – № 6. – С. 891–901.

95. *Иорданский Н.Н.* Челюстной аппарат и проблема родственных связей Dibamidae и Pygopodidae (Reptilia, Squamata) // Зоол. журн. – 1985. – Т. 64. – № 12. – С. 1835–1848.

96. *Иорданский Н.Н.* Морфофункциональные особенности челюстного аппарата игуанид и эволюция кинетизма черепа у ящериц // Зоол. журн. – 1987. Т. 66. – № 1. – С. 85–97.

97. *Иорданский Н.Н.* Эволюция комплексных адаптаций: Челюстной аппарат амфибий и рептилий. М.: Наука, 1990а. – 310 с.

98. *Иорданский Н.Н.* Эволюция и адаптации челюстного аппарата ящериц (Lacertilia) // Зоол. журн. – 1990б. – Т. 69. – № 7. – С. 89–102.

99. *Иорданский Н.Н.* Кинетизм черепа веретеницы (*Anguis fragilis*) и эволюция неба у ящериц (Lacertilia) // Зоол. журн. – 1997. – Т. 76. – № 1. – С. 74–82.

100. *Иорданский Н.Н.* Кинетизм черепа ящериц (Lacertilia): происхождение, биомеханика, эволюция // Зоол. журн. – 2011. – Т. 90. – № 8. – С. 976–986.

101. *Каландадзе Н.Н., Курзанов С.М.* Нижнемеловые местонахождения наземных позвоночных Монголии // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука. – 1974. – С. 288–295 (Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. экспед. Вып. 1).

102. *Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С.* Место Центральной Азии в зоогеографической истории мезозоя // Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983. – С. 6–44 (Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. экспед. Вып. 24).

103. *Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С.* Историческая зоогеография позднего триаса и реконструкция фауны северной Африки // Палеонтол. журн. – 1991. – № 1. – С. 3–14.

104. *Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С.* Система млекопитающих и историческая зоогеография // Филогенетика млекопитающих / Ред. О.Л. Россолимо. М.: Изд-во МГУ, 1992. – С. 44–152 (Сб. трудов Зоол. музея МГУ. Т. 29).

105. *Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С.* Юрский экологический кризис сообщества наземных тетрапод и эвристическая модель сопряженной эволюции сообщества и биоты // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. – С. 60–95.

106. *Кожевников Ю.П., Железнов-Чукотский Н.К.* Берингия: история и эволюция. М.: Наука, 1995. – 383 с.

107. *Козлов П.К.* Путешествие в Монголию 1923–1926 гг. Дневники. М.: Географгиз, 1949. – 234 с.

108. *Красилов В.А.* Палеоэкология наземных растений. Основные принципы и методы. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. – 208 с.

109. Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. – 256 с.
110. Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. – 264 с.
111. Лебёдкина Н.С. Эволюция черепа амфибий: к проблеме морфологической интеграции. М.: Наука, 1979. – 283 с.
112. Левшакова И.Ю. Новый варан из нижнего плиоцена Таджикистана // Труды Зоол. ин-та АН СССР. – 1986. – Т. 157. – С. 101–106.
113. Лопатин А.В., Агаджанян А.К. Тритилодонт (Tritylodontidae, Synapsida) из мезозоя Якутии // Докл. АН. – 2008. – Т. 419. – № 2. – С. 279–282.
114. Макулбеков Н.М. Стратиграфическое положение альбских и позднемеловых флор Южной Монголии // Стратиграфия, геол. корреляции. – 2004. – Т. 12. – № 6. – С. 53–68.
115. Мартинсон Г.Г. О стратиграфии юрских и меловых отложений Монголии // Изв. АН СССР. Сер. геол. – 1973. – № 12. – С. 89–95.
116. Мартинсон Г.Г., Сочава А.В., Барсболд Р. О стратиграфическом расчленении верхнемеловых отложений Монголии // Докл. АН СССР. – 1969. – Т. 189. – № 5. – С. 1081–1084.
117. Невеская Л.А. Политипическая концепция вида в палеонтологии // Современная палеонтология. Том 1. Методы, направления, проблемы, практическое приложение / Ред. С.В. Мейен, В.П. Макридин, Д.Л. Степанов. М.: Недра, 1988. – С. 525–537.
118. Ней М., Кумар С. Молекулярная эволюция и филогенетика. Киев: КВЦ, 2004. – 418 с.
119. Несов Л.А. Находка челюсти наземной ящерицы в верхнем мелу Узбекистана // Вестн. ЛГУ. – 1981. Вып. 2. – № 9. – С. 105–107.
120. Несов Л.А. Редкие костные рыбы, наземные ящерицы и млекопитающие зоны лиманов и приморских низменностей мела Кызылкумов // Ежегодн. Всесоюзн. палеонтол. об-ва. – 1985. Т. 28. – С. 199–219.
121. Несов Л.А. Комплексы позвоночных позднего мезозоя и палеоцена Средней Азии // Тр. 31-й сессии Всесозн. палеонтол. об-ва. Л.: Наука, 1988. – С. 93–101.
122. Несов Л.А. Динозавры Северной Евразии: новые данные о составе комплексов, экологии и палеобиогеографии. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1995. – 156 с.
123. Несов Л.А. Неморские позвоночные мелового периода Северной Азии. Спб.: БИН РАН, 1997. – 218 с.
124. Несов Л.А., Старков А.И. Меловые позвоночные из Гусиноозерской котловины Забайкалья и их значение для определения возраста и условий образования отложений // Геол. и геофиз. — 1992. – № 6. – С. 10–18.
125. Несов Л.А., Удовиченко Н.И. Морские змеи и хрящевые рыбы из палеогена южного Казахстана // Палеонтол. сб. Львов: «Вища школа», 1984. – № 21. – С. 69–74.
126. Павлинов И.Я. Введение в современную филогенетику. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2005. – 391 с.
127. Павлинов И.Я. Классическая и неклассическая систематика: где проходит граница? // Журн. общ. биол. – 2006. – Т. 67. – № 2. – С. 83–108.

128. Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю. Биологическая систематика: эволюция идей. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2011. – 671 с. (Сб. трудов Зоол. музея. Т. 51).

129. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. – 400 с.

130. Полиан Р. Мадагаскар – малый континент между Африкой и Азией // Мадагаскар. М.: Прогресс, 1990. – С. 14–26.

131. Попов И.Ю. Периодические системы и периодический закон в биологии. СПб., М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2008. – 223 с.

132. Потапова Е.Г. Морфо-биологический подход в филогенетике (возможности и ограничения) // Тр. Зоол. ин-та. Приложение. – 2013. – № 2. – С. 53–65.

133. Пятков К.К., Пяновская И.А., Бухарин А.К., Быковский Ю.К. Геологическое строение центральных Кызылкумов. Ташкент: Фан., 1967. – 177 с.

134. Расницын А.П. Процесс эволюции и методология систематики. СПб: ЗИН РАН, 2002. – 108 с. (Тр. Русск. энтомол. о-ва. Т. 73).

135. Раутиан А.С. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение: Справочное пособие в 2 томах / Ред. М.А. Шишкин, С.В. Мейен, А.С. Алексеев и др. М.: Недра, 1988. – Т. 2. – С. 76–117.

136. Раутиан А.С., Сенников А.Г. Отношения хищник – жертва в филогенетическом масштабе времени // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 4. М.: Издание Палеонтологического института, 2001. – С. 29–46.

137. Родендорф Б.Б. Значение насекомых в историческом развитии наземных позвоночных // Палеонтол. журн. – 1970. – № 1. – С. 10–18.

138. Рождественский А.К. Новые данные о пситтакозаврах – меловых орнитоподах // Вопросы геол. Азии. Т. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1955. – С. 783–788.

139. Рождественский А.К. Местонахождение нижнемеловых динозавров в Кузбассе // Палеонтол. журн. – 1960. – № 2. – С. 165.

140. Рождественский А.К. Возрастная изменчивость и некоторые вопросы систематики динозавров Азии // Палеонтол. журн. – 1965. – № 3. – С. 95–109.

141. Рождественский А.К. Гадрозавры Казахстана // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. – С. 97–140.

142. Рождественский А.К. Изучение динозавров Монголии и их роль в расчленении континентального мезозоя // Фауна мезозоя и кайнозоя Западной Монголии / Отв. ред. Н.Н. Крамаренко. М.: Наука, 1971. – С. 21–32 (Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. экспед. Вып. 3).

143. Рождественский А.К. Изучение меловых рептилий в России // Палеонтол. журн. – 1973. № 2. – С. 90–99.

144. Рождественский А.К. Изучение мезозойских рептилий в России и дальнейшие перспективы // Палеонтол. журн. – 1974. – № 2. – С. 26–32.

145. Рябинин А.Н. Остатки динозавров из верхнего мела низовьев р. Аму-Дарьи // Записки Росс. минерал. об-ва. – 1931б. – Ч. 60. – № 1. – С. 114–118.

146. Симпсон Дж. Г. Принципы таксономии животных. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2006. – 293 с.
147. Симицын В.М. Древние климаты Евразии. Ч. II. Мезозой. Л.: Изд-во ЛГУ, 1966. – 166 с.
148. Симицын В.М. Введение в палеоклиматологию. Л.: Недра, 1980. – 248 с.
149. Старобогатов Я.И. Естественная система, искусственные системы и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований // Принципы и методы зоологической систематики. Л.: ЗИН АН СССР, 1989. – Т. 206. – С. 191–222.
150. Суханов В.Б. Некоторые вопросы филогении и системы Lacertilia (seu Sauria) // Зоол. журн. – 1961. – Т. 40. – № 1. – С. 73–83.
151. Сушкин П.П. Зоогеографические области средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1925. – Т. 34. – С. 7–86.
152. Татаринов Л.П. Очерки по теории эволюции. М.: Наука, 1987. 251 с. (Сер. «Академические чтения»).
153. Татаринов Л.П. Очерки по эволюции рептилий. М.: ГЕОС. – 2006. – 232 с. (Тр. ПИН РАН. Вып. 290).
154. Татаринов Л.П., Мащенко Е.Н. Находка аберрантного тритилодонта (Reptilia, Synodonta) в нижнем мелу Кемеровской области // Палеонтол. журн. – 1999. – № 4. – С. 85–92.
155. Твердохлебов В.П., Цыбин Ю.И. Генезис верхнемеловых местонахождений динозавров Тугрикийн-Ус и Алаг-Тэг // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука. – 1974. – С. 314–315 (Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. экспед. Вып. 1).
156. Терещенко В.С. Половой диморфизм посткраниального скелета ящериц семейства Agamidae (Lacertilia) // Зоол. журн. – 1991. – Т. 79. – № 10. – С. 91–103.
157. Терещенко В.С. Половой диморфизм посткраниального скелета протоцератопсид (Neoceratopsia, Protoceratopsidae) Монголии // Палеонтол. журн. – 2001. – № 4. – С. 79–89.
158. Терещенко В.С. Определитель позвонков протоцератопсидов (Ceratopsia, Dinosauria) Монголии // Палеонтол. журн. – 2007. – № 2. – С. 59–72.
159. Терещенко В.С., Алифанов В.Р. *Vainoceratops efremovi* gen. et sp. nov. – новый рогатый динозавр (Protoceratopidae, Neoceratopsia) из местонахождения Байн-Дзак (южная Монголия) // Палеонтол. журн. – 2003. – № 5. – С. 77–88.
160. Туманова Т.А., Алифанов В.Р., Болотский Ю.Л. В России впервые обнаружены остатки панцирных динозавров // Природа. – 2003. – № 3. – С. 69–70.
161. Туманова Т.А., Болотский Ю.Л., Алифанов В.Р. Первые находки панцирных динозавров в верхнем мелу России (Приамурье) // Палеонтол. журн. – 2004. – № 1. – С. 68–72.
162. Фёдоров П.В., Несов Л.А. Ящерица рубежа средней и поздней юры северо-восточной Ферганы // Вестн. СПб ГУ. – 1992. Сер. 7. Вып. 3. № 21. – С. 9–14.

163. Флеров К.К., Беляева Е.И., Яновская Н.М. и др. Зоогеография палеогена Азии. М.: Наука, 1974. – 303 с.

164. Хехт М.К., Хехт Б.М. Новая ящерица из юрских отложений Средней Азии // Палеонтол. журн. – 1984. № 3. – С. 135–138.

165. Хозбаяр П. Новые данные о верхнеюрских и нижнемеловых отложениях западной Монголии // Доклады АН СССР. – 1973. – Т. 208. – № 6. – С. 1436–1428.

166. Чумаков Н.М. Климатическая зональность и климат мелового периода. Глава 5 // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Гл. ред. М.А. Семихатов, Н.М. Чумаков. М.: Наука, 2004а. – С. 119–166 (Тр. ГИН РАН. Вып. 550).

167. Чумаков Н.М. Динамика и возможные причины климатических изменений в позднем мезозое. Глава 7 // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Гл. ред. М.А. Семихатов, Н.М. Чумаков. М.: Наука, 2004б. – С. 206–216 (Тр. ГИН РАН. Вып. 550).

168. Шилин П.В. Позднемеловые флоры Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1986. – 200 с.

169. Шилин П.В., Романова Э.В. Сенонские флоры Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1978. – 176 с.

170. Шилов И.А. Физиологическая экология животных. М.: Высшая школа, 1985. – 328 с.

171. Шмидт-Нильсен К. Животные пустынь. 1972. Л.: Наука. – 308 с.

172. Шувалов В.Ф. О геологическом строении и возрасте местонахождения Хобур и Хурен-Дух // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука. – 1974. – С. 296–313 (Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. экспед. Вып. 1).

173. Шувалов В.Ф. Палеогеография и история развития Озерных систем Монголии в юрское и меловое время // Мезозойские Озерные бассейны Монголии / Ред. Г.Г. Мартинсон. Л.: Наука, 1982. – С. 18–68.

174. Шувалов В.Ф. Палеогеография Озер в мезозое Монголии // Лимнология и палеолимнология Монголии / Отв. ред. Д.В. Севастьянов, В.Ф. Шувалов, И.Ю. Неуструева. СПб.: Наука, 1994. – С. 148–181.

175. Шувалов В.Ф., Решетов В.Ю., Барсболд Р. О стратотипическом разрезе нижнего палеогена на юго-западе МНР // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука. – 1974. – С. 320–325 (Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. экспед. Вып. 1).

176. Шувалов В.Ф., Трусова Е.К. Новые данные о стратиграфическом положении позднеюрских и раннемеловых конхострак Монголии // Палеонтология и биостратиграфия Монголии. М.: Наука. – 1976. – С. 236–264 (Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. экспед. Вып. 3).

177. Шувалов В.Ф., Чхиквадзе В.М. Новые данные о позднемеловых черепахах Монголии // Ископаемая фауна и флора Монголии. М.: Наука. – 1975. – С. 214–229 (Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. эксп. Вып. 2).

178. Щепетов С.В., Головнева Л.Б., Годфруа П., Алексеев П.И. Маастрихтское захоронение растений и динозавров на юге Чукотки: геологическое строение, стратиграфия, состав биоты // Вопросы палеофлористики

и систематики ископаемых растений (Чтения памяти А.Н. Криштофовича. Вып. 6) / Ред. Л.Ю. Буданцев. – 2008. СПб: Изд-во БИН РАН. – С. 97–109.

179. Юдин К.А. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных // Тр. Зоол. ин-та. – 1974. – Т. 53 – С. 5–29.

180. Янин Б.Т. Палеозоогеография: учебник для студ. высш. учебн. заведений. М.: Изд. центр «Академия», 2009. – 256 с.

181. Яновская Н.М., Курочкин Е.Н., Девяткин Е.В. Местонахождение Эргилийн-Дзо – стратотип нижнего олигоцена в юго-восточной Монголии // Фауна, флора и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука. – 1977. – С. 14–33 (Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. экспед. Вып. 4).

182. Albert E.M., San Mauro D., Garcia-Paris M. et al. Effect of taxon sampling on recovering the phylogeny of squamate reptiles based on complete mitochondrial genome and nuclear gene sequence data // Gene. 2009. V. 441. № 1-2. P. 12–21.

183. Albino A.M. The South American fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria) // Münchner Geowiss. Abh. 1996. Bd 30. P. 185–202.

184. Alifanov V.R. Some peculiarities of the Cretaceous and Palaeogene lizard faunas of the Mongolian People's Republic // Kaupia. 1993. H. 3. P. 9–13.

185. Alifanov V.R. The fossil record of Cretaceous lizards of Mongolia // The Age of dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds M. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge Univ. Press, 2000. P. 368–389.

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

187. Alifanov V.R., Tatarinov L.P. Some features of the Cretaceous and Paleogene lizard faunas of the Mongolia People Republic // International Conference Monument Grube Messel – Perspectives and Relationships. 6–9 November, 1991 (Abstracts). Hessisches Landesmuseum Darmstadt Geologisch-Paläontologische, Mineralogische Abteilung, 1991. S. 5.

188. Altevogt Rud., Altevogt Ros. Studien zur Kinematik der Chamäleonzunge // Z. vergl. Physiol. 1954. Bd. 36. № 1. S. 66–77.

189. Ananjeva N.B. The skull structure of some arid asian agamids of *Phrynocephalus* genus (Agamidae, Sauria) // Russian J. Herpetol. 1988. V. 5. № 1, 1998. P. 29–35.

190. Andres B., Norell M.A. The first record of a pterosaur from the Early Cretaceous strata of Öösh (Övörkhangaï, Mongolia) // Amer. Mus. Novit. 2005. № 3472. P. 1–6.

191. Apesteguía S., Daza J.D., Simoes T.R., Rage J.C. The first iguanian lizard from the Mesozoic of Africa // R. Soc. Open Sci. 2016. V. 3. 9. P. 1–13.

192. Arnold E.N. Cranial kinesis in lizards: variations, uses, and origins // Evol. Biol. 1998. V. 30. P. 323–357.

193. Arnold E.N., Azar D., Ineich I., Nel A. The oldest reptile in amber: a 120 million year old lizard from Lebanon // J. Zool. Lond. 2002. V. 258. P. 7–10.

194. Arnold E.N., Poinar G.A. 100 million year old gecko with sophisticated adhesive toe pads, preserved in amber from Myanmar // Zootaxa. 2008. V. 1847. № 1. P. 62–68.

195. Aryaman J., Johnston I.G., Jones N.S. Mitochondrial Heterogeneity // Front Genet. 2019. V. 9. № 718. P. 1–16.
196. Augé M. Revision du lézard *Uromastix europaeus* (Reptilia, Lacertilia) de L'Oligocène français // Rev. Paléobiol. 1988. V. 7. № 2. P. 317–325.
197. Augé M. La faune de lézards et d'Amphisbaenes de l'Éocène inférieur de Condé-en-Brie (France) // Bull. Mus. Nat. Hist., Paris. 1990. Ser. 12. № 2. P. 111–141.
198. Augé M. Évolution des lézards du Paléogène en Europe // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. 2005. V. 192. P. 1–369.
199. Augé M., Rage J.-C. Herpetofauna from the Upper Paleocene and Lower Eocene of Morocco // Ann. Paléontol. 2006. V. 92. № 3. P. 235–253.
200. Augé M., Sullivan R.M. A new genus, *Paraplicosauriops* (Squamata, Anguillidae, Glyptosauridae) from the Eocene of France // J. Vertebr. Paleontol. 2006. V. 26. № 1. P. 133–137.
201. Averianov A.O. Paleogene sea snakes from the eastern part of Tethys // Russian J. Herpetol. 1997. V. 4. № 2. P. 128–142.
202. Averianov A.O. A new species of *Tinosaurus* from the Paleocene of Kazakhstan (Squamata: Agamidae) // Zoosyst. Ros. 2000. V. 9. № 2. P. 459–460.
203. Averianov A.O., Danilov I.O. Agamid lizards (Reptilia, Sauria, Agamidae) from the early Eocene of Kyrgyzstan // N. Jb. Geol. Paläontol. Mh. 1996. Hf 12. S. 739–750.
204. Averianov A.O., Danilov I.O. A varanid lizard (Squamata: Varanidae) from the early Eocene of Kirghizia // Russian J. Herpetol. 1997. V. 4. № 2. P. 143–147.
205. Averianov A.O., Skutschas P.P. Paramacellodid lizard (Squamata, Scincomorpha) from the early Cretaceous of Transbaikalia // Russian J. Herpetol. 1999. V. 6. № 2. P. 115–117.
206. Averianov A.O., Skutschas P.P. Additions to the Early Cretaceous dinosaur fauna of Transbaikalia, Eastern Russia // Proc. Zool. Inst. RAS. 2009. V. 313. № 4. P. 363–378.
207. Averianov A.O., Starkov A.I., Skutschas P.P. Dinosaurs from the early Cretaceous Murtoi Formation in Buryatia, Eastern Russia // J. Vertebr. Paleontol. 2003. V. 23. № 3. P. 586–594.
208. Averianov A.O., Sues H.-D. Correlation of Late Cretaceous continental vertebrate assemblages in Middle and Central Asia // J. Stratigraphy. 2012. V. 36. № 2. P. 462–485.
209. Averianov A.O., Voronkevich A.V., Leshchinskiy S.V. et al. A ceratopsian dinosaur *Psittacosaurus sibiricus* from the early Cretaceous of West Siberia, Russia and its phylogenetic relationships // J. Syst. Palaeontol. 2006. V. 4. № 4. P. 359–395.
210. Avery D.F., Tanner W.W. Evolution of the iguanine lizards (Sauria, Iguanidae) as determined by osteological and myological characters. Utah, Provo: Brigham Young Univ., 1971. 79 p. (Sci. Bull. Biol. Ser. V. 12. № 3).
211. Ballard J.W.O., Whitlock M.C. The incomplete natural history of mitochondria // Mol. Ecol. 2004. V. 13. № 4. P. 729–744.
212. Bakhurina N.N., Unwin D.M. A survey of pterosaurs from the Jurassic and Cretaceous of the former Soviet Union and Mongolia // Hist. Biol. 1995. V. 10. P. 197–245.

213. *Barahona F., Barbadillo L.J.* Inter- and intraspecific variation in the post-natal skull of some lacertid lizards // *J. Zool.* 1998. V. 245. № 4. P. 393–405.
214. *Barberena M.C., Gomes N.M.B., Sanchotene L.M.P.* Osteología craneana de Tupinambis teguixin (Lacertilia, Teiidae) // *Pub. Esp. Esc. Geol.* 1970. V. 21. № 1. P. 1–32.
215. *Barrett P.M., Butler R.J., Knoll F.* Small-bodied ornithischian dinosaurs from the Middle Jurassic of Sichuan, China // *J. Vertebr. Paleontol.* 2005. V. 25. № 4. P. 823–834.
216. *Baszio S.* Systematic palaeontology of isolated dinosaur teeth from the latest Cretaceous of South Alberta, Canada // *Cour. Forsch. Senckenb.* 1997. Bd 196. S. 33–77.
217. *Bauer A.M., Böhme W., Weitschat W.* An Early Eocene gecko from Baltic amber and its implications for the evolution of gecko adhesion // *J. Zool. Lond.* 2005. V. 265. № 4. P. 327–332.
218. *Bell G.L., Sheldon M.A., Lamb J.P., Martin J.F.* The first direct evidence of live birth in Mosasauridae (Squamata): exceptional preservation in the Cretaceous Pierre Shale of South Dakota // *J. Vertebr. Paleontol.* 1996. Suppl. 16. P. 21A–22B.
219. *Bellairs A.d'A., Kamal A.M.* The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles // *Biology of the Reptilia, Development / Eds C. Gans, T.S. Parsons, London: Academic Press, 1981. V. 11. Morphology F. P. 1–263.*
220. *Benton M.J.* Classification and phylogeny of the diapsid reptiles // *Zool. J. Linn. Soc.* 1985. V. 84. № 2. P. 97–164.
221. *Berkey C.P., Morris F.K.* Geology of Mongolia. Natural history of Central Asia. V. II. New York: Amer. Mus. Natural Hist., 1927. 475 p.
222. *Berkovitz B., Shellis P.* Reptiles 1: Tuatara and Lizards // *The teeth of non-mammalian vertebrates. Amsterdam et al.: Acad. Press, 2017a. P. 153–200.*
223. *Berkovitz B., Shellis P.* Reptiles 1: Tooth replacement and ontogeny of the dentition the teeth of non-mammalian. Amsterdam et al.: Acad. Press, 2017b. P. 255–289.
224. *Bernard A., Lécuyer C., Vincent P. et al.* Regulation of body temperature by some mesozoic marine reptiles // *Science.* 2010. V. 328. № 5984. P. 1379–1382.
225. *Bertin T.J.C., Thivichon-Prince B., LeBlanc A.R.H. et al.* Current Perspectives on Tooth Implantation, Attachment, and Replacement in Amniota // *Front. Physiol.* 2018. V. 9. № 1630. P. 1–20.
226. *Bever G.S., Bell C.J., Maisano J.A.* The ossified braincase and cephalic osteoderms of *Shinisaurus crocodilurus* (Squamata, Shinisauridae) // *Palaeontol. Electron.* 2005. V. 8. № 1. P. 1–36.
227. *Bhullar B.-A.S.* The power and utility of morphological characters in systematics: a fully resolved phylogeny of *Xenosaurus* and its fossil relatives (Squamata: Anguimorpha) // *Bull. Mus. Comp. Zool.* 2011. V. 160. № 3. P. 65–181.
228. *Bhullar B.-A.S., Bell C.* Osteoderms of the california legless lizard *Anniella* (Squamata: Anguinae) and their relevance for considerations of miniaturization // *Copeia.* 2008. V. 2008. № 4. P. 785–793.

229. Blackburn D.G. Reptilian viviparity: Past research, future directions, and appropriate models // *Comp. Biochem. Physiol. A*. 2000. V. 127. P. 391–409.

230. Blain H.-A., Canudo J.-I., Cuenca-Bescós G., López-Martínez N. Amphibians and squamate reptiles from the latest Maastrichtian (Upper Cretaceous) of Blasi 2 (Huesca, Spain) // *Cret. Res.* 2010. V. 31. № 4. P. 433–446.

231. Blanc C.P. Études sur les Iguanidae de Madagascar. I, Le squelette de *Chalarodon madagascariensis* Peters, 1854 // *Mem. Mus. Natn. Hist. Nat., ser. A (Zool.)*. 1965. T. 33. № 2. P. 93–146.

232. Bolet A., Evans S.E. A new lizard from the Early Cretaceous of Catalonia (Spain), and the Mesozoic lizards of the Iberian Peninsula // *Cret. Res.* 2010. V. 31. № 5. P. 447–457.

233. Bolet A., Evans S.E. A tiny lizard (Lepidosauria, Squamata) from the Lower Cretaceous of Spain // *Palaeontology*. 2012. V. 55. Pt 3. P. 491–500.

234. Bolet A., Evans S.E. Lizards and amphisbaenians (Reptilia, Squamata) from the late Eocene of Sossís (Catalonia, Spain) // *Palaeontol. Electronica*. 2013. V. 16. № 1. P. 1–23.

235. Borsuk-Białynicka M. Anguimorphans and related lizards // *Palaeontol. Pol.* 1984. № 46. P. 5–105.

236. Borsuk-Białynicka M. Comments on the kinetics of the lizard skull // *Fortschr. Zool.* 1985a. B. 30. S. 130–137.

237. Borsuk-Białynicka M. Carolinidae, a new family of xenosaurid-like lizards from the Upper Cretaceous of Mongolia // *Acta Palaeontol. Pol.* 1985b. V. 30. № 3–4. P. 151–176.

238. Borsuk-Białynicka M. Carusia, a new name for the late Cretaceous lizard *Carolina Borsuk-Białynicka*, 1985 // *Acta Palaeontol. Pol.* 1987. V. 32. № 1–2. P. 151.

239. Borsuk-Białynicka M. *Globaura venusta* gen. et sp. n. and *Eoxanta lacertifrons* gen. et sp. n. – non-teiid lacertoids from the late Cretaceous of Mongolia // *Acta Palaeontol. Pol.* 1988. V. 33. № 3. P. 211–248.

240. Borsuk-Białynicka M. *Gobekko cretacicus* gen. et sp. n., a new gekkonid lizard from the Cretaceous of the Gobi Desert // *Acta Palaeontol. Pol.* 1990. V. 35. № 1–2. P. 67–76.

241. Borsuk-Białynicka M. Questions and controversies about saurian phylogeny, Mongolian perspective // 5th Symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems and biota (Extended Abstracts) / Eds Z. Kielan-Jaworowska, N. Heintz, H.A. Nacrem. Oslo, 1991. P. 9–10 (Contrib. Palaeontol. Mus. Univ. Oslo. № 364).

242. Borsuk-Białynicka M. The Late Cretaceous lizard *Pleurodontagama* and the origin of tooth permanency in Lepidosauria // *Acta Palaeontol. Pol.* 1996. V. 41. № 3. P. 231–252.

243. Borsuk-Białynicka M., Alifanov V.R. First asiatic ‘iguanaid’ lizards in the late Cretaceous of Mongolia // *Acta Palaeontol. Pol.* 1991. V. 36. № 3. P. 325–342.

244. Borsuk-Białynicka M., Moody S.M. Priscagaminae, a new subfamily of the Agamidae (Sauria) from the Late Cretaceous of the Gobi Desert // *Acta Palaeontol. Pol.* 1984. V. 29. № 1–2. P. 51–81.

245. Boulenger G.A. Catalogue of the lizards in the British Mus. (Natural History). Second edition. 1885. London. V. 2. 497 p.

246. *Böhme M.* Herpetofauna (Anura, Squamata) and palaeoclimatic implications: preliminary results // *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* 2007. Bd 108 A. S. 43–52.

247. *Böhme W., Weitschat W.* Redescription of the Eocene lacertid lizard *Nucras succinea* Boulenger, 1917 from Baltic amber and its allocation to *Succinilacerta* n. gen. // *Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg.* 1998. Hf 81. S. 203–222.

248. *Böhme W., Weitschat W.* New finds of lizards in Baltic amber (Reptilia: Squamata: Sauria: Lacertidae) // *Faunistische Abhandlungen Staatliches Mus. für Tierkunde Dresden.* 2002. Bd 23. № 6. S. 117–130.

249. *Broom R.* On the classification of the reptiles // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1924. V. 51. Art. 1. P. 39–65.

250. *Broschinski A.* Ein Lacertilier (Scincomorpha, Paramacellodidae) aus dem Oberen Jura von Tendagaru (Tansania) // *Mitt. Mus. Natur. Berlin.* 1999. Bd 2. S. 155–158.

251. *Broschinski A., Sigogneau-Russell D.* Remarkable lizard remains from the lower Cretaceous of Anoual (Morocco) // *Ann. Paleontol.* 1996. V. 82. № 3. P. 147–175.

252. *Brown B., Schlaikjer E.M.* The structure and relationships of Protoceratopidae // *Ann. NY Acad. Sci.* 1940. V. 40. Art. 3. P. 133–266.

253. *Buffetaut E., Grellet-Tinner G., Suteethorn V.* et al. Minute theropod eggs and embryo from the Lower Cretaceous of Thailand and the dinosaur-bird transition // *Naturwissenschaften.* 2005. T. 92. № 10. S. 477–482.

254. *Buffetaut E., Suteethorn V.* A new species of the ornithischian dinosaur *Psittacosaurus* from the Early Cretaceous of Thailand // *Palaeontology.* 1992. V. 35. № 4. P. 801–812.

255. *Caldwell M.W.* Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasaurs // *Zool. J. Linn. Soc., London.* 1999. V. 125. № 1. P. 115–147.

256. *Caldwell M.W.* A new species of *Pontosaurus* (Squamata, Pythonomorpha) from the Upper Cretaceous of Lebanon and phylogenetic analysis of Pythonomorpha // *Mem. Soc. Italiana Sci. Natur. Mus. Civico Storia Natur. Milano.* 2006. V. 34. P. 1–42.

257. *Caldwell M.W., Dal Sasso C.* Soft-tissue preservation in a 95 million year old marine lizard: form, function, and aquatic adaptation // *J. Vertebr. Paleontol.* 2004. V. 24. № 4. P. 980–985.

258. *Caldwell M.W., Lee M.S.Y.* Live birth in Cretaceous marine lizards (mosasauroids) // *Proc. R. Soc. B.* 2001. V. 268. № 1484. P. 2397–2401.

259. *Caldwell M.W., Nydam R.L., Palci A., Apesteguía S.* The oldest known snakes from the Middle Jurassic-Lower Cretaceous provide insights on snake evolution // *Nature Communications.* 2015. V. 6. № 5996. P. 1–11.

260. *Camp C.L.* Classification of the lizards // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1923. V. 48. Art. 11. P. 289–481.

261. *Carroll R.L.* Late Paleozoic and early Mesozoic lepidosauromorphs and their relation to lizards ancient // *Phylogenetic relationships within lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp / Eds R. Estes, G. Pregill.* Stanford: Stanford Univ. Press, 1988. P. 99–118.

262. *Carroll R.L., Debraga M.* Aigialosaurs: mid-Cretaceous varanoid lizards // *J. Vertebr. Paleontol.* 1992. V. 12. № 1. P. 66–86.

263. *Chinnery B.J.* Description of *Prenoceratops pieganensis* gen. et sp. nov. (Dinosauria: Neoceratopsia) from the Two Medicine Formation of Montana // *J. Vertebr. Paleontol.* 2004. V. 24. № 3. P. 572–590.

264. *Chinnery B.J., Weischampel D.B.* *Montanoceratops cerorhynchus* (Dinosauria: Ceratopsia) and relationships among basal Neoceratopsia // *J. Vertebr. Paleontol.* 1998. V. 18. № 3. P. 569–585.

265. *Clark J.M., Norell M.A., Chiappe L.M.* An oviraptorid skeleton from the late Cretaceous of Ukhaa Tolgod, Mongolia, preserved in an avianlike brooding position over an oviraptorid nest // *Amer. Mus. Novit.* 1999. № 3265. P. 1–36.

266. *Cleary T.J., Benson R.B.J., Evans S.E., Barrett P.M.* Lepidosaurian diversity in the Mesozoic–Palaeogene: the potential roles of sampling biases and environmental drivers // *R. Soc. Open Sci.* 2018. V. 5. № 3. P. 1–18.

267. *Clemente C.J., Withers P.C., Thompson G.G.* Metabolic rate and endurance capacity in Australian varanid lizards (Squamata; Varanidae; *Varanus*) // *Biol. J. Linn. Soc.* 2009. V. 97. № 3. P. 664–676.

268. *Cocude-Michel M.* Les Rhinchocephales et les Sauriens des calcaires lithographiques (Jurassic superior) d'Europe occidentale // *Nouv. Arch. Mus. Nat. Hist. Lyon.* 1963. № 7. P. 1–187.

269. *Codrea V.A., Venczel M., Solomon A.* A new family of teioid lizards from the Upper Cretaceous of Romania with notes on the evolutionary history of early teioids // *Zool. J. Linn. Soc.* 2017. V. 181. № 2. P. 385–399.

270. *Conrad J.L.* Skull, mandible, and hyoid of *Shinisaurus crocodilurus* Ahl (Squamata, Anguimorpha) // *Zool. J. Linn. Soc.* 2004. V. 141. № 3. P. 399–434.

271. *Conrad J.L.* An Eocene shinisaurid (Reptilia, Squamata) from Wyoming, USA // *J. Vertebr. Paleontol.* 2006. V. 26. № 1. P. 113–126.

272. *Conrad J.L.* Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 2008. № 310. 182 p.

273. *Conrad J.L.* A new Eocene casquehead lizard (Reptilia, Corytophanidae) from North America // *PLoS ONE* 2015. V. 10. № 7. P. 1–17.

274. *Conrad J.L., Daza J.D.* Naming and rediagnosing the Cretaceous gekkonomorph (Reptilia, Squamata) from Öösh (Övörkhangaï, Mongolia) // *J. Vert. Paleontol.* 2015. V. 35. № 5. P. e980891 (5 p.).

275. *Conrad J.L., Norell M.A.* Higher-resolution X-ray computed tomography of an early Cretaceous gekkonomorph (Squamata) from Öösh (Övörkhangaï, Mongolia) // *Histor. Biol.* 2006. V. 18. № 4. P. 405–431.

276. *Conrad J.L., Norell M.A.* A complete Late Cretaceous iguanian (Squamata, Reptilia) from the Gobi and identification of a new iguanian clade // *Amer. Mus. Novit.* 2007. № 3584. P. 1–47.

277. *Coombs W.P.* The bony eyelid of *Euoplocephalus* (Reptilia, Ornithischia) // *J. Paleontology.* 1972. V. 46. № 5. P. 637–650.

278. *Cooper J.S., Poole D.F.G.* The dentition and dental tissues of the agamid lizard, *Uromastix* // *J. Zool.* 1973. V. 169. № 1. P. 85–100.

279. *Cooper J.S., Poole D.F.G., Lawson R.* The dentition of agamid lizards with special reference to tooth replacement // *J. Zool.* 1970. V. 162. № 1. P. 85–98.

280. *Cooper W.E.Jr, Vitt L.J.* Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards // *J. Zool.* 2002. V. 257. № 4. P. 487–517.

281. *Cope E.D.* On the characters of the higher groups of Reptilia, Squamata and especially the Diploglossa // Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. 1864. V. 16. P. 224–231.
282. *Cope E.D.* The osteology of the Lacertilia // Proc. Am. Philos. Soc. 1892. V. 30. P. 185–221.
283. *Cope E.D.* The crocodylians, lizards and snakes of North America // Ann. Rep. US Nat. Mus. 1900. Pt 2. P. 151–1294.
284. *Currie P.J., Badamgarav D., Koppelhus E.B.* The first Late Cretaceous footprints from the Nemegt locality in the Gobi of Mongolia // Ichnos. 2003. V. 10. № 1. P. 1–13.
285. *Dashzeveg D., Dingus L., Loope D.B.* et al. New stratigraphic subdivision, depositional environment, and age estimate for the Upper Cretaceous Djadokhta Formation, Southern Ulan Nur Basin, Mongolia // Amer. Mus. Novit. 2005. № 3498. P. 1–31.
286. *Datta P.M., Ray S.* Earliest lizard from the Late Triassic (Carnian) of India // J. Vertebr. Paleontol. 2006. V. 26. № 4. P. 795–800.
287. *Dayrat B.* Towards integrative taxonomy // Biol. J. Linn. Soc. 2005. V. 85. № 3. P. 407–415.
288. *Daza J.D., Abdala V., Arias S.J.* et al. Cladistic analysis of Iguania and a fossil lizard from the Late Pliocene of Northwestern Argentina // J. Herpetol. 2012a. V. 46. № 1. P. 104–119.
289. *Daza J.D., Alifanov V.R., Bauer A.M.* A redescription and phylogenetic reinterpretation of the fossil lizard *Hoburogekko suchanovi* Alifanov, 1989 (Squamata, Gekkota) from the Early Cretaceous of Mongolia // J. Vertebr. Paleontol. 2012b. V. 32. № 6. P. 1303–1312.
290. *Daza J.D., Bauer A.M., Snively E.* *Gobekko cretacicus* (Reptilia: Squamata) and its bearing on the interpretation of gekkotan affinities // Zool. J. Linn. Soc. 2013. V. 167. № 3. P. 430–448.
291. *Daza J.D., Diogo R., Johnston P., Abdala V.* Jaw adductor muscles across lepidosaurs: a reappraisal // Anat. Rec. 2011. V. 294. № 10. P. 1765–1782.
292. *Daza J.D., Edward L., Stanley E.D.* et al. Mid-Cretaceous amber fossils illuminate the past diversity of tropical lizards // Sci. Adv. 2016. V. 2. № 3. P. 1–8.
293. *Daza J.D., Stanley E.L., Wagner Ph.* et al. Mid-Cretaceous amber fossils illuminate the past diversity of tropical lizards // Sci. Adv. 2016. V. 2. № 3. P. 1–8.
294. *DeBraga M., Rieppel O.* Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles // Zool. J. Linn. Soc. 1997. V. 120. № 3. P. 281–354.
295. *De Buffrénil V., Dauphinb Y., Rage J-C., Sire J.-Y.* An enamel-like tissue, osteodermine, on the osteoderms of a fossil anguid (Glyptosaurinae) lizard // C. R. Paleovol. 2011. V. 10. № 5-6. P. 427–437.
296. *DeMar D.G., Conrad J.L., Head J.J.* et al. A new Late Cretaceous iguanomorph from North America and the origin of New World Pleurodonta (Squamata, Iguania) // Proc. Royal Soc. B. Biol. Sci. 2017. V. 284. № 1847. P. 1–7.
297. *Denton R.K.Jr., O'Neill R.C.* “Precocious” squamates from the Late Cretaceous of New Jersey, including the earliest record of a North American iguanian // J. Vertebr. Paleontol. 1993. V. 13. Abstr. papers. № 3. Suppl. P. 32A–33A.

298. *Denton R.K.Jr., O'Neill R.C.* Prototeius stageri, gen. et sp. nov., a new teiid lizard from the Upper Cretaceous Marshalltown Formation of New Jersey, with a preliminary phylogenetic revision of the Teiidae // *J. Vertebr. Paleontol.* 1995. V. 15. № 2. P. 235–253.

299. *DeQueiroz K.* Phylogenetic systematics of iguanine lizards: A comparative osteological study. Berkeley, Los Angeles, London: Univ. California Press, 1987. 216 p. (Univ. California Publ. Zool. V. 118).

300. *Dingus L., Loope D.B., Dashzeveg D.* et al. The Geology of Ukhaa Tolgod (Djadokhta Formation, Upper Cretaceous, Nemegt Basin, Mongolia) // *Amer. Mus. Novit.* 2008. № 3616. P. 1–40.

301. *Dong Z., Currie Ph.J.* Protoceratopsian embryos from Inner Mongolia, People's Republic of China // *Can. J. Earth Sci.* 1993. V. 30. № 10–11. P. 2248–2254.

302. *Dong L., Evans S.E., Wang Y.* Taxonomic revision of lizards from the Paleocene deposits of the Qianshan Basin, Anhui, China // *Vert. Palasiatica.* 2016. V. 54. № 3. P. 243–268.

303. *Douglass E.* New vertebrates from the Montana Tertiary // *Ann. Carnegie Mus.* 1903. V. 2. № 5. P. 145–199.

304. *Eberth D.A., Kobayashi Y., Lee Y.* et al. Assignment of Yamaceratops dorn gobiensis and associated redbeds at Shine Us Khudag (Eastern Gobi, Dorn gobi Province, Mongolia) to the redescribed Javkhant Formation (Upper Cretaceous) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2009. V. 29. № 1. P. 295–302.

305. *Edmund A.G.* Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates // *Contr. Roy. Ontario. Mus. Life Sci. Div.* 1960. № 52. 190 p.

306. *Edwards D.L., Melvill J.* Extensive phylogeographic and morphological diversity in Diporiphore nobbi (Agamidae) leads to a taxonomic review and a new species description // *J. Herpetol.* 2011. V. 45. № 4. P. 530–546.

307. *Endo R., Shikama T.* Mesozoic reptilian fauna in the Jehol mountainland, Manchoukuo // *Bull. Centr. Natn Mus. Manchoukuo.* 1942. V. 3. P. 1–19.

308. *Erickson G.M., De Ricqles A., De Buffrénill V.* et al. Vermiform bones and the evolution of gigantism in Megalania – how a reptilian fox became a lion // *J. Vertebr. Paleontol.* 2003. V. 23. № 4. P. 966–970.

309. *Estes R.* Fossil vertebrates from the late Cretaceous Lance Formation Eastern Wyoming // *Publ. Geol. Sci. Univ. California.* 1964. V. 49. P. 1–180.

310. *Estes R.* Relationships of two Cretaceous lizards (Sauria, Teiidae) // *Breviora.* 1969. V. 317. № 1. P. 1–8.

311. *Estes R.* Sauria terrestria, Amphisbaenia / *Handbuch der Paläoherpetologie.* T. 10A. Stuttgart, New York: G. Fisher Verlag, 1983a. 249 S.

312. *Estes R.* The fossil record and early distribution of lizards // *Advance in herpetology and Evolutionary biology: Essays in Honor of Ernest E. Williams / Eds G.J. Rhodin, K. Miyata.* Cambridge, Massachusetts: Mus. Compar. Zool., 1983b. P. 365–398.

313. *Estes R., Price L.I.* Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brasil // *Science.* V. 180. № 4087. 1973. P. 748–751.

314. *Estes R., de Queiroz K., Gautier J.* Phylogenetic relationships within Squamata // *Phylogenetic relationships within lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp / Eds R. Estes, G. Pregill.* Stanford: Univ. Press, 1988. P. 119–281.

315. *Estes R., Williams E.E.* Ontogenetic variation in the molariform teeth of lizards // *J. Vertebr. Paleontol.* 1984. V. 4. № 1. P. 96–107.
316. *Etheridge R.* Lizard caudal vertebrae // *Copeia.* 1967. V. 1969. № 4. P. 669–721.
317. *Etheridge R., de Queiroz K.* A phylogeny of Iguanidae // *Phylogenetic relationships within lizard familie. Essays commemorating Charles L. Camp / Eds R. Estes, G. Pregill.* Stanford: Univ. Press, 1988. P. 283–368.
318. *Evans S.E.* The early history and relationships of the Diapsida // *The phylogeny and classification of the tetrapods / Ed. M.J. Benton.* Oxford: Univ. Press, 1988. P. 221–253.
319. *Evans S.E.* Jurassic lizard assemblages // *Rev. Paleobiol.* 1993. V. spec. № 7. P. 55–65.
320. *Evans S.E.* A new anguimorph lizard from the Jurassic and Lower Cretaceous of England // *Palaeontology.* 1994a. V. 37. Pt. 1. P. 33–49.
321. *Evans S.E.* The Solnhofen (Jurassic: Tithonian) lizard genus *Bavarisaurus*. New skull material and a reinterpretation // *N. Jb. Geol. Paläontol.* 1994b. Bd 192. № 1. S. 37–52.
322. *Evans S.E.* Crown group lizards from the Middle Jurassic of Britain // *Palaeontographica Abt. A.* 1998. Bd 250. P. 123–154.
323. *Evans S.E.* At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards // *Biol. Rev.* 2003. V. 78. № 4. P. 513–551.
324. *Evans S.E.* The skull of lizards and Tuatara // *Biology of the Reptilia.* V. 20. *The Skull of Lepidosauria / Eds C. Gans, A. S. Gaunt, K. Adler.* Ithaca, New York: Soc. Study Amph. Rept. 2008. P. 1–347 (*Contrib. Herpetol.* V. 23).
325. *Evans S.E., Barbadillo L.J.* The Early Cretaceous lizards of Montsec (Catalonia, Spain) // *Treb. Mus. Geol. Barcelona.* 1996. V. 5. № 1. P. 5–13.
326. *Evans S.E., Barbadillo L.J.* Early Cretaceous lizards from Las Hoyas, Spain // *Zool. J. Linn. Soc.* 1997. V. 119. № 1. P. 23–49.
327. *Evans S.E., Barbadillo L.J.* An unusual lizard (Reptilia: Squamata) from the early Cretaceous of Las Hoyas, Spain. *Zoological // Zool. J. Linn. Soc.* 1998. V. 124. № 3. P. 235–265.
328. *Evan S.E., Barbadillo L.J.* A shortlimbed lizard from the Lower Cretaceous of Spain // *Spec. Pap. Palaeontol.* 1999. V. 60. P. 73–85.
329. *Evans S.E., Chure D.C.* Paramacellodid lizard skulls from the Jurassic Morrison Formation at Dinosaur National Monument, Utah // *J. Vertebr. Paleontol.* 1988. V. 18. № 1. P. 99–114.
330. *Evans S.E., Jones M.E.H.* The origin, early history and diversification of lepidosauromorph reptiles // *New aspects of mesozoic biodiversity / Ed. S. Bandyopadhyay.* Berlin, Heidelberg: Springer, 2010. P. 27–44.
331. *Evans S.E., Manabe M.* Early Cretaceous lizards from the Okurodani Formation of Japan // *Geobios.* 1999. V. 32. № 6. P. 889–899.
332. *Evans S.E., Manabe M.* An early herbivorous lizard from the Lower Cretaceous of Japan // *Palaeontology.* 2008. V. 51. Pt 2. P. 487–498.
333. *Evans S.E., Manabe M., Noro M.* et al. A long-bodied lizard from the Lower Cretaceous of Japan // *Palaeontology.* 2006. V. 49. Pt 6. P. 1143–1165.
334. *Evans S.E., Prasad G.V.R., Manhas B.K.* Fossil lizards from the Jurassic Kota Formation of India // *J. Vertebr. Paleontol.* 2002. V. 22. № 2. P. 299–312.

335. *Evans S.E., Raia P., Barbera C.* New lizards and rhynchocephalians from the Lower Cretaceous of southern Italy // *Acta Palaeontologica Pol.* 2004. V. 49. № 3. P. 393–408.

336. *Evans S.E., Raia P., Barbera C.* The Lower Cretaceous lizard genus *Chometokadmon* from Italy // *Cret. Res.* 2006. V. 27. № 5. P. 673–683.

337. *Evans S.E., Wang Y.* The early Cretaceous lizard *Dalinghosaurus* from China // *Acta Palaeontol. Pol.* 2005. V. 50. № 4. P. 725–742.

338. *Evans S.E., Wang Y.* A juvenile lizard specimen with well-preserved skin impressions from the Upper Jurassic/Lower Cretaceous of Daohugou, Inner Mongolia, China // *Naturwissenschaften.* 2007. T. 94. Bd 6. S. 431–439.

339. *Evans S.E., Wang Y.* A gravid lizard from the Cretaceous of China and the early history of squamate viviparity // *Naturwissenschaften.* 2011. T. 98. Bd 9. S. 739–743.

340. *Evans S.E., Wang Y.* New material of the Early Cretaceous lizard *Yabeinosaurus* from China // *Cret. Res.* 2012. V. 34. P. 48–60.

341. *Evans S.E., Wang Y., Jones E.H.* An aggregation of lizard skeletons from the Lower Cretaceous of China // *Senckenbergiana lethaea.* 2007. V. 87. V. 1. P. 109–118.

342. *Evans S.E., Yabumoto Y.* A lizard from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brazil // *N. Jb. Palaëontol. Geol., Mh.* 1998. Hf 6. S. 349–364.

343. *Farke A.A., Maxwell W.D., Cifelli R.L., Wedel M.J.* A ceratopsian dinosaur from the Lower Cretaceous of Western North America, and the biogeography of Neoceratopsia // *PLoS ONE.* 2014. V. 9. № 12. P. 1–18.

344. *Fernandez V., Buffetaut E., Suteethorn V.* et al. Evidence of egg diversity in squamate evolution from Cretaceous anguimorph embryos // *PLoS ONE.* 2015. V. 10. № 7. P. 1–20.

345. *Filhol H.* Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Pt II // *Ann. Sci. Géol.* 1877. V. 8. P. 1–338.

346. *Folie A., Sigé B., Smith T.* A new scincomorph lizard from the Palaeocene of Belgium and the origin of Scincoidea in Europe // *Naturwissenschaften.* 2005. T. 92. Bd 11. S. 542–546.

347. *Fox B.C.* Upper Cretaceous terrestrial vertebrate stratigraphy of the Gobi Desert (Mongolian People's Republic) and western North America // *Western and Arctic Canadian biostratigraphy / Eds C.R. Stelck, B.D.E. Chatteron.* Canada: Geol. Association, 1978. P. 577–594 (Spec. pap. 18).

348. *Frazzetta T.H.* A functional consideration of cranial kinesis in lizards // *J. Morphol.* 1962. V. 111. № 3. P. 287–319.

349. *Frazzetta T.H.* The origin of amphikinesis in lizards: A problem in functional morphology and the evolution of adaptive systems // *Evol. Biol.* 1986. V. 20. № 4. P. 419–461.

350. *Frost D.R., Etheridge R.* A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata) // *Misc. Publ. Mus. Natur. Hist. Univ. Kansas.* 1989. № 81. P. 1–65.

351. *Frost D.R., Etheridge R., Janies D., Titus T.A.* Total evidence, sequence alignment, evolution of polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania) // *Amer. Mus. Novit.* 2001. № 3343. P. 1–38.

352. Fry B.G., Casewell N.R., Wüster W. et al. The structural and functional diversification of the Toxicofera reptile venom system // *Toxicon*. 2012. V. 60. № 4. P. 434–448.
353. Fry B.G., Vidal N., Norman J.A. et al. Early evolution of the venom system in lizards and snakes // *Nature*. 2006. V. 439. № 7076. P. 584–588.
354. Fry B.G., Wroe S., Teeuwisse W. et al. A central role for venom in predation by *Varanus komodoensis* (Komodo Dragon) and the extinct giant *Varanus (Megalania) priscus* // *PNAS*. 2009. V. 106. № 22. P. 8969–8974.
355. Fürbringer M. Zur vergleichenden anatomie des brustschulterapparates und der Schultermuskeln // *Jenaische Z.* 1900. T. 34. S. 215–718.
356. Gamble T., Bauer A.M., Greenbaum E., Jackman T.R. Evidence for Gondwanan vicariance in an ancient clade of gecko lizards // *J. Biogeography*. 2008a. V. 35. № 1. P. 88–104.
357. Gamble T., Bauer A.M., Greenbaum E., Jackman T.R. Out of the blue: a novel, trans-Atlantic clade of geckos (Gekkota, Squamata) // *Zool. Scripta*. 2008b. V. 37. № 4. P. 355–366.
358. Gans C. The characteristics and affinities of the *Amphisbaenia* // *Trans. Zool. Soc., London*. 1978. V. 34. № 4. P. 347–416.
359. Gao K. *Sineamphisbaena* phylogenetic relationships discussed: reply // *Can. J. Earth Sci.* 1997. V. 34. № 6. P. 886–889.
360. Gao K., Cheng Zh. A new lizard from the Lower Cretaceous of Shandong, China // *J. Vertebr. Paleontol.* 1999. V. 19. № 3. P. 456–465.
361. Gao K., Dashzeveg D. New lizards from the Middle Eocene Mergen Formation, Mongolian Gobi Desert // *Paläontol. Z.* 1999. Bd 73. Hf 3/4. P. 327–335.
362. Gao K., Dashzeveg D. *Zephyrosauridion*: a replacement name for *Zephyrosaurus* Gao et Dashzeveg 1999 // *Paläontol. Z.* 2000. Bd 74. Hf 3. P. 467.
363. Gao K., Fox R. New teiid lizards from the Upper Cretaceous Oldman Formation (Judithian) of southeastern Alberta, Canada, with a review of the Upper Cretaceous record of teiids // *Ann. Carnegie Mus. Natur. Hist.* 1991. V. 60. № 2. P. 145–162.
364. Gao K., Fox R. Taxonomy and evolution of the late Cretaceous lizards (Reptilia: Squamata) from Western Canada // *Bull. Carnegie Mus. Natur. Hist.* 1996. № 33. P. 1–107.
365. Gao K., Hou L. Late Cretaceous fossil record and paleobiogeography of iguanian squamates // *Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota (Short Papers)* / Eds A. Sun, Y. Wang. Beijing: China Ocean Press, 1995a. P. 47–50.
366. Gao K., Hou L. Iguanians from the Upper Cretaceous Djadochta Formation, Gobi Desert, China // *J. Vertebr. Paleontol.* 1995b. V. 15. № 1. P. 57–78.
367. Gao K., Hou L. Systematics and taxonomic diversity of squamates from the Upper Cretaceous Djadochta Formation, Bayan Mandachu, Gobi Desert, People's Republic of China // *Can. J. Earth Sci.* 1996. V. 33. № 4. P. 578–598.
368. Gao K., Nessov L.A. Early Cretaceous squamates from the Kyzylkum desert, Uzbekistan // *N. Jhr. Geol. Paläontol. Abh.* 1998. Bd 207. Hf 3. S. 289–309.

369. Gao K., Norell M.A. Taxonomic revision of *Carusia* (Reptilia: Squamata) from the Late Cretaceous of the Gobi Desert and phylogenetic relationships of Anguimorphan lizards // Amer. Mus. Novit. 1998. № 3230. P. 1–51.

370. Gao K., Norell M.A. Taxonomic composition and systematics of late Cretaceous lizard assemblages from Ukhaa Tolgod and adjacent localities, Mongolian Gobi Desert // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 2000. № 249. P. 1–118.

371. Gasc J.-P. Contribution a l'osteologie et a la myologie de *Dibamus novaegueneae* Gray (Sauria, Reptilia): Discussion systematique // Ann. Sci. Natur. Zool. 1968. V. 10. Ser. 12. P. 127–150.

372. Gauthier J. Fossil xenosaurid and anguid lizards from the early Eocene Wasatch Formation, southeast Wyoming, and a revision of the Anguioidea // Contrib. Geol. Univ. Wyoming. 1982. V. 21. № 1. P. 7–54.

373. Gauthier J., Estes R., Queiroz de K. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha // Phylogenetic relationships within lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp / Eds R. Estes, G. Pregill. Stanford: Univ. Press, 1988. P. 15–118.

374. Gauthier J.A., Kearney M., Maisano J.A. et al. Assembling the squamate tree of life: Perspectives from the phenotype and the fossil record // Bull. Peabody Mus. Nat. Hist. 2012. V. 53. № 1. P. 3–308.

375. Gilmore C.W. Osteology of the armoured Dinosauria in the United States mus., with special reference to the genus *Stegosaurus* // Bull. US Nat. Mus. 1914. № 89. P. 1–136.

376. Gilmore C.W. Fossil lizards of North America // Mem. Nat. Acad. Sci. 1928. V. 22. № 3. P. 1–201.

377. Gilmore C.W. Fossil lizards of Mongolia // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1943. V. 81. Art. 4. P. 361–384.

378. Godefroit P., Alifanov V., Bolotsky Yu. A re-appraisal of *Aralosaurus tuberiferus* (Dinosauria, Hadrosauridae) from the late Cretaceous of Kazakhstan // Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belgique. Sci. Terre. 2004. V. 74. Suppl. P. 139–154.

379. Godefroit P., Bolotsky Ju.L., Alifanov V.R. A remarkable hollow-crested hadrosaur from Russia: An Asian origin for lambeosaurines // C. R. Palevol. 2003. V. 2. № 2. P. 143–151.

380. Godefroit P., Bolotsky Ju.L., Van Itterbeeck J. The lambeosaurine dinosaur *Amurosaurus riabinini* from the Maastrichtian of Far Eastern Russia // Acta Palaeontol. Pol. 2004. V. 49. № 4. P. 585–618.

381. Godefroit P., Dong Z., Bultynck P. et al. New *Bactrosaurus* (Dinosauria: Hadrosauroidae) material from Iren Dabasu (Inner Mongolia, P.R. China) // Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belgique. Sci. Terre. 1998. V. 68. Suppl. P. 3–70.

382. Godefroit P., Escuillié F., Bolotsky Y.L., Lauters P. A new basal hadrosauroid dinosaur from the Late Cretaceous of Kazakhstan // Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems / Ed. P. Godefroit. Bloomington: Indiana Univ. Press, 2012. P. 334–358.

383. Godefroit P., Golovneva L., Shchepetov S. et al. The last polar dinosaurs: high diversity of latest Cretaceous arctic dinosaurs in Russia // Naturwissenschaften. 2009. T. 96. Bd 4. P. 495–501.

384. Godefroit P., Hai S., Yu T. et al. New hadrosaurid dinosaurs from the uppermost Cretaceous of north-eastern China // *Acta Palaeontol. Pol.* 2008. V. 53. № 1. P. 47–74.
385. Godefroit P., Zan Sh., Jin L. The Maastrichtian (late Cretaceous) lambeosaurine dinosaur *Charonosaurus jiayinensis* from north-eastern China // *Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belgique. Sci. Terre.* 2001. V. 71. P. 119–168.
386. Gomes N. Anatomie comparée de la musculature trigéminal des Lacertiliens // *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Ser. A. Zool.* 1974. V. 90. P. 1–107.
387. Goodrich E.S. On the classification of the Reptilia // *Proc. Royal Soc., London. Ser. B.* 1916. V. 89. № 615. P. 261–276.
388. Goodrich E.S. On the development of the segments of the head in Scyllium // *Quart. J. Micr. Sci.* 1918. V. 63. P. 1–30.
389. Gradziński R. Sedimentation of dinosaurbearing Upper Cretaceous deposits of the Nemegt Basin, Gobi Desert // *Palaeontol. Pol.* 1969. № 21. P. 147–229.
390. Gradziński R., Jerzykiewicz T. Additional geographical and geological data from the Polish-Mongolian Palaeontological Expeditions // *Palaeontol. Pol.* 1972. № 25. P. 17–30.
391. Gradziński R., Jerzykiewicz T. Sedimentation of the Barun Goyot Formation // *Palaeontol. Pol.* 1974a. № 30. P. 111–146.
392. Gradziński R., Jerzykiewicz T. Dinosaur- and mammal-bearing aeolian and associated deposits of the Upper Cretaceous in the Gobi Desert (Mongolia) // *Sedimentary Geol.* 1974b. V. 12. № 3–4. P. 249–278.
393. Gradziński R., Kazmierczak J., Lefeld J. Geographical and geological data from the Polish-Mongolian Palaeontological Expeditions // *Palaeontol. Pol.* 1968. № 19. P. 33–82.
394. Gradziński R., Kielan-Jaworowska Z., Marianska T. Upper Cretaceous Djadokhta, Barun Goyot and Nemegt Formations of Mongolia, including remarks on previous subdivisions // *Acta Geol. Pol.* 1977. V. 27. № 3. P. 281–318.
395. Greer A.E. A subfamilial classification of scincid lizards // *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ.* 1970. V. 139. № 3. P. 151–184.
396. Haas G. On the trigeminus muscles of the lizards *Xenosaurus grandis* and *Shinisaurus crocodilurus* // *Amer. Mus. Novit.* 1960. № 2017. P. 1–57.
397. Hall R. Cenozoic geological and plate tectonic evolution of SE Asia and the SW Pacific: computer-based reconstructions, model and animations // *J. Asian Earth Sci.* 2002. V. 20. № 4. P. 353–431.
398. Hallermann J. Morphological significance of the orbitotemporal region of amphikinetic skulls of juvenile iguanians // *Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. Tiere.* 1992. V. 22. P. 83–86.
399. Hallerman J. The ethmoidal region of *Dibamus taylori* (Squamata: Dibamidae), with a phylogenetic hypothesis on dibamid relationships within Squamata // *Zool. J. Linn. Soc.* 1998. V. 122. № 3. P. 385–426.
400. Handa N., Watabe M., Tsogtbaatar Kh. New Specimens of Protoceratops (Dinosauria: Neoceratopsia) from the Upper Cretaceous in Udyn Sayr, Southern Gobi Area, Mongolia // *Paleontol. Research.* 2012. V. 16. № 3. P. 179–198.
401. Hedges S.B., Vidal N. Lizards, snakes, and amphisbaenians (Squamata) // *The timetree of life* / Eds S.B. Hedges, S. Kumar. Oxford: Univ. Press, 2009. P. 383–389.

402. *Hipsley C.A., Himmelmann L., Metzler D., Müller J.* Integration of Bayesian molecular clock methods and fossil-based soft bounds reveals early Cenozoic origin of African lacertid lizards // *BMC Evol. Biol.* 2009. V. 9. № 151. P. 1–13.

403. *Hoffstetter R.* Sur les gekkonidae fossiles // *Bull. Mus. Nat. Hist. Natur., Paris.* 1946. Ser. 2. T. 16. № 2. P. 195–203.

404. *Hoffstetter R.* Les sauriens Anté-crétacés // *Bull. Mus. Nat. Hist. Natur., Paris.* 1953. Ser. 2. T. 25. № 3. P. 345–352.

405. *Hoffstetter R.* Squamates de type moderne // *Traité de Paléontologie / Ed. J. Piveteau, Paris,* 1955. T. 5. P. 606–662.

406. *Hoffstetter R.* Revue des recentes acquisitions concertant l'histoire et la systematique des Squamats // *Problèmes actuels de Paléontologie (evolution des vertébrés). Coll. Intern. CNRS.* 1962. № 104. P. 243–279.

407. *Hoffstetter R.* Les Sauria du Jurassique supérieur et spécialement les Gekkota de Bavière et de Mandchourie // *Senck. biol.* 1964. Bd 45. № 3/5. P. 281–324.

408. *Hoffstetter R.* Les Sauria (=Lacertilia) du Jurassique supérieur du Montsech (Espagne) // *Bull. Soc. Geol. France.* 1965. Ser. 7. P. 549–557.

409. *Hoffstetter R.* Coup d'oeil sur les sauriens (=Lacertiliens) des couches de Purbeck (Jurassique supérieur d'Angleterre) // *Problèmes actuels de paléontologie (évolution des vertébrés). Coll. Intern. CNRS.* 1967. № 163. P. 349–371.

410. *Holmes R.B., Murray A.M., Attia Y.S.* et al. Oldest known Varanus (Squamata: Varanidae) from the Upper Eocene and Lower Oligocene of Egypt: support for an African origin of the genus // *Palaeontology.* 2010. V. 53. Pt 5. P. 1099–1110.

411. *Horner J.R.* Evidence of diphyletic origination of the hadrosaurian (Reptilia:Omithischia) dinosaurs // *Dinosaur systematics. Approaches and perspectives / Eds K. Carpenter, Ph. Currie. Cambridge: Univ. Press,* 1992. P. 179–187.

412. *Horner J.R., Weishampel D.B., Forster C.A.* Hadrosauridae // *The Dinosauria. Second edition / Eds D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska. Berkely, Los Angeles, London: Univ. California Press,* 2004. P. 438–463.

413. *Hou L.* Paleocene lizards from Anhui, China // *Vertebr. PalAsiatica.* 1974. V. 12. № 3. P. 193–202.

414. *Hou L.* New materials of Palaeocene lizards of Anhui // *Vertebr. PalAsiatica.* 1976. V. 14. № 1. P. 48–52.

415. *Hou L., Martin L.D., Zhou Zh.* et al. A diapsid skull in a new species of the primitive bird Confuciusornis // *Nature.* 1999. V. 399. № 6737. P. 679–682.

416. *Huber B.T., Morris R.D., MacLeod K.G.* Deep-sea paleotemperature record of extreme warmth during the Cretaceous // *Geology.* 2002. V. 30. № 2. P. 123–126.

417. *Hugall A.F., Foster R., Lee M.S.Y.* Calibration choice, rate smoothing, and the pattern of tetrapod diversification according to the long nuclear gene RAG-1 // *Syst. Biol.* 2007. V 56. № 4. P. 543–563.

418. *Hutchinson M.N., Skinner A., Lee M.S.Y.* Tikiguania and the antiquity of squamate reptiles (lizards and snakes) // *Biol. Lett.* 2012. V. 8. № 4. P. 665–669.

419. *Iordansky N.N.* Structure and biomechanical analysis of functions of the jaw muscles in the lizards // *Anat. Anz.* 1970. Bd 127. № 4. S. 383–413.

420. Ikeda T., Ota H., Saegusa H. A new fossil lizard from the Lower Cretaceous Sasayama Gropo of Hyogo Prefecture, Western Honshu, Japan // *J. Vertebr. Paleontol.* 2015. V. 35. № 1. P. e885032-1– e885032-5.
421. Janke A., Erpenbeck D., Nilsson M., Arnason U. The mitochondrial genomes of the iguana (*Iguana iguana*) and the caiman (*Caiman crocodylus*): implications for amniote phylogeny // *Proc. R. Soc. Lond B.* 2001. V. 268. № 1467. P. 623–631.
422. Jerzykiewicz T. Lithostratigraphy and sedimentary settings of the Cretaceous dinosaur beds of Mongolia // *The age of dinosaurs in Russia and Mongolia* / Eds M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 279–296.
423. Jerzykiewicz T., Currie P.J., Eberth D.A. et al. Djadokhta Formation correlative strata in Chinese Inner Mongolia: an overview of the stratigraphy, sedimentary geology, and paleontology and comparisons with the type locality in the pre-Altai Gobi // *Canad. J. Earth Sci.* 1993. V. 30. № 10. P. 2180–2195.
424. Jerzykiewicz T., Russell D.A. Later Mesozoic stratigraphy and vertebrates of the Gobi Basin // *Cret. Res.* 1991. V. 12. № 4. P. 345–377.
425. Jollie M.T. The head skeleton of the lizard // *Acta Zool.* 1960. V. 41. № 1–2. P. 1–64.
426. Jones M.E.N., Anderson C. L., Hipsley C.A. et al. Integration of molecules and new fossils supports a Triassic origin for Lepidosauria (lizards, snakes, and tuatara) // *BMC Evolutionary Biology.* 2013. V. 13. N 208. P. 1–21.
427. Kalandadze N.N., Rautian A.S. Historical zoogeography of terrestrial tetrapods and new method of global palaeogeographical reconstructions // *Evolution of the biosphere* / Eds A.Yu. Rozanov, P. Vickers-Rich, C. Tassel. Launceston, 1997. P. 95–98 (Records Queen Victoria Mus., Art Gallery Launceston, № 104).
428. Kaliontzopoulou A., Carretero M.A., Llorente G.A. Multivariate and geometric morphometrics in the analysis of sexual dimorphism variation in *Podarcis* lizards // *J. Morphol.* 2007. V. 268. № 2. P. 152–165.
429. Kearney M. The phylogenetic position of *Sineoamphisbaena hexatabularis* reexamined // *J. Vertebr. Paleontol.* 2003. V. 23. № 2. P. 394–403.
430. Khand Yo., Badamgarav D., Ariunchimeg Ya., Barsbold R. Cretaceous system in Mongolia and its depositional environments // Eds H. Okada, N.-J. Mateer. *Elsiver Sci.*, 2000. P. 49–78 (*Cretac. Envirom / Asia*, V. 17).
431. Kielan-Jaworowska Z. Multituberculata succession in the late Cretaceous of the Gobi Desert (Mongolia) // *Palaeontol. Pol.* 1974. № 30. P. 23–44.
432. Kielan-Jaworowska Z., Barsbold R. Narrative of the Polish-Mongolian Paleontological Expedition 1967–1971 // *Paleontol. Pol.* 1972. № 27. P. 5–13.
433. Kielan-Jaworowska Z., Novacek M.J., Trofimov B.A., Dashzeveg D. Mammals from Mesozoic Mongolia // *The age of dinosaurs in Russia and Mongolia* / Eds M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 573–626.
434. Klembara J. A new anguimorph lizard from the Lower Miocene of North-West Bohemia, Czech Republic // *Palaeontology.* 2008. V. 51. Pt 1. P. 81–94.
435. Kluge A.G. Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1967. V. 135. Art. 1. P. 1–50.

436. Kluge A.G. Phylogenetic relationships in the lizard family Pygopodidae: an evaluation of theory, methods and data // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. 1976. №. 152. P. 1–72.
437. Kluge A.G. Cladistic relationships among the Gekkonoidea // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. 1987. №. 173. P. 1–54.
438. Kordikova E.G., Polly P.D., Alifanov V.R., Gunnell G.F. First known occurrence of varanoid and scincomorph lizards // The Upper Cretaceous of South-Western Kazakhstan. 3rd World Congress of Herpetology. Abstracts. 1997. Prague. P. 249.
439. Kordikova E.G., Polly P.D., Alifanov V.R. et al. Small vertebrates from the late Cretaceous and early Tertiary of the Northeastern Aral Sea Region, Kazakhstan // J. Paleontol. 2001. V. 75. № 2. P. 390–400.
440. Krause D.W., Evans S.E., Gao K. First definitive record of mesozoic lizards from Madagascar // J. Vertebr. Paleontol. 2003. V. 23. № 4. P. 842–856.
441. Krause D.W., Prasad G.V.R., Koenigswald W. von et al. Cosmopolitanism among Gondwanan Late Cretaceous mammals // Nature. 1997. V. 390. № 6659. P. 504–507.
442. Kuhn. O. Die Placosauriden und Anguiden aus dem mittleren Eozan des Geiseltales // Nova Acta Leopoldina, n. ser. 1940. V. 8. № 53. S. 461–486.
443. Kuhn. O. Weitere Lacertilier, insbesondere Iguaniden aus dem Eozan des Geiseltales // Pal. Zeit. 1944. V. 23. № 3–4. S. 360–366.
444. Kumar S., Hedges S.B. A molecular timescale for vertebrate evolution // Nature. 1998. V. 392. № 6679. P. 917–920.
445. Kumazawa Y. Mitochondrial genomes from major lizard families suggest their phylogenetic relationships and ancient radiations // Gene. 2007. V. 388. № 1–2. P. 19–26.
446. Laird M.K., Thompson M.B., Whittington C.M. Facultative oviparity in a viviparous skink (*Saiphos equalis*) // Biol. Lett. 2019. V. 15 № 4. P. 1–6.
447. Lakjer T. Studien über die Trigeminus versorgte Kaumuskulatur der Sauropsiden. Copenhagen: Rietzel, 1926. 154 S.
448. Lambert O., Godefroit P., Li H. et al. A new species of Protoceratops (Dinosauria, Neoceratopsia) from the late Cretaceous of Inner Mongolia (P.R. China) // Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belgique. Sci. Terre. 2001. V. 71. Suppl. P. 5–28.
449. Lang M.R. Phylogenetic and biogeographic patterns of basiliscine iguanians (Reptilia: Squamata: “Iguanidae”) // Bonn. Zool. Monograph. 1989. V. 28. P. 1–172.
450. Langer M.C. Gilmoretiidae new family and Gilmoreteius new genus (Squamata, Scincomorpha): replacement names for Macrocephalosauridae Sulimski, 1975 and Macrocephalosaurus Gilmore, 1943 // Comun. Mus. Ciĕn. Tecnol. PUCRS. Ser. Zool. 1998. V. 11. P. 13–18.
451. Lee M.S.Y. The phylogeny of varanoid lizards and affinities of snakes // Philosoph. Transact. Royal Soc., London. Ser. Biol. Sci. 1997. V. 352. P. 53–91.
452. Lee M.S.Y. Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: towards a resolution of squamate relationships // Biol J. Linn. Soc. 1998. V. 65. № 4. P. 369–453.
453. Lee M.S.Y. Squamate phylogeny, taxon sampling, and data congruence // Organisms, Diversity, Evolution. 2005. V. 5. №. 1. P. 25–45.

454. Lee M.S.Y. Hidden support from unpromising data sets strongly unites snakes with anguimorph 'lizards' // *J. Evolution. Biol.* 2009. V. 22. № 6. P. 1308–1316.
455. Lee M.S.Y., Caldwell M.W. Adriosaurus and the affinities of mosasaurs, Dolichosaurs, and snakes // *J. Paleontol.* 2000. V. 74. № 5. P. 915–937.
456. Lefeld J. The age of mammal containing beds at Bayn Dzak, northern Gobi Desert // *Bull. Acad. Pol. Sci. C1. III. Ser. Sci. Geol. Geogr.* 1965. V. 13. P. 81–83.
457. Lefeld J. Geology of the Djadokhta Formation at Bayn Dzak (Mongolia) // *Palaeontol. Pol.* 1971. № 25. P. 101–127.
458. Leidy J. Descriptions of *Emys jeansi*, *E. haydeni*, *Baëna arenosa*, and *Saniwa ensidens* // *Proc. Acad. Natural Sci. Philadelphia.* 1870. № 1870. P. 123–124.
459. Leidy J. On the fossil vertebrates of the early Tertiary Formation of Wyoming. Reptiles // *Rep. US Geol. Surv. Territories.* 1872. V. 1. P. 14–358.
460. Li J. A new lizard from late Jurassic of Subei, Gansu // *Vertebr. Palasiatica.* 1985. V. 23. № 1. P. 13–18.
461. Li J. Fossil reptiles from Hetaoyuan Formation, Xichuan, Henan // *Vertebr. Palasiatica.* 1991a. V. 29. № 3. P. 190–203.
462. Li J. Fossil reptiles from Zhaili Member, Hedi Formation, Yuanqu, Shanxi // *Vertebr. Palasiatica.* 1991b. V. 29. № 4. P. 276–285.
463. Li J., Xue X. The first appearance of *Tinosaurus* fossil in the Quaternary // *Vertebr. Palasiatica.* 2002. V. 40. № 1. P. 34–41.
464. Li P., Gao K., Hou L., Xu X. A gliding lizard from the Early Cretaceous of China // *PNAS.* 2007. V. 104. № 13. P. 5507–5509.
465. Lindgren J., Currie Ph.J., Siverson M. et al. The first neoceratopsian dinosaur remains from Europe // *Palaeontology.* 2007. V. 50. Pt 4. P. 929–937.
466. Lindgren J., Everhart M.J., Caldwell M.W. Three-dimensionally preserved integument reveals hydrodynamic adaptations in the extinct marine lizard *Ectenosaurus* (Reptilia, Mosasauridae). *PLoS ONE.* 2011. V. 6. № 11. P. 1–5.
467. Lindgren J., Kaddumi H.F., Polcyn M.J. Soft tissue preservation in a fossil marine lizard with a bilobed tail fin // *Nature Communications.* 2013. V. 4. № 2423. P. 1–8.
468. Longrich N.R., Bhullar B.-A., Gauthier J.A. Mass extinction of lizards and snakes at the Cretaceous–Paleogene boundary // *PNAS.* 2012. V. 109. № 52. P. 21397–21401.
469. Lopatin A.V. Early Paleogene Insectivore Mammals of Asia and Establishment of the Major Groups of Insectivora // *Paleontol. J.* 2006. V. 40. Suppl. 3. P. 205–405.
470. Lucas S.G. The *Psittacosaurus* biochron, Early Cretaceous of Asia // *Cret. Research.* 2006. V. 27. № 2. P. 189–198.
471. Lucas S.G., Estep J.W. Vertebrate biostratigraphy and biochronology of the Cretaceous of China // *Bull. New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci.* 1998. V. 14. P. 1–20.
472. Lü J., Ji Sh., Dong Zh. et al. An Upper Cretaceous lizard with a lower temporal arcade // *Naturwissenschaften.* 2008. T. 95. Bd 7. S. 663–669.

473. Lynn Harrell Jr T., Pérez-Huerta A., Celina A., Suarez C.A. Endothermic mosasaurs? Possible thermoregulation of Late Cretaceous mosasaurs (Reptilia, Squamata) indicated by stable oxygen isotopes in fossil bioapatite in comparison with coeval marine fish and pelagic seabirds // *Palaeontology*. 2016. V. 59. Pt 3. P. 351–363.

474. MacLean W.P. Feeding and locomotor mechanisms of teiid lizards: functional morphology and evolution // *Pap. Avulsos Zool. San Paulo*. 1974. V. 27. № 15. P. 179–213.

475. Maidment S.C.R., Porro L.B. Homology of the palpebral and origin of supraorbital ossifications in ornithischian dinosaurs // *Lethaia*. 2010. V. 43. № 1. P. 95–111.

476. Maisano J.A. Terminal fusions of skeletal elements as indicators of maturity in squamates // *J. Vertebr. Paleontol.* 2002. V. 22. № 2. P. 268–275.

477. Maisano J.A., Bell C.J., Gauthier J.A., Rowe T. The osteoderms and palpebral in *Lanthanotus borneensis* (Squamata: Anguimorpha) // *J. Herpetol.* 2002. V. 36. № 4. P. 679–682.

478. Makádi L. *Bicuspidon* aff. *hatzegiensis* (Squamata: Scincomorpha: Teiidae) from the Upper Cretaceous Csehbánya Formation (Hungary, Bakony Mts) // *Acta Geol. Hungarica*. 2006. V. 49. № 4. P. 373–385.

479. Makádi L. The first known chamopsiid lizard (Squamata) from the Upper Cretaceous of Europe (Csehbánya Formation; Hungary, Bakony Mts) // *Ann. Paléontol.* 2013. V. 99. № 3. P. 261–274.

480. Makádi L., Nydam R.L. A new durophagous scincomorph lizard genus from the Late Cretaceous Iharkút locality (Hungary, Bakony Mts) // *Palaontol. Z.* 2015. T. 89. Bd 4. S. 925–941.

481. Makovicky P.J. A Montanoceratops cerorhynchus (Dinosauria: Ceratopsia) braincase from the Horseshoe Canyon Formation of Alberta // *Mesozoic vertebrate life: new research inspired by the paleontology of Philip J. Currie* / Eds D.H. Tanke, K. Carpenter. Bloomington: Indiana Univ. Press, 2001. P. 243–262.

482. Makovicky P.J., Norell M.A. *Yamaceratops dornogobiensis*, a new primitive ceratopsian (Dinosauria: Omithishia) from the Cretaceous of Mongolia // *Amer. Mus. Novit.* 2006. № 3530. P. 1–12.

483. Martin J.E., Mark N. Hutchinson M.N., Meredith R. et al. The Oldest Genus of Scincid Lizard (Squamata) from the Tertiary Etadunna Formation of South Australia // *J. Herpetol.* 2004. V. 38. № 2. P. 180–187.

484. Marsh O. Preliminary description of new Tertiary reptiles // *Amer. J. Sci.* 1872. Ser. 3. № 4. P. 298–309.

485. Marsh O. Notice of new reptiles from the Laramie Formation // *Amer. J. Sci.* 1892. № 43. P. 449–453.

486. Maryńska T. New data on the skull of *Pinacosaurus grangeri* (Ankylosauria) // *Palaeontol. Pol.* 1971. № 25. P. 45–53.

487. Maryńska T., Osmólska H. *Pachycephalosauria*, a new suborder of ornithischian dinosaurs // *Palaeontol. Pol.* 1974. № 30. P. 45–102.

488. Maryńska T., Osmólska H. Cranial anatomy of *Saurolophus angustirostris* with comments on the Asian Hadrosauridae (Dinosauria) // *Palaeontol. Pol.* 1981. № 42. P. 5–24.

489. *Mateer N.* Osteology of the Jurassic lizard *Ardeosaurus brevipes* (Meyer) // *Palaeontology*. 1982. V. 25. Pt. 3. P. 461–469.
490. *McDowell S.B.* The evolution of the tongue of snake, and its bearing on snake origin // *Evolutionary Biology*. V. 6 / Eds T. Dobzhansky, M. Hecht, W. Steere. New York: Appleton-Century-Crofts, 1972. P. 191–272.
491. *McDowell S.B., Bogert C.M.* The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the anguimorph lizard // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1954. V. 105. Art. 1. P. 1–105.
492. *Meszoely C.* North American fossil anguoid lizards // *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard*. 1970. V. 139. № 2. P. 87–149.
493. *Metzger K.* Cranial kinesis in lepidosaurs: skulls in motion // *Topics in functional and ecological vertebrate morphology* / Eds P. Aerts, K. D’Août, A. Herrel, R. Van Damme. Maastricht: Shaker Publ. 2002. P. 15–46.
494. *Milner A.R., Norman D.B.* The biogeography of advanced omithopod dinosaurs (Archosauria: Omithischia) – a cladistic-vicariance model // *Proc. of the Third Symposium on mesozoic terrestrial ecosystems* / Eds W.-E. Rief, F. Westfal. Tübingen: Attemmpto Verlag, 1984. P. 145–150.
495. *Mo J., Xu X., Evans S.E.* The evolution of the lepidosaurian lower temporal bar: new perspectives from the late Cretaceous of South China // *Proc. Roy. Soc. Ser. B*. 2010. V. 277. № 1679. P. 331–336.
496. *Molnar R.E.* The long and honorable history of monitors and their kin // *Varanoid lizards of the World* / Eds E.R. Pianka, D.R. King, R.L. King. Indianapolis: Indiana Univ. Press, 2004. P. 10–67.
497. *Moody S.* Phylogenetic and historical biogeographical relationships of the genera in the Agamidae (Reptilia: Lacertilia). Ph. D. thesis. University of Michigan, 1980. 373 p.
498. *Mulcahy D.G., Noonan B.P., Moss T.* et al. Estimating divergence dates and evaluating dating methods using phylogenomic and mitochondrial data in squamate reptiles // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2012. V. 65. № 3. P. 974–991.
499. *Müller J.* Early loss and multiple return of the lower temporal arcade in diapsid reptiles // *Naturwissenschaften*. 2003. T. 90. Bd 10. S. 473–476.
500. *Nessov L.A.* Late Mesozoic amphibians and lizards of Soviet Middle Asia // *Acta zool. cracoviensia*. 1988. V. 31. № 14. P. 475–486.
501. *Noonan B.P., Chippindale P.T.* Vicariant origin of Malagasy reptiles supports Late Cretaceous Antarctic Land Bridge // *Amer. Naturalist*. 2006. V. 168. № 6. P. 730–741.
502. *Noonan B.P., Sites Jr. J.W.* Tracing the origins of iguanid lizards and boine snakes of the Pacific // *Amer. Naturalist*. 2010. V. 175. № 1. P. 61–72.
503. *Norell M.A., Clark J.M., Chiappe L.M.* et al. A nesting dinosaur // *Nature*. 1995. V. 378. № 6559. P. 774–776.
504. *Norell M.A., Clark J.M., Dashzeveg D.* et al. A theropod dinosaur embryo and the affinities of the Flaming Cliffs dinosaur eggs // *Science*. 1994. V. 266. № 5186. P. 779–782.
505. *Norell M.A., Gao K.* Braincase and phylogenetic relationships of *Estesia mongoliensis* from the Late Cretaceous of the Gobi Desert and the recognition of a new clade of lizards // *Amer. Mus. Novit.* 1997. № 3211. P. 1–25.

506. Norell M.A., Gao K., Conrad J. A new platynotan lizard (Diapsida: Squamata) from the Late Cretaceous Gobi Desert (Ömnögov), Mongolia // Amer. Mus. Novit. 2007. № 3605. P. 1–22.

507. Norell M.A., McKenna M.C., Novacek M.J. *Estesia mongoliensis*, a new fossil varanoid from the Late Cretaceous Barun Goyot Formation of Mongolia // Amer. Mus. Novit. 1992. № 3045. P. 30–45.

508. Nopcsa F. von. The genera of reptiles // Palaeobiologica. 1928. V. 1. P. 163–188.

509. Norman D.B. On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* from Belgium // Mem. Inst. Royal Sci. Nat. Belgique. 1980. V. 178. P. 1–103.

510. Norman D.B., Sues H.-D. Ornithopods from Kazakhstan, Mongolia and Siberia // The age of dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds M. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.M. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 462–479.

511. Northcutt R.G. Forebrain and midbrain organization in lizards and its phylogenetic significance // Behavior and neurology of lizards. An interdisciplinary colloquium / Eds N. Greenberg, P.D. MacLean. Rockville: Nat. Inst. Mental Health, 1978. P. 11–64.

512. Nydam R.L. A new taxon of helodermatid-like lizard from the Albian–Cenomanian of Utah // J. Vertebr. Paleontol. 2000. V. 20. № 2. P. 285–294.

513. Nydam R.L. Lizards of the Mussentuchit local fauna (Albian–Cenomanian boundary) and comments on the evolution of the Cretaceous lizard fauna of the North America // J. Vertebr. Paleontol. 2002. V. 22. № 3. P. 645–660.

514. Nydam R.L. Squamates from the Jurassic and Cretaceous of North America // Palaeobio. Palaeoenv. 2013. V. 93. № 4. P. 535–565.

515. Nydam R.L., Gauthier J.A., Chiment J.J. The mammal-like teeth of the Late Cretaceous lizard *Peneteius aquilonius* Estes 1969 (Squamata, Teiidae) // J. Vertebr. Paleontol. 2000. V. 20. № 3. P. 628–631.

516. Nydam R.L., Cifelli R.L. A new teiid lizard from the Cedar Mountain Formation (Albian–Cenomanian boundary) of Utah // J. Vertebr. Paleontol. 2002. V. 22. № 2. P. 276–285.

517. Nydam R.L., Eaton J.G., Sankey J. New taxa of transversely-toothed lizards (Squamata: Scincomorpha) and new information on the evolutionary history of “teiids” // J. Paleontol. 2007. V. 81. № 3. P. 538–549.

518. Oelrich T.M. Anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae). Ann Arbor: Mus. Zool. 1956. 122 pp. (Misc. Publicatn. Mus. Zool. Univ. Michigan. V. 94).

519. Okajima Y., Kumazawa Y. Mitochondrial genomes of acrodont lizards: timing of gene rearrangements and phylogenetic and biogeographic implications // BMC Evol. Biol. 2010. V. 10. № 141. P. 1–15.

520. Olesen J.M., Valido A. Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon // Trends Ecol. Evol. 2003. V.18. №.4. P. 177–181.

521. Olson E.C. Community Evolution and the origin of mammals // Ecology. 1966. V. 47. № 2. P. 291–302.

522. Osborn H.F. On the primary division of the Reptilia into two subclasses Synapsida and Diapsida // Science. 1903a. V. 17. № 424. P. 275–276.

523. *Osborn H.F.* The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptsosauria // *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1903b. V. I. Pt 8. P. 451–519.
524. *Osborn H.F.* Reclassification of the Reptilia // *Amer. Naturalist.* 1904. V. 38. № 446. P. 93–115.
525. *Osmólska H.* The late Cretaceous vertebrate assemblages of the Gobi Desert, Mongolia // *Mem. Soc. Geol. France.* 1980. V. 139. P. 145–150.
526. *Osmólska H.* Were the Mongolian “fighting dinosaurs” really fighting? // *Revue Paléobiol.* 1993. Special V. 7. P. 161–162.
527. *Ostrom J.* The osteology of *Compsognathus longipes* Wagner // *Zitteliana.* 1978. V. 4. S. 73–118.
528. *Ősi A., Butler R.J., Weishampel D.B.* A late Cretaceous ceratopsian dinosaur from Europe with Asian affinities // *Nature.* 2010. V. 465. № 7297. P. 466–468.
529. *Owen R.* On some fossil reptilian and mammalian remains from the Purbecks // *Quarter. J. Geol. Soc., London.* 1854. V. 10. P. 420–433.
530. *Owen R.* Description of some remains of a gigantic land lizard (*Megalania prisca* Owen) from Australia // *Phil. Trans. Roy. Soc., London.* 1864. V. 149. P. 43–48.
531. *Packard M.J., Hirsch K.F.* Structure of shells from eggs of the geckos *Gekko gekko* and *Phelsuma madagascarensis* // *Can. J. Zool.* 1989. V. 67. № 3. P. 746–758.
532. *Park J., Evans S.E., Huh M.* The first lizard fossil (Reptilia: Squamata) from the Mesozoic of South Korea // *Cret. Res.* 2015. V. 55. P. 292–302.
533. *Pol D., Norell M.A.* A new crocodyliform from Zos Canyon, Mongolia // *Amer. Mus. Novit.* 2004. № 3445. P. 1–36.
534. *Polcyn M.J., Jacobs L.L., Araújo R.* Physical drivers of mosasaur evolution // *Palaeogeography, Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2014. V. 400. P. 17–27.
535. *Popov S.V., Akhmetiev M.A., Bugrova E.M.* et al. Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene. 1. Early Eocene // *Paleontol. J.* 2001. V. 35. suppl. 1. P. 1–68.
536. *Popov S.V., Akhmetiev M.A., Bugrova E.M.* et al. Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene. 2. Early Oligocene // *Paleontol. J.* 2002. V. 36. Suppl. 3. P. 185–259.
537. *Pough F.H.* Lizard energetics and herbivory // *Ecology.* 1973. V. 54. № 4. P. 837–844.
538. *Prasad G.V.R., Bajpai S.* Agamid lizards from the Early Eocene of Western India: Oldest Cenozoic lizards from South Asia // *Palaeontol. Electronica.* 2008. V. 11. № 1. P. 1–19.
539. *Pregill G.K., Gautier J.A., Greene H.G.* The evolution of helodermatid squamates, with description of a new taxon and an overview of Varanoidea // *Transact. San Diego Soc. Nat. Hist.* 1986. V. 21. № 11. P. 167–202.
540. *Presch W.* Evolutionary Osteology and Relationships of the Horned Lizard Genus *Phrynosoma* (family Iguanidae) // *Copeia.* 1969. V. 1969. № 2. P. 250–275.
541. *Presch W.* A survey of the dentition of the macroteiid lizards (Teiidae; Lacertilia) // *Herpetologica.* 1974. V. 30. № 4. P. 344–349.

542. *Presch W.* The lizard family Teiidae: Is it a monophyletic group? // *Zool. J. Linn. Soc.* 1983. V. 77. № 2. P. 189–197.

543. *Presch W.* Phylogenetic relationships of the Scincomorpha // *Phylogenetic relationships within lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp / Eds R. Estes, G. Pregill.* Stanford: Stanford Univ. Press, 1988. P. 471–492.

544. *Prieto-Márquez A.* Global historical biogeography of hadrosaurid dinosaurs // *Zool. J. Linn. Soc.* 2010. V. 159. № 2. P. 503–525.

545. *Prieto-Márquez A., Dalla Vecchia F.M., Gaete R., Galobart Á.* Diversity, relationships, and biogeography of the lambeosaurine dinosaurs from the European archipelago, with description of the new aralosaurin *Canardia garonnensis* // *PLoS ONE.* 2013a. V. 8. № 7. P. 1–43.

546. *Prieto-Márquez A., Wagner J.R.* The ‘unicorn’ dinosaur that wasn’t: a new reconstruction of the crest of *Tsintaosaurus* and the early evolution of the lambeosaurine crest and rostrum // *PloS ONE.* 2013b. V. 8. № 11. P. 1–20.

547. *Prothero D., Estes R.* Late Jurassic lizards from Como Bluff, Wyoming, and their palaeobiogeographic significance // *Nature.* 1980. V. 286. № 5772. P. 484–486.

548. *Pyron R.A.* A likelihood method for assessing molecular divergence time estimates and the placement of fossil calibrations // *Syst. Biol.* 2010. V. 59. № 2. P. 185–194.

549. *Pyron R.A., Burbrink F.T., Wiens J.J.* A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes // *BMC Evol. Biol.* 2013. V. 13. P. 1–93.

550. *Rage J.-C.* Relationships of the Malagasy fauna during the Late Cretaceous: Northern or Southern routes // *Acta Palaeontol. Pol.* 2003. V. 48. № 4. P. 661–662.

551. *Rage J.C.* Mesozoic and Cenozoic squamates of Europe // *Palaeobio. Palaeoenv.* 2013. V. 93. № 4. P. 517–534.

552. *Rage J.-C., Bailon S.* Amphibians and squamate reptiles from the late early Miocene (MN 4) of Béon 1 (Montré al-du-Gers, southwestern France) // *Geodiversitas.* 2005. V. 27. № 3. P. 413–441.

553. *Rage J.-C., Folie A., Rana R.S.* et al. A diverse snake fauna from the early Eocene of Vastan Lignite Mine, Gujarat, India // *Acta Palaeontol. Polonica.* 2008. V. 53. № 3. P. 391–403.

554. *Rage J.-C., Pickford M., Senut B.* Amphibians and squamates from the middle Eocene of Namibia, with comments on pre-Miocene anurans from Africa // *Ann. Paléontol.* 2013. V. 99. № 3. P. 217–242.

555. *Rana R.S., Augé M., Folie A.* et al. High diversity of acrodontan lizards in the Early Eocene Vastan lignite mine of India // *Geol. Belgica.* 2013. V. 16. № 4. P. 290–301.

556. *Reeder T.W., Townsend T.M., Mulcahy D.G.* et al. Integrated analyses resolve conflicts over squamate reptile phylogeny and reveal unexpected placements for fossil taxa // *PLoS ONE.* 2015. V. 10. № 3. P. 1–22.

557. *Rees J.* An Early Cretaceous scincomorph lizard dentary from Bornholm, Denmark // *Bull. Geol. Soc. Denmark.* 2000. V. 48. P. 105–109.

558. *Reisz R.R., Berman D.S., Scott D.* The anatomy and relationships of the Lower Permian reptile *Araeoscelis* // *J. Vertebr. Paleontol.* 1984. V. 4. № 1. P. 57–67.

559. *Reynoso V.-H.* Huehuecuetzpalli mixtecus gen. et sp. nov: A basal squamate (Reptilia) from the Early Cretaceous of Tepexi de Rodríguez, Central México // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 1998. V. 353. № 1367. P. 477–500.
560. *Reynoso V.-H., Callison G.* A new scincomorph lizard from the early Cretaceous of Puebla, México // *Zool. J. Linn. Soc.* 2000. V. 130. № 2. P. 183–212.
561. *Richter A.* Lacertilia aus der Unteren Kreide von Uña und Galve (Spanien) und Anoual (Marokko) // *Berliner geowiss Abh.* 1994. Bd. 14. 147 S.
562. *Richter A., Wings O., Pfretschner H.-U., Martin Th.* Late Jurassic Squamata and possible Choristodera from the Junggar Basin, Xinjiang, Northwest China // *Palaeobiol. Palaeoenv.* 2010. V. 90. № 3. P. 275–282.
563. *Rieppel O.* The phylogeny of cranial kinesis in lower vertebrates, with special reference to the Lacertilia // *N. Jb. Geol. Paleontol. Abh.* 1978a. Bd 156. № 3. S. 353–370.
564. *Rieppel O.* Streptostyly and muscle function in lizards // *Experientia.* 1978b. V. 34. № 6. P. 776–777.
565. *Rieppel O.* The trigeminal jaw adductor musculature of Tupinambis, with comments on the phylogenetic relationships of the Teiidae (Reptilia, Lacertilia) // *Zool. J. Linn. Soc.* 1980a. V. 69. № 1. P. 1–29.
566. *Rieppel O.* The phylogeny of anguimorph lizards. Basel, Boston, Stuttgart: Birkhauser Verlag, 1980b. S. 1–86 (Denkschriften Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. Bd 94)
567. *Rieppel O.* The skull and jaw adductor musculature in some burrowing scincomorph lizards of the genera Acontias, Typhlosaurus and Feylinia // *J. Zool., London.* 1981. V. 195. № 4. P. 493–528.
568. *Rieppel O.* The structure of the skull and jaw adductor musculature in the Gekkota, with comments on the phylogenetic relationships of the Xantusiidae (Reptilia: Lacertilia) // *Zool. J. Linn. Soc.* 1984a. V. 82. № 3. P. 291–318.
569. *Rieppel O.* The cranial morphology of the fossorial lizard genus Dibamus with a consideration of its phylogenetic relationships // *J. Zool., London.* 1984b. V. 204. № 4. P. 289–327.
570. *Rieppel O.* The classification of the Squamata // *The phylogeny and classification of the tetrapods. V. 1. Amphibians, Reptiles, Birds* / Ed. M.J. Benton. Oxford: Clarendon Press, 1988. P. 259–293.
571. *Rieppel O.* The skull in a hatchling of *Sphenodon punctatus* // *J. Herpetol.* 1992. V. 26. № 1. P. 80–84.
572. *Rieppel O.* The phylogenetic relationships within the Chamaeleonidae, with comments on some aspects of cladistic analysis // *Zool. J. Linn. Soc.* 1987. V. 89. № 1. P. 41–62.
573. *Rieppel O.* Turtles as diapsid reptiles // *Zool. Scripta.* 2000a. V. 29. № 3. P. 199–212.
574. *Rieppel O., de Braga M.* Turtles as diapsid reptiles // *Nature.* 1996. V. 384. № 6608. P. 453–455.
575. *Rieppel O., Crumly C.* Paedomorphosis and skull structure in Malagasy chamaeleons (Reptilia: Chamaeleoninae) // *J. Zool.* 1997. V. 243. №. 2. P. 351–380.
576. *Rieppel O., Grande L.* The anatomy of the fossil varanid lizard *Saniwa ensidens* Leidy, 1870, based on a newly discovered complete skeleton // *J. Paleontol.* 2007. V. 81. № 4. P. 643–665.

577. *Rieppel O., Conrad J.L., Maisano J.A.* New morphological data for *Eosaniwa koehni* Haudbold 1977, and a revised phylogenetic analysis // *J. Paleontol.* 2007. V. 81. №. 4. P. 760–769.

578. *Robinson P.L.* The evolution of the Lacertilia // *Problèmes actuels de paléontologie (évolution des vertébrés)* // *Coll. Intern. CNRS.* 1967. № 163. P. 395–40.

579. *Robinson P.L.* How *Sphenodon* and *Uromastix* grow their teeth and use them // *Morphology and biology of reptiles* / Eds A. d'A. Bellairs, C.B. Cox. L.: Academic Press, 1976. P. 43–64 (Linn. Soc. Symp. Ser. 3).

580. *Roček Z.* Lizards (Reptilia, Sauria) from the Lower Miocene locality Dolnice (Bohemia, Czechoslovakia) // *Rozpravy Ceskoslovenske Akademie ved.* R. 94. S. I. Praha: Akademia, 1984. 69 s.

581. *Romer A.S.* Osteology of the reptiles. Chicago: Univ. Press, 1956. 772 p.

582. *Rossmann T.* *Geiseltaliellus longicaudus* Kuhn (Lacertilia: Iguania, Iguanoidea) aus dem Eozän von Mitteleuropa: Neue Erkenntnisse zur Paläobiologie und Paläobiogeographie // *N. Jb. Geol. Paläontol., Abh.* 2001. T. 221. Bd. 1. S. 1–33.

583. *Russell D.A.* Systematics and morphology of american mosasaurs // *Bull. Peabody Mus. Natural Hist.* 1967. V. 23. P. 1–241.

584. *Russell D.A.* The role of Central Asia in dinosaurian biogeography // *Can. J. Earth Sci.* 1993. V. 30. № 10-11. P. 2002–2013.

585. *Sampson S.D., Witmer L.M., Forster C.A.* et al. Predatory dinosaur remains from Madagascar: Implications for the Cretaceous biogeography of Gondwana // *Science.* 1998. V. 280. № 5366. P. 1048–1051.

586. *Savage J.M.* The iguanid lizard genera *Urosaurus* and *Uta* with remarks on related genera // *Zoologica.* 1958. V. 43. № 2. P. 41–54.

587. *Schulte J.A., Valladares J.P., Larson A.* Phylogenetic relationships within Iguanidae inferred using molecular and morphological data, and a phylogenetic taxonomy of iguanian lizards // *Herpetologica.* 2003. V. 59. № 4. P. 399–419.

588. *Schwenk K.* Comparative morphology of the lepidosaur tongue and its relevance to squamate phylogeny // *Phylogenetic relationships within lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp* / Eds R. Estes, G. Pregill. Stanford: Stanford Univ. Press, 1988. P. 569–598.

589. *Seiffert J.* Upper Jurassic lizards from Central Portugal // *Mem. Serv. Geol. Portugal.* 1973. V. 22. P. 1–85.

590. *Sereno P.S.* The fossil record, systematics and evolution of pachycephalosaurs and ceratopsians from Asia // *The Age of dinosaurs in Russia and Mongolia* / Eds M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 480–516.

591. *Schaerlaeken V., Herrel A., Aerts P., Ross C.F.* The functional significance of the lower temporal bar in *Sphenodon punctatus* // *J. Exp. Biol.* 2008. V. 211. № 24. P. 3908–3914.

592. *Shilin P.V.* Cretaceous flora of Tyulikili, Northeastern Priaralye, Kazakhstan // *Bull. New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci.* 1998. №. 14. P. 95–103.

593. *Shuvalov V.F.* The stratigraphy and palaeobiogeography of Mongolia // *The age of dinosaurs in Russia and Mongolia* / Eds M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 256–278.

594. Shtolz N., Mishmar D. The mitochondrial genome – on selective constraints and signatures at the organism, cell, and single mitochondrion levels // *Front. Ecol. Evol.* 2019. V. 3. № 342. P. 1–21.
595. Simões T.R. Redescription of *Tijubina ponteii*, an Early Cretaceous lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil // *An. Acad. Brasil. Ciênc.* 2012. V. 84. № 1. P. 79–93.
596. Simões T.R., Caldwell M.W., Kellner A.W.A. A new Early Cretaceous lizard species from Brazil, and the phylogenetic position of the oldest known South American squamates // *J. Syst. Palaeontol.* 2015. V. 13. № 7. P. 601–614.
597. Simões T.R., Caldwell M.W., Nydam R.L., Jiménez-Huidobro P. Osteology, phylogeny, and functional morphology of two Jurassic lizard species and the early evolution of scansoriality in geckoes // *Zool. J. Linn. Soc.* 2017. V. 180. № 1. P. 216–241.
598. Simões T.R., Funston G.F., Vafaeian B. et al. Reacquisition of the lower temporal bar in sexually dimorphic fossil lizards provides a rare case of convergent evolution // *Sci. report.* 2016. V. 6. № 24087. P. 1–12.
599. Simões T.R., Wilner E., Caldwell M.W., Weinschu L.C., Kellner A.W.A. A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana // *Nature Communication.* 2015. V. 6. № 8149. P. 1–8.
600. Simpson G.G. Principles of animal taxonomy. 1961. N.Y.: Columbia Univ. Press. 247 p.
601. Smirina E.M., Ananjeva N.B. Growth layers in bones and acrodont teeth of the agamid lizard *Laudakia stoliczkanii* (Blanford, 1875) (Agamidae, Sauria) // *Amphibia-Reptilia.* 2007. V. 28. № 2. P. 193–204.
602. Smith K.K. Mechanical significance of streptostyly in lizards // *Nature.* 1980. V. 283. № 5749. P. 778–779.
603. Smith K.K. An electromyographical study of the function of jaw adducting muscles in *Varanus exanthematicus* // *J. Morphol.* 1982. V. 173. № 2. P. 137–158.
604. Smith K.K., Hylander W.L. Strain gauge measurements of mesokinetic movement in the lizard *Varanus exanthematicus* // *J. Exptl. Biol.* 1985. V. 114. № 1. P. 53–70.
605. Smith K.T., Bhullar B.-A. S., Holroyd P.A. Earliest African record of the *Varanus* stem clade (Squamata: Varanidae) from the early Oligocene of Egypt // *J. Vertebr. Paleontol.* 2008. V. 28. № 3. P. 909–913.
606. Smith K.T., Schaal S.F.K., Wei S. et al. Acrodont iguanians (Squamata) from the Middle Eocene of the Huadian basin of Jilin province, China, with a critique of the taxon “*Tinosaurus*” // *Vertebr. Palasiatica.* 2011. V. 49. № 1. P. 69–84.
607. Streicher J.W., Wiens J. Phylogenomic analyses of more than 4000 nuclear loci resolve the origin of snakes among lizard families // *Biol. Lett.* 2017. V. 13. № 9. P. 1–4.
608. Sues H.-D., Averianov A. A new basal hadrosauroid dinosaur from the late Cretaceous of Uzbekistan and the early radiation of duck-billed dinosaurs // *Proc. R. Soc., London. Ser. B.* 2009. V. 276. № 1667. P. 2549–2555.
609. Sulimski A. *Adamisaurus magnidentatus* n. gen. et n. sp. (Sauria) from the Upper Cretaceous of Mongolia // *Palaeontol. Pol.* 1972. № 27. P. 33–40.
610. Sulimski A. Macrocephalosauridae and Polyglyphanodontidae (Sauria) from the Late Cretaceous of Mongolia // *Palaeontol. Pol.* 1975. № 33. P. 25–102.

611. *Sulimski A.* New data on the genus *Adamisaurus* Sulimski, 1972 (Sauria) from the Upper Cretaceous of Mongolia // *Palaeontol. Pol.* 1978. № 38. P. 43–56.
612. *Sulimski A.* New Cretaceous scincomorph lizard from Mongolia // *Palaeontol. Pol.* 1984. № 46. P. 143–155.
613. *Sullivan R.M.* Revision of the Paleogene genus *Glyptosaurus* (Reptilia, Anguidae) // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1979. V. 163. Art. 1. P. 1–72.
614. *Sullivan R.M.* *Parophisaurus pawneensis* (Gilmore 1928) new genus of anguid lizard from the middle Oligocene of North America // *J. Herpetol.* 1987. V. 21. № 2. P. 115–133.
615. *Sullivan R.M., Augé M.* Redescription of the holotype of *Placosaurus rugosus* Gervais 1848–1852 (Squamata, Anguidae, Glyptosauridae) from the Eocene of France and a revision of the genus // *J. Vertebr. Paleontol.* 2006. V. 26. № 1. P. 127–132.
616. *Suzuki D., Weishampel D.B., Minoura N.* *Nipponosaurus sachaliensis* (Dinosauria; Ornithopoda): Anatomy and systematic position within Hadrosauridae // *J. Vertebr. Paleontol.* 2004. V. 24. № 1. P. 145–164.
617. *Swisher C.C., Wang X., Zhou Zh.* et al. Further support for a Cretaceous age for the feathered-dinosaur beds of Liaoning, China: New ⁴⁰Ar / ³⁹Ar dating of the Yixian and Tuchengzi Formations // *Chinese Sci. Bull.* 2002. V. 47. №. 2. P. 136–139.
618. *Tatanda M.* Cretaceous roots of the amphisbaenian lizards // *Zool. Scripta.* 2016. V. 45. № 1. P. 1–8.
619. *Throckmorton G.S.* Oral food processing in two herbivorous lizards, *Iguana iguana* (Iguanidae) and *Uromastix aegyptius* (Agamidae) // *J. Morphol.* 1976. V. 148. № 3. P. 363–390.
620. *Throckmorton G.S.* Action of the pterygoideus muscle during feeding in the lizard *Uromastix aegyptius* (Agamidae) // *Anat. Rec.* 1978. V. 190. № 2. P. 217–222.
621. *Throckmorton G.S., Clarke L.S.* Intracranial joint movements in the agamid lizard *Amphibolurus barbatus* // *J. Exptl. Zool.* 1981. V. 216. № 1. P. 25–35.
622. *Townsend T.M., Larson A., Louis E.* et al. Molecular phylogenetics of Squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree // *Syst. Biol.* 2004. V. 53. № 5. P. 735–757.
623. *Tupi-Caldas J.L.* Contribução ao estudo do fossil da Alemôa. Município de Santa Maria, Rio Grande do Sul // *Curso Geral de Mineralogia e Geologia, apicada ao Brasil. Second edition / Ed. J.L. Tupi-Caldas. Porto Alegre: Livraria do Globo, 1833. P. 333–339.*
624. *Underwood G.* On lizards of the family Pygopodidae, a contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata // *J. Morphol.* 1957. V. 100. № 2. P. 207–268.
625. *Underwood G.* A modern appreciation of Camp's "Classification of the lizards". Introduction to facsimile reprint o Camp, C., *Classification of the lizards* // *Fac. Repr. Herpetol. Soc. Stud. Amphib. Rept.* 1971. P. 7–17.
626. *Valencia J., Covacevich V., Marshall L.* et al. Registro fossil mas antiguo de la familia Teiidae de la formacion de Colimapu (cretaceo temprano) en las termas del Flaco Chile central // *II Congress de Latinoamer. herpetologia (Libro de resúmenes). Merida, 1990. S. 75.*

627. *Valido A., Olesen J.M.* Frugivory and Seed Dispersal by Lizards: A Global Review // *Front. Ecol. Evol.* 2019. V. 7. № 49. P. 1–12.
628. *Van Itterbeek J., Bolotsky Yu., Bultynck P.* et al. Stratigraphy, sedimentology and palaeoecology of the dinosaur-bearing Kundur section (Zeya-Bureya basin, Amur Region, Far Eastern Russia) // *Geol. Mag.* 2005. V. 142. № 6. P. 735–750.
629. *Venczel M., Codrea V.A.* A new teiid lizard from the Late Cretaceous of the Hațeg Basin, Romania and its phylogenetic and palaeobiogeographical relationships // *J. Syst. Palaeontol.* 2016. V. 14. № 3. P. 1–19.
630. *Versluys J.* Streptostylie bei Dinosauriern, nebst Bemerkungen über Verwandtschaft der Vogel und Dinosaurier // *Zool. Jb. Anat.* 1910. Bd 30. S. 75–260.
631. *Versluys J.* Das streptostylie problem und die bewegungen im Schädel bei Sauropsiden // *Zool. Jb. Suppl.* 2. 1912. № 15. S. 545–716.
632. *Vidal N., Hedges S.B.* The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes // *C.R. Biologies.* 2005. V. 328. № 10–11. P. 1000–1008.
633. *Vidal N., Hedges S.B.* The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians // *C.R. Biologies* 2009. V. 332. № 2–3. P. 129–139.
634. *Vinton K.W.* Origin of life on the Galapagos Islands // *Amer. J. Sci.* 1951. V. 249. № 5. P. 356–376.
635. *Wang Y., Evans S.E.* A gravid lizard from the Cretaceous of China and the early history of squamate viviparity // *Naturwissenschaften.* 2011. T. 98. Bd 9. S. 739–743.
636. *Weishampel D.B., Horner J.R.* Hadrosauridae // *The Dinosauria* / Eds D. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska. Berkely, Los Angeles, Oxford: Univ. California Press, 1990. P. 534–561.
637. *Whiteside D.I.* The head skeleton of the Rhaetian sphenodontid *Diphydontosaurus avonis* gen. et sp. nov., and the modernising of a living fossil // *Phil. Trans R. Soc., London. Ser. B.* 1986. V. 312. № 1156. P. 379–430.
638. *Wiens J.J.* The Role of Morphological Data in Phylogeny Reconstruction // *Syst. Biol.* 2004. V. 53. № 4. P. 653–661.
639. *Wiens J.J., Brandley M.C., Reeder T.W.* Why does a trait evolve multiple times within a clade? Repeated evolution of snakelike body form in squamate reptiles // *Evolution.* 2006. V. 60. № 1. P. 123–141.
640. *Williston S.W.* The phylogeny and classification of reptiles // *J. Geol.* 1917. V. 25. № 5. P. 411–421.
641. *Williston S.W.* The osteology of reptiles. Cambridge, 1925. 300 p.
642. *Witten G.J., Moody S.M.* Suborder Rhiptoglossa as a concept illuminating lepidosaurian relationships // *Third World Congress of herpetology (Abstracts)* / Eds Z. Roček, S. Hart. Prague, 1997. P. 228–229.
643. *Wu X., Brinkmann D.B., Russell A.P.* *Sineoamphisbaena hexatabularis*, an amphisbaenian (Diapsida, Squamata) from the Upper Cretaceous redbeds at Bayan Mandahu (Inner Mongolia, People's Republic of China), and comments on the phylogenetic relationships of the Amphisbaenia // *Can. J. Earth Sci.* 1996. V. 33. № 4. P. 541–577.

644. Wu X., Brinkmann D.B., Russell A.P. et al. Oldest known amphisbaenian from the Upper Cretaceous of Chinese Inner Mongolia // *Nature*. 1993. V. 366. № 6450. P. 57–59.

645. Xing L., Caldwell M.W., Chen R. et al. A mid-Cretaceous embryonic-to-neonate snake in amber from Myanmar // *Sci. Advances*. 2018. V. 3. № 7. P. 1–8.

646. Xu X., Forster C.A., Clark J.M. et al. A basal ceratopsian with transitional features from the late Jurassic of northwestern China // *Proc. Roy. Soc. Ser. B*. 2006. V. 273. № 1598. P. 2135–2140.

647. Xu X., Makovicky P.J., Wang X. et al. Ceratopsian dinosaur from China and the early evolution of Ceratopsia // *Nature*. 2002. V. 416. № 6878. P. 314–317.

648. Yi H., Norell M.A. New materials of *Estesia mongoliensis* (Squamata: Anguimorpha) and the evolution of venom grooves in lizards // *Amer. Mus. Novit.* 2013. № 3767. P. 1–31.

649. You H., Dodson P. Basal Ceratopsia // *The Dinosauria: Second edition* / Eds D. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska. Berkely, Los Angeles, London: Univ. California Press, 2004. P. 478–493.

650. You H., Dong Z. A new protoceratopid (Dinosauria: Neoceratopsia) from the late Cretaceous of Inner Mongolia, China // *Acta Geol. Sinica*. 2003. V. 77. № 3. P. 299–303.

651. Young C. On a new Lacertilia from Chingning, Chekiang, China // *Sci. Rec.* 1959. № 3. P. 520–523.

652. Young C. On two new fossil lizards of China // *Vertebr. PalAsiatica*. 1961. V. 6. № 2. P. 115–120.

653. Young C. On a Mesozoic lizard from Kanhsien, Kiangsi // *Vertebr. PalAsiatica*. 1973. V. 11. № 1. P. 44–45.

654. Zheng Y., Wiens J.J. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species // *Mol. Phylog. Evol.* 2016. V. 94. Pt B. P. 537–547.

Местонахождения ящериц в монголии и азиатских странах СНГ

Ниже систематизированы краткие, обычно разрозненные сведения по истории и проблемам изучения местонахождений ящериц на территории России, азиатских стран СНГ и Монголии, а также по составу тетрапод в каждом из них.

Юра (Рис. 152).

Ч а н г е т. Местонахождение расположено на правом берегу реки Чангет, в 150 км вниз по течению от устья ручья Акчангыл (Ошская обл., Кыргызстан). Оно открыто П.В. Фёдоровым в 1989 г. (Фёдоров, Несов, 1992). Костеносные отложения состоят из глинистых алевролитов балабансайской свиты (келловей, средняя юра).

В слоях балабансайской свиты в районе г. Ташкумыр (Джалалабадской обл.) указаны обильные находки позвоночных, включая амфибий (лабиринтодонт *Ferganobatrachus riabini* Nesson, 1990), черепаха (*Xinjiangchelys tianshanensis* Nesson, 1995), крокодилов (*Sunosuchus* sp.), птерозавров (*Rhamphorhynchidae* indet.), динозавров (завропода *Ferganasaurus versilini* Alifanov et Averianov, 2003; теропод, стегозавров, возможно, орнитопод, пахицефалозавра *Ferganocephale adentculatum* Averianov et al., 2005) и млекопитающих (докодонта *Tashkumyrodon desideratus* Martin et Averianov, 2004).

Единственная находка ящериц в Чангете – *Changetisaurus estesi* Nesson, 1992 (*Paramacellodidae*, *Scincomorpha*). Она представлена черепом и нижней челюстью, изолированными остеодермами и элементами посткраниального скелета.

М и х а й л о в к а. Богатое остатками растений и насекомых местонахождение расположено в южной части страны: в 100 км северо-восточнее г. Чимкента (Чимкентская обл., Казахстан), близ дер. Михайловка (Кочкарата). Открыто в 1921 г. геологами из Петрограда (ныне Санкт-Петербург). Костеносные отложения относятся к свите карабастау, датируемой поздней юрой (оксфорд – киммеридж). Сведения о первой находке позвоночного (птерозавра) из Михайловки представил в 1933 г. М.А. Веденяпин.

Среди тетрапод из Каратау описаны хвостатая амфибия *Karaurus sharovi* Ivachnenko, 1978 (*Karauridae*), черепаха *Yaxartemis longicauda* Ryabinin, 1948 (?*Thalassemydidae*), крокодил *Karatausuchus sharovi* Efimov, 1976 (?*Atoposauridae*), птерозавры *Sordes pilosus* Sharov, 1971 (*Scaphognathidae*) и *Batrachognathus volans* Riabinin, 1948 (*Anurognathidae*). Ящерицу *Sharovisaurus karatauensis* Hecht et Hecht, 1984 (*Paramacellodidae*, *Scincomorpha*) в виде отпечатка скелета в обрамлении костных чешуй на плитке породы обнаружил палеоэнтомолог А.Г. Шаров.



Рис. 152. Основные местонахождения ископаемых ящериц на территории азиатской части СНГ.

Нижний мел (Рис. 152, 153).

Чангет II. Местонахождение открыто в 1988 г. П.В. Фёдоровым на правом берегу ручья Ачисай, в 550 м выше выхода его в долину р. Чангет, на северо-востоке Ферганской впадины (Кыргызстан, Ошская обл., Кыргызстан). Позвоночные встречаются в песчаниках верхней части ходжиабадской свиты (берриас-готерив). Они включают плотное скопление панцирей мелких черепов в сочетании с остатками динозавров (*Ornithopoda* indet.; *Theropoda* indet.). Л.А. Несов (1997) сообщал о находке двух фрагментарных скелетов ящериц (*Lacertilia* indet.: Аверьянов, Фёдоров, 2004). Судя по строению костей височных дуг, одна из ящериц принадлежит представителю *Ardeosauridae* gen. indet. (Scincomorpha).

Могойтو. Местонахождение расположено на западном берегу Гусиного озера в Забайкалье (Бурятия, Россия), в 110 км юго-западнее г. Улан-Удэ. Первые сборы сделаны в 1931 г. П.М. Клевым. В 1960-е и 1970-е гг. местонахождение неоднократно посещали геологи и палеонтологи, в том числе А.К. Рождественский (1973) из Палеонтологического института АН СССР. Позднее палеонтологи из Санкт-Петербурга проводили на местонахождении промывку породы в течение нескольких сезонов (Averianov et al., 2003; Averianov, Scutshas, 2009), принесшую дополнительные сборы.

В Могойто выходят отложения (серые и желтые пески) муртойской свиты. Традиционно ее датировали неокомом. Ныне возраст свиты скорректирован до баррем – апта (Несов, Старков, 1992; Несов, 1995, 1997). В местонахождении известны черепахи (*Macrobaenidae*: *Kirgizemys dmitrievi* Nessov et Khosatzky, 1981), хористодеры (*Khurenduchosaurus bajkalensis* Efimov, 1996) и динозавры: завроподы (*Titanosauridae* indet.), тероподы (*Segnosauridae* indet., *Ornithomimosauria* indet., *Dromaeosauridae* indet.), орнитоподы (?*Jeholosauridae* indet.) и рогатые динозавры (*Psittacosaurus* sp.). Млекопитающие представлены эутерием *Murtoilestes abramovi* Averianov et Scutschas, 2000. Единственная находка верхнечелюстной кости ящерицы определена как cf. *Paramacellodus* sp. (Averianov, Scutschas, 1999). Нами она рассмотрена как *Paramacellodidae* gen. indet.

Ш е с т а к о в о. Местонахождение расположено в основании высокого обрыва Шестаковского яра (обнажение 1) на правом берегу р. Кия (приток Чулыма) близ с. Шестаково (Вехнечбулинский район, Кемеровская обл., Россия), где выходят красные глины илекской (шестаковской) свиты. Первая ископаемая находка (части скелета динозавра *Psittacosaurus* [sp.], *Psittacosauridae*) сделана геологом А.А. Моссаковским в 1953 г. В том же году сотрудник Томского университета И.В. Лебедев обнаружил фрагмент черепа той же формы. В 1954 г. местонахождение посетил А.К. Рождественский, который из-за затопления ограничился его геологическим изучением (Рождественский, 1955, 1960). В 1995 г. при проведении дорожных работ примерно в 2 км на юго-восток от Шестаковского яра строители вскрыли костеносный слой свиты (обнажение 3), из которого происходит более десяти скелетов *Psittacosaurus sibiricus* Voronkevich et Averianov, 2000.



Рис. 153. Основные местонахождения ящериц Монголии: ■ – раннемеловые; ▲ – позднеме-ловые.

А.К. Рождественский (1955, 1960, 1973) в разные годы датировал отложения илекской свиты неокомом и апт – альбом. Л.А. Несов (1995, 1997) допускал для них баррем-аптский (возможно, позднеаптский) возраст. Среди современных авторов велик разброс мнений в отношении времени образования вмещающих пород: неоком (Алифанов и др., 1999), баррем – апт (Алифанов, 2012ж), апт – альб (Averianov et al., 2006) и ?поздний апт (Татаринов, Машенко, 1999). Две последние датировки сомнительны, поскольку комплекс позвоночных в Шестаково содержит заметную долю реликтов. К последним можно отнести мелких крокодилов и тритилодонта, род которого (*Xenocretosuchus Tatarinov et Maschenko, 1999*) также известен из юрско-меловых отложений Якутии (Лопатин, Агаджанян, 2008). Наше предварительное исследование находок черепов *Psittacosaurus sibiricus Voronkevich et Averianov, 2000* выявило филогенетическую близость этого вида с *Psittacosaurus lujiatunensis Zhou et al., 2006* из серии джехол в северо-восточном Китае. Учитывая сказанное, комплекс шестаковских тетрапод может иметь доальбский (скорее всего, баррем-аптский) возраст.

В Шестаково указаны крокодилы (протозухид *Tagarosuchus kulemzini Efimov, 1999* и шартегозухид *Kyasuchus saevi Efimov et Leshchinskiy, 2000*), летающие ящеры (*Ornithocheiridae* indet.), динозавры (*Sauropoda* indet., тероподы, пситтакозаврид *Psittacosaurus sibiricus Voronkevich et Averianov, 2000*; *Stegosauridae* gen. indet.; *Ankylosauridae* gen. indet.), птицы *Mystriornis cyrili Kurochkin et al., 2011* и *Evgenavis nobilis O'Connor et al., 2014*, тритилодонт *Xenocretosuchus sibiricus Tatarinov et Maschenko, 1999* и млекопитающие (докодонт *Sibirotherium rossicus Maschenko et al., 2003*, три вида триконодонт рода *Gobiconodon*, эупантотерий *Kiyatherium cardiodens Maschenko et al., 2002*, симметродон *Yermakia domitor Lopatin et al., 2005* и др.). Кости ящериц добыты из промывки породы в основании Шестаковского яра. Они предварительно отнесены к семействам *Xenosauridae* indet., *Paramacellodidae* indet., *Scincomorpha* indet. (Аверьянов, Файнгерц, 2001).

Х о д ж а к у л ь. Местонахождение приурочено к обрывам близ высохшего озера Ходжакуль (Каракалпакстан, Узбекистан), которые обнажают отложения нижней и средней части ходжакульской свиты (поздний альб) к северу от гряды Шейх-Джейли. Обильные сборы позвоночных в 1980 и 1981 гг. на местонахождении провел Л.А. Несов, который представил результаты их изучения в многочисленных публикациях (Несов, 1985, 1988, 1995, 1997; Gao, Nessov, 1998 и др.).

Позднеальбский возраст установлен по зубам акул. До этого всю ходжакульскую свиту датировали сеноманом. В комплексе тетрапод обнаружены амфибии (*Caudata*: *Horezmia gracile* Nessov, 1981; *Anura*: *Mynbulakia nongratis* Nessov, 1981; *Discoglossidae* indet.) и рептилии. Среди последних многочисленны черепахи (*Adocidae*, *Lindholmemydidae*, *Macrobaenidae*, *Nanhsiungchelidae*, *Sinemydidae*, *Trionychidae*, и др.), отмечены крокодилы (*Paralligatoridae* indet.), летающие ящеры (*Ornithocheirus* sp., *Azhdarchidae* indet.) и динозавры нескольких групп, включая *Protoceratopidae* (*Kulceratops kulensis* Nessov, 1995, nomen dubium). Известны остатки птиц (?*Gruiformes*, *Horezmavis eocretacea* Nessov, 1983) и млекопитающих (эутерий *Bobolestes zenge* Nessov, 1995).

Ящерицы представлены семействами Ardeosauridae gen. indet., Xenosauridae (*Oxia karakalpakensis* Nesson, 1985), Hodzhakuliidae (*Hodzhakulia magna* Nesson, 1985; *Carnoscincus eublepharus* Alifanov, 2016) и Temujiniidae gen. indet. (опред. автора). По составу этих семейств ходжакульская ассоциация близка к ассоциации апт-альбских ящериц местонахождения Хобура в Монголии, но обеднена относительно последней. Оба факта не противоречат датированию низов ходжакульской свиты поздним альбом, как ранее предполагал Л.А. Несов.

Т а т а л. Местонахождение расположено в Западной Монголии (аймак Кобдо), в пределах Сангиндалайнурской впадины, в урочище Татал (16 км к северу от г. Баян-Обо-Ула и 70 км и южнее оз. Хиргис-Нур). Первыми в 1970 г. его посетили геологи В.Ф. Шувалов и П. Хозбаяр. Для отложений Татала указывались гурванэрэнская (Хозбаяр, 1973) и цаганцабская свиты (Шувалов, Трусова, 1976) в рамках цаганцабского горизонта. В Татале костеносной является верхняя красноцветная часть толщи (общая мощность до 160 м), которая представлена чередованием слоистых глинистых алевролитов и песчаников Озерного генезиса.

Комплекс остатков позвоночных включает птерозавра *Dsungaripterus (Phobetor) parvus* Bakhurina, 1982 (*Dsungaripteridae*). В местонахождении также обнаружены фрагментарные остатки завропод, теропод и *Psittacosaurus* [sp.] (Бахурина, 1983; Bakhurina, Unwin, 1995). Ящерицы представлены фрагментом зубной кости с зубами *Bavarisaurus* sp. (*Bavarisauridae*).

О ш и - Н у р у (О о ш, О ш и). Местонахождение расположено примерно в 40 км к северу от хребта Арц-Богдо и в 64 км на запад от местонахождения позднемеловых позвоночных Баин-Дзак, в котловине Ош в центральной Монголии (Южно-Гобийский аймак). Первыми Оши-Нуру посетили в 1922 г. участники Центральноазиатской экспедиции Американского музея естественной истории (Нью-Йорк).

Отложения местонахождения протягиваются почти на 13 км с севера на юг и на 24 км с востока на запад, а их мощность доходит до 600 м. В разрезе чередуются аргиллиты, красные песчаники и черные бумажные сланцы. Аргиллиты и песчаники интерпретированы как аллювиальные отложения, сформированные в предгорьях или у подножия древней горной цепи, а сланцы маркируют Озерную фазу. Породы Оши-Нуру первоначально выделены в формацию Оош (Berkey, Morris, 1927). По традиции советских (российских) стратиграфов те же отложения связывают с ундурухинской свитой цаганцабского горизонта (Shuvalov, 2000).

Из местонахождения известен триконодонт *Gobiconodon hopsoni* Rougier et al., 2001, птерозавр (?*Dsungaripterygidae*), а также завропод (*Asiatosaurus mongoliensis* Osborn, 1924, nomen dubium), тероподы нескольких групп, в том числе дейнонихозавр *Shanag ashile* Turner et al., 2007 и многочисленные пситтакозавры (*Psittacosaurus mongoliensis* Osborn, 1924) разного индивидуального возраста (Andres, Norell, 2005).

Ящерицы представлены одной формой – *Norellius nyctisaurops* Conrad et Daza, 2015 (*Gekkonomorpha*: Conrad, Norell, 2006; Conrad, Daza, 2015; по нашим данным, вид принадлежит сцинкоморфному семейству *Ardeosauridae*).

Хобур (Ховур, Гучин-Ус). Местонахождение расположено на территории Монголии, в пределах Гучинской депрессии, в 18 км к юго-востоку от сомона Гучин-Ус (Увэрхангайский аймак). Оно упомянуто П.К. Козловым (1949). В 1964 г. его обследовал геолог П. Хосбаяр. В 1969–1972 гг. в Хобуре работали отряды ССМПЭ и ССМГЭ.

Местонахождение расположено в пределах обширного нижнемелового поля, сложенного песчано-глинистыми отложениями Озерного и Озерно-речного (дельтового) генезиса, мощностью не менее 500 м. В.Ф. Шувалов (1974) параллелизовал его отложения с хулсынгольской свитой, распространенной в центральной Монголии. В настоящее время они рассмотрены в рамках хухтыкского горизонта (апт – альб) без указания свиты.

В Хобуре добыты многочисленные беспозвоночные (моллюски, конхостраки, насекомые). Остатки позвоночных исключительно разнообразны. Среди них установлены земноводные (Anura: *Eodiscoossus* sp.), черепахи (Macrobaenidae: *Changaiemys hoburensis* Sukhanov et Narmandakh, 1974; Lindholmemydidae, *Mongolemys* sp.: Каландадзе, Курзанов, 1974), птерозавры (Ornithocheiridae indet.; Dsungaripteridae indet.), архаичные крокодилы (Edentosuchidae: cf. *Edentosuchus* sp.; Nothosuchidae: *Simosuchus* cf. *clarki*; определения автора) и динозавры, которые включают следующие таксоны: Sauropoda (*Titanosauria* indet.), Theropoda (?*Dromaeosauridae*, *Segnosauridae*, ?*Oviraptorosauria*, *Troodontidae*, *Allosauroidae* indet., *Psittacosauridae* (*Psittacosaurus mongoliensis*, *Psittacosaurus* sp.) и *Protoceratopidae* indet., ?*Jeholosauridae* indet., *Pachycephalosauridae* (опред. автора). Млекопитающие представлены несколькими группами: мультитуберкулятами *Eobaatar magnus* Kielan-Jaworowska et al., 1987; *Eobaatar minor* Kielan-Jaworowska et al., 1987; *Monobaatar mimicus* Kielan-Jaworowska et al., 1987 и *Arginbaatar dimitrievae* Trofimov, 1980; триконодонтами *Gobiconodon borissiakii* Trofimov, 1978 и *G. hoburensis* (Trofimov, 1978); териями *Gobiotheriodon infinitus* (Trofimov, 1980); *Arguimus khosbajari* Dashzeveg, 1979; *Arguitherium cromptoni* Dashzeveg, 1994 и *Kielantherium gobiensis* Dashzeveg, 1975; эутериями *Prokennalestes trofimovi* Kielan-Jaworowska et Dashzeveg, 1989 и *P. minor* Kielan-Jaworowska et Dashzeveg, 1989 (Kielan-Jaworowska et al., 2000).

Особенно многочисленны в Хобуре ящерицы. Они представлены девятью семействами: *Dorsetisauridae* (*Paradorsetisaurus postumus* Alifanov, 2019), *Ardeosauridae* (*Gurvelus khangaicus* Alifanov, 2019), *Globauridae* (*Khereidia aptiana* Alifanov, 2019), *Paramacellodidae* (*Naimanosaurus dinosauroaequalis* Alifanov, 2019), *Hodzhakuliidae* (*Hodzhakulia magna* Nessonov, 1985; *Bagaluus primigenius* Alifanov, 2016; *Carnoscincus eublepharus* Alifanov, 2016; *Platynotoides altidentatus* Alifanov, 2016), *Eoxantidae* (*Palaeoxanta conicodentata* Alifanov, 2019), *Temujiniidae* (sp.), *Gekkonidae* s.l. (*Hoborogekko suchanovi* Alifanov, 1989), *Xenosauridae* (*Xenostius futilus* Alifanov, 2019). Находки очень трудны для определения в силу их фрагментарности; практически все – разрозненные кости черепа (в основном челюстные кости с зубами) и посткраниального скелета. Основную массу остатков, видимо, составляют представители семейства *Ardeosauridae*.

Верхний мел (Рис. 152, 153).

Шейхджейли. Местонахождение приурочено к обрывам у северного окончания гряды одноименного хребта (Каракалпакстан, Узбекистан). Отложения отнесены к верхам ходжакульской свиты. Фауна позвоночных из Шейхджейли по составу перекликается с местонахождением Ходжакуль (см. выше). В качестве фонового таксона отмечен протоцератопид *Asiaceratops salsopaludalis* Nesson et Kaznyshkina, 1989, nomen dubium. В отношении скват Л.А. Несов (1997) указывает на ящериц надсемейства *Varanoidea*, семейств *Xenosauridae* и *Teiidae* (cf. *Leptochamops* sp.), а также на змею семейства *Pachyophiidae*. Однако, судя по представленным изображениям, очевидных позднемеловых элементов, например, *Teiidae* и *Varanoidea*, в местонахождении нет. Фрагментарность не позволяет сделать достоверное определение в местонахождении каких-либо групп ящериц.

Джаракудук. Остатки позвоночных в Джаракудуке происходят из обнажений, расположенных к северо-востоку от одноименного поселка в Узбекистане (центральные Кызылкумы, междуречье Амударьи и Сырдарьи). Породы относятся к биссектинской свите (ранее тайкаршинская пачка). Первым о находках наземных позвоночных в Джаракудуке сообщил А.Д. Архангельский (1916). Местонахождение не раз посещали полевые отряды геологов и палеонтологов. В период с 1974 по 1994 гг. на нем активно работал Л.А. Несов, а с 1997 г. несколько полевых сезонов здесь провела международная Узбекско-Российско-Британско-Американско-Канадская (URBAC) экспедиция.

Биссектинская свита сложена глинами и косослоистыми серо-желтыми песчаниками (около 100 м мощностью) с прослоями внутрiformационных конгломератов. Она залегает с размывом на отложениях кендыктубинской свиты и перекрыта с небольшим несогласием айтымской свитой. Генезис свиты сложный. Л.А. Несов допускал сочетание солонowodных и континентальных отложений, характерное для приморских низменностей. Находки тетрапод чаще всего представлены фрагментами и изолированными костями черепов и посткраниального скелета. Возраст свиты определяется сеноманом (Архангельский, 1916), поздним туроном (Пятков и др., 1967; Несов, 1995) и туроном – коньяком (Несов, 1997). Ныне принят средний – поздний турон. Датирование основано на определениях ископаемых из морских отложений, в которые врезаются биссектинские отложения.

В Джаракудуке крупной оказалась ассоциация *Anura*: *Gobiates sosedkoi* (Nesson, 1981); *G. bogatchovi* Rocek et Spinar, 1993; *G. dzyrakudukensis* Rocek et Nesson, 1993; *G. frischi* Rocek et Nesson, 1993; *G. tatarinovi* Rocek et Nesson, 1993; *G. spinari* Rocek et Nesson, 1993; *G. asiaticus* Rocek et Nesson, 1993; *G. kizylkumensis* Rocek et Nesson, 1993; *G. furcatus* Rocek et Nesson, 1993; *Gobiatoides parvus* Rocek et Nesson, 1993; *Kizylkuma antiqua* Nesson, 1981; *Aralobatrachus robustus* Nesson, 1981; *Itemirella cretacea* Nesson, 1981; *Saevesoederberghia egredia* Rocek et Nesson, 1993; *Procerobatrachus paulus* Rocek et Nesson, 1993; *Estesina elegans* Rocek et Nesson, 1993. Пресмыкающиеся представлены черепаками (*Sinemydidae*,

Trionychidae, Macrobaenidae, Adocidae, Lindholmemydidae, Chelidridae), крокодилами (*Shamosuchus borealis* Efimov, 1975; *Sh. occidentalis* Efimov, 1982; *Tadzhikosuchus kizylkumensis* Nessov et al., 1989; *Zholusuchus procevus* Nessov et al., 1989; *Zh. angustfrons* Nessov et al., 1989), летающими ящерами (*Azhdarcho lancicollis* Nessov, 1984) и динозаврами. Последние включают представителей многих характерных для позднего мела семейств: ?*Dromaeosauridae* (*Itemirus medullaris* Kurzanov, 1976); *Caenognathidae* (*Caenagnathasia martinsoni* Currie et al., 1993); *Ankylosauridae* (*Bissektipelta archibaldi* Averianov, 2002); *Ceratopidae* (*Turanoceratops tardabilis* Nessov et Kaznyshkina, 1989); *Hadrosauridae* (*Levnesovia transoxiana* Sues et Averianov, 2009). В Джараккудуке разнообразны птицы: *Kizylkumavis kretacea* Nessov, 1984; *Zhyraornis kashkarovi* Nessov, 1984; *Zh. logunovi* Nessov, 1992; *Lenesornis malshevskiyi* Nessov, 1986; *Sazavis prisca* Nessov, 1989; *Enantiornis walker* Nessov et Panteleev, 1993; *E. martini* Nessov et Panteleev, 1993 (*Enantiornithes*); *Platanavis nana* Nessov, 1992; *Kuszholia minge* Nessov, 1992 (*Aves incertae sedis*). Млекопитающие также многочисленны: *Shalbaatar bakht* Nessov, 1997 (*Multituberculata*); *Deltatherus kizylkumensis* (Nessov, 1993); *Marsasia aenigma* Nessov, 1997 (*Metatheria*); *Sazlestes tis* Nessov, 1997; *Kennalestes uzbekistanensis* Nessov, 1997; *Kulbeckia kulbecke* Nessov, 1993; *Ortalestes tastak* Nessov, 1997 (*Eutheria*).

Материалы по ящерицам из Джараккудука охарактеризовал Л.А. Несов (1981, 1985, 1988, 1997), который выявил представителей семейств *Teiidae*, *Scincidae*, *Necrosauridae*, *Varanidae* и *Lacertidae*. Однако именно они для позднего мела Азии не характерны (только макротейиды известны из нэмэгэтинских отложений Монголии). По нашим данным, определяемые находки могут быть отнесены к ящерицам семейств *Parasaniwidae* (*Ekshmer bissektaensis* Nessov, 1981; *nomen dubium*), *Mongolochamopidae* (*Buckantaus crassidens* Nessov, 1985), *Priscagamidae* (*Sheichia priscagama* Nessov, 1997; *nomen nudum*) и *Isodontosauridae* gen. indet. (ранее вместо этого таксона ошибочно указывалось семейство *Pleurodontagamidae*: Алифанов, 2012б).

Т ю л ь к е л и. Местонахождение расположено в урочище Кангазган в северо-восточном Приарале (Казахстан), в 80–85 км к северу от поселка Джусалы (Кармакчи) на р. Сырдарья. В Тюлькели чередуются пески, алевролиты и глины жиркидекской свиты. Мощность разреза достигает 45 м (Kordikova et al., 2001).

Л.А. Несов (1997) отмечает сходство жиркидекского комплекса с биссектинским в Узбекистане, но допускает для Тюлькели раннетуронский возраст. А.О. Аверьянов и Х.-Д. Зюс (Averianov, Sues, 2012) полагают, что формирование жиркидекского комплекса тетрапод имело место в интервале времени от турона до конца раннего коньяка. В Тюлькели удастся также установить границу между жиркидекской и бостобинской свитами (Kordikova et al., 2001), что позволяет синхронизировать первую с биссектинской свитой в Узбекистане, а вторую – с баинширэинской в Монголии (с учетом данных по динозаврам).

Из свиты выделен туронский спорово-пыльцевой комплекс (Шилин, Романова, 1978) и макролистная флора, в которой заметную роль играют платанолистные. Костеносной является средняя часть отложений.

Наземные позвоночные представлены черепаками (Adocidae, Trionychidae), крокодилами (*Turanosuchus aralensis* Efimov, 1988), летающими ящерами (*Azhdarchidae* indet.), динозаврами (орнитомимозавры, тираннозавры и дромеозавриды) и ящерицами *Parasaniwidae* indet. (*Varanidae* indet.: Kordikova et al., 1997, 2001).

Шах - Шах. Местонахождение расположено в 90 км к востоку от ст. Джусалы, (Кармакчи) северо-восточное Приаралье, Казахстан. Кости происходят из бостобинской свиты (серые глины, красноватые пески и, местами, песчаники) мощностью до 45 м. Первые сведения о позвоночных в этом районе получены в 1956 г. от геологов К.В. Никифоровой и Н.А. Константиновой. В 1957 и 1961 гг. местонахождение изучала экспедиция Палеонтологического института АН СССР. Позднее здесь работали сотрудники ИЗ АН КазССР, Ленинградского университета и др. В итоге в районе Шах-Шаха была выделена серия местонахождений, включая Тюлькели (см. выше).

Возраст бостобинской свиты выглядит неопределенно в связи с противоречиями данных и представлений разных авторов: турон – сантон (Рождественский, 1968, 1971) и сантон – кампан (Шилин, Романова, 1978; Шилин, 1986; Shilin, 1998).

Замечаний требует датирование, сделанное по составу высокоэндемичной (Шилин, Романова, 1978, с. 23) палеофлоры из отложений Шах-Шаха (отсутствуют платанолистные, но представлены лавролистные растения); вмещающие отложения сначала определили как сенонские (Шилин, Романова, 1978), но затем как «вероятнее всего – сантон – кампан» (Шилин, Романова, 1978, с. 32). Одновременно отмечено, что приаральский комплекс близок по составу флоры комплексу из формации Маготи, которая соответствует коньяк-кампанским ярусам европейской шкалы. П.В. Шилин (1986, с. 104) отмечает также сходство шах-шах-талдисайского комплекса с туронской флорой карьера Сабран во Франции. При обсуждении возраста бостобинской свиты ряд важных работ А.К. Рождественского, проводившего в Шах-Шахе поиски и раскопки позвоночных, палеоботаниками не был учтен. В связи с этим следует вспомнить находку из местонахождения Шах-Шах гадрозавриды («аралозавра») *Aralosaurus tuberiferus* Rozhdestvensky, 1968. Относительно недавно из отложений той же свиты (местонахождение Аккурган) был описан еще один «аралозавр» – *Batyrosaurus rozhdestvenskyi* Godefroit et al., 2012 (из Аккургана известен также *Arstanosaurus akkurganensis* Suslov et Shilin, 1982, nomen dubium). Формы с лобно-теменной фонтанелью представлены также в биссектинской (Узбекистан), баинширэнинской (Монголия) и яловачской (Таджикистан) свитах, а также в формации Ирэн-Дабасу (Китай, Внутренняя Монголия). На близковозрастность комплексов с остатками «аралозавров» указывал еще А.К. Рождественский (1971), с чем можно согласиться, приняв в расчет большую древность биссектинского комплекса, а также факт распространения «аралозавров» до появления других групп гадрозаврид.

Недавно опубликовано предположение об одновозрастности бостобинской и сюксюкской свит (Averjanov, Sues, 2012), с чем согласиться трудно, поскольку, в отличие от бостобинской, в сюксюкской ассоциации

отсутствуют формы гадрозаврид, обладающие лобно-теменными фонтанелями в крыше черепа, а есть только лямбеозаврины: *Kazaklambia* (*Procheneosaurus*) *convincens* Rozhdestvensky, 1968 и *Jaxartosaurus* *aralensis* (Riabinin, 1939). Последняя группа в Азии появляется уже в постбостобинское время (см. ниже). Есть более точное, с нашей точки зрения, сопоставление сюксюкской свиты с комплексом из серии ванши (Рождественский, 1971). Можно также говорить о близковозрастности отложений сюксюкского комплекса с прибрежно-морскими породами на южном Сахалине (Синегорск), в которых обнаружены остатки еще одного «базального» лямбеозаврина – *Nipponosaurus sachalinensis* Nagao, 1936. Костеносные отложения на Сахалине в настоящее время сопоставляют либо с нижней частью (кампан: Зонова и др., 1993) красноярковской свиты (Верещагин, 1977), либо с верхней частью серии йезо (Suzuki et al., 2004), что отвечает сантону – нижнему кампану. В Северной Америке древнейшие «базальные» лямбеозаврины характеризуют нижнекампанскую по возрасту формацию Юдит-Ривер.

Таким образом, несмотря на то, что сантон-кампанская датировка бостобинской свиты является общепринятой (Несов, 1997; Kordikova et al., 2001; Averianov, Sues, 2012), мы считаем, что она может быть оспорена. С нашей точки зрения, для нее вероятен не верхнесенонский, а нижнесенонский возрастной интервал, т. е. позднеконьякский-раннесантонский. Иначе говоря, граница двух разных палеофлористических комплексов из жиркиндеской и бостобинской свит примерно соответствует середине коньяка. В этом случае бостобинская свита в Казахстане, скорее всего, синхронна баинширэнской свите в Монголии, яловачской свите в Таджикистане и формации Ирэн-Дабасу в Китае, где также обнаружены фонтанельные гадрозавриды. Проблема возраста названных свит обсуждалась в главе IV.

В Шах-Шахе определены черепахи (*Adocidae*: *Shachemys baiboltia* Nessov, 1984; *Adocus bostobensis* Syromyatnikova et Danilov 2009; *Macrobaenidae*: *Anatolemys maximus* Khozatskii et Nessov, 1979; *Trionychidae*: *Axestemys riabinini* Kuznetsov et Chkhikvadze, 1987), крокодил (*Turanosuchus aralensis* Efimov, 1988), летающий ящер (*Aralazhdarcho bostobensis* Averianov, 2007), динозавры (завроподы, тираннозавриды, сегнозавриды, дромеозавриды, орнитомимозавры и анкилозавриды) и млекопитающие (*Beleutinus orlovi* Bashanov, 1972). Ящерицы представлены только *Slavoia* cf. *darevskii* (*Slavoiiidae*).

Удан-Сайр. Местонахождение расположено примерно в 86 км к западу от сомона Булган (Южно-Гобийский аймак, Монголия) у южного борта котловины, между хребтами Арц-Богд и Гурван-Сайхан. Оно представляет собой небольшую (2x5 км) и неглубокую депрессию, вытянутую с северо-востока на юго-запад. Открыто отрядом ССМПЭ в 1970 г. и изучено за несколько последующих лет. В 90-е гг. в Удан-Сайре работала Монголо-Японская палеонтологическая экспедиция.

Котловина сложена верхнемеловыми песчано-глинистыми отложениями, которые выходят на поверхность на южном и северном бортах. В юго-западной части верхнемеловые толщи перекрыты палеогеновыми отложениями. По склонам депрессии локально выходят красноцветные

песчаники. Их мощность составляет около 17 м. Они несут кости почти по всему разрезу. В склоне отмечены также красноватые и крупнозернистые песчаники и пески с линзами коричневых глин, алевролитов и зеленовато-серых песков длиной до 20 м и мощностью до 1.5 м. Небольшие линзы включают остатки мелких позвоночных, в том числе *Avimimus portentosus* Kurzanov, 1981. Выше по разрезу наблюдается чередование красноватых и мелкозернистых песчаников, с прослоями карбонатизированного гравийно-галечного конгломерата и светлых обызвествленных мергелей (прирусловая фация). Еще выше залегают отложения временных потоков, которые маркированы красно-серыми песками и песчаниками, иногда со слабо выраженной слоистостью. В верхней части разреза имеют место слои плотного красноватого песка, сходного с осадками базального слоя (фации прибрежных пляжей в субаквальной области), а также переслаивание буро-коричневых глин и алевролитов, среди которых встречаются небольшие линзы серо-зеленого песчаника (отложения временных потоков). Местонахождение в целом формировалось в условиях нестабильного гидродинамического режима речных водотоков в субаридной области (Ивахненко, Курзанов, 1988).

Отложения Удан-Сайра относят к джадохтской свите (Ивахненко, Курзанов, 1988). Однако это заключение строгим не является. Установить синхронность отложений Удан-Сайра с классическими джадохтскими отложениями в Баин-Дзаке и Тугрикийн-Ширэ затруднительно и литологически, и фаунистически. Находка *Udanoceratops tschizhovi* Kurzanov, 1992 соотносится с близкородственной формой *Zhuchengceratops inexpectus* Xu et al., 2010 из отложений серии ванши в Китае (Шаньдун). Последняя включает также такой джадохтский элемент, как *Pinacosaurus* [sp.] (Ankylosauridae), ряд видов *Nadrosauridae* (лямбеозаврин *Tsintaosaurus spinorhinus* Young, 1958; гадрозаврины *Shantungosaurus giganteus* Hu, 1973 и *Huaxiaosaurus aigahtens* Zhao et al., 2011) и представителя семейства *Ceratopidae* (*Sinoceratops zhuchengensis* Xu et al., 2010). При таком составе фауна ванши имеет промежуточное положение по сравнению с баинширэйнской (поздний коньяк – ранний сантон) и джадохтской (ранний – средний кампан) фаунами. Если так, то фауна Удан-Сайра, не исключено, также является переходной между джабхалантской и джадохтской фаунами в Монголии. По нашим представлениям, она синхронна фауне ванши.

Фауне ванши соответствует ряд находок из формаций Наньсюн (Цзянси) и Цюпа (Хэнань) в Китае, в которых обнаружены наиболее архаичные представители ящеров семейства *Gilmorteiidae* (Lü et al., 2008; Mo et al., 2010). Архаичность указанных находок противоречит маастрихтским датировкам двух названных китайских формаций (Lucas, 2006).

В середине котловины Удан-Сайра расположены останцы красноватого песчаника, которые по составу отличаются от склоновых выходов. Нами не исключена возможность того, что останцы принадлежат переходным отложениям или отложениям низов джадохтской свиты, поскольку в них обнаружен протоцератопид *Protoceratops andrewsi* Granger et Gregory, 1923. Находки сделаны Монголо-Японской палеонтологической экспедицией (Handa et al., 2012).

Кроме авимима, в Удан-Сайре указаны черепахи (*Nanhsiungchelyidae* indet.), рогатые динозавры (протоцератопид *Udanoceratops tschizhovi* Kurzanov, 1992), крокодилы (протозухии *Gobiosuchus parvus* Efimov, 1983 и *Artzosuchus brachycephalus* Efimov, 1983), птицы (*Presbyornithidae* indet., *Ornithurae*) и млекопитающие (метатерий *Asiatherium reshetovi* Trofimov et Szalay, 1994). В местонахождении отмечены также отдельные кости крупных динозавров. Последние, возможно, принадлежат гигантскому орнитоподу (Ивахненко, Курзанов, 1988).

Ящерицы в Удан-Сайре представлены немногочисленными находками и таксонами: *Gilmoreteiidae* gen. indet. (фрагмент посткраниального скелета принадлежит *Gilmoreteiidae* (?*Tianysaurinae* gen. indet.), *Mongolochamopidae* gen. indet. и *Parasaniwidae* (*Gobiderma pulchrum* Borsuk-Bialynicka, 1984). Две первые находки обнаружены ССМПЭ. Их определение сделано предварительно.

Б а и н-Д з а к (Ш а б а р а х-У с у). Местонахождение Баин-Дзак расположено в центре котловины Улан-Нур (Южно-Гобийский аймак, Монголия), примерно в 18 км на северо-восток от сомона Булган. Оно было открыто в 1922 г. Центрально-Азиатской экспедицией американского музея естественной истории (Нью-Йорк), проводившей на местонахождении в течение 1923 и 1925 гг. активные поиски и раскопки. Интерес к Баин-Дзаку продиктован находками неизвестных тогда отдельных яиц и целых кладок динозавров, а также редких и сейчас меловых млекопитающих. Местонахождение знаменито также многочисленными находками черепов и скелетов рогатого динозавра *Protoceratops andrewsi* Granger et Gregory, 1923 (*Protoceratopidae*). В 1946 г. Баин-Дзак исследовала МПЭ АН СССР. Это привело к открытию, кроме скелетов *Protoceratops andrewsi*, посткраниального скелета анкилозавра *Pinacosaurus grangeri* Gilmore, 1933 (*Syrmosaurus viminicaudis* Maleev, 1952). В 1963–1965 гг. на местонахождении работала Польско-Монгольская палеонтологическая экспедиция. С начала 90-х гг. его в течение нескольких сезонов исследовали другие международные палеонтологические экспедиции: Японо-Монгольская и Америка-но-Монгольская.

В Баин-Дзаке вскрыты эрозией отложения джадохтской свиты (Berkey, Morris, 1927), которые в юго-восточной оконечности местонахождения граничат с палеоценовой формацией Гашату (Гашато-Гол). Ряд геологов (Мартинсон, 1973; Мартинсон и др., 1969; Шувалов, 1982, 1994; Shuvalov, 2000) ранее рассматривали ее частью барунгойотской свиты, тогда как польские специалисты обе свиты описали отдельными формациями (Kielan-Jaworowska, 1974; Gradziński et al., 1977; Osmolska, 1980; Gradziński, Jerzykiewicz, 1974a, b; Jerzykiewicz, Russell, 1991).

Геология местонахождения изучена неоднократно (Gradzinski, 1969; Lefeld, 1965, 1971; Девяткин, 1981). Д. Дашзевег и др. (Dashzeveg et al., 2005) породы Баин-Дзака выделили в одноименную пачку, отличную от пачки Тугрикийн-Ширэ (см. далее раздел «Тугрикийн-Ширэ»).

В Баин-Дзаке отмечено 10 фаций, совместная мощность которых составляет около 30 м. Первые три фации слагают основную часть пачки и имеют эоловый генезис: 1 – хорошо сортированный неслоистый

среднезернистый песок красновато-оранжевого цвета мощностью до 14 м (в толще этого слоя вдоль главного склона обнаружено самое большое число остатков динозавров); 2 – плотно сцементированные красноватые коричневые песчаники, мощностью 5–7 м (здесь обнаружены остатки млекопитающих, ящеров и других позвоночных); 3 – слоистые красновато-оранжевые пески с рассеянными песчанистыми конкрециями и известковистыми зернами (до 12 м). Все остальные слои (или их большая часть) связаны с обстановками временных потоков. Они представлены разнообразными по фациальному составу отложениями: серовато-белыми конгломератами с небольшими округлыми известковыми конкрециями и галечными породами в основании; рыхлыми красновато-оранжевыми песками с отдельными небольшими конкрециями; светло-серыми известковыми конгломератами; красновато-оранжевыми монотонными песчаниками; красновато-оранжевыми песками, содержащими округлые конкреции, а также красновато-оранжевыми песчаниками. Кровля пачки Байн-Дзак разрушена, и ее перекрывают четвертичные отложения.

Исходно отложения свиты (формации) датировали началом позднего мела (Berkey, Morris, 1927). Позже польские палеонтологи и геологи по-разному определяли ее возраст: от коньяка – сантона (Gradziński, 1969; Kielan-Jaworowska, 1974) и сантона – кампана (Gradziński et al., 1977) до раннего (Osmolska, 1980) и среднего (Jerzykiewicz, 2000) кампана. Другие авторы указывают на средний кампан (Fox, 1978; Gao, Fox, 1996), конец кампана (Dashzeveg et al., 2005) и даже ранний маастрихт (Lillegraven, McKenna, 1986). А.К. Рождественский (1971) датировал отложения «джадохты» поздним сантоном – ?ранним кампаном. По представлениям советских стратиграфов, барунгойотская свита, включая отложения джадохтской свиты (джадохтский горизонт по: Барсболд, 1983), имеет сантон-кампанский возраст (Shuvalov, 2000). Наши данные показывают, что формирование джадохтских отложений произошло позднее: в первой половине среднего кампана (Алифанов, 2014в).

В комплексе тетрапод Байн-Дзака отмечены черепахи (Nanhsiungchelyidae indet.), крокодилы (*Gobiosuchus kielanae* Osmolska, 1972; Protosuchia; *Shamosuchus djadochtaensis* Mook, 1924; Paralligatoridae) и динозавры многих видов, часть которых описана относительно недавно: *Velociraptor mongoliensis* Osborn, 1924; *Mahakala omnogovae* Turner et al., 2007 (Dromaeosauridae); *Sauromithoides mongoliensis* Osborn, 1924 (Troodontidae); *Oviraptor mongoliensis* Osborn, 1924 (Oviraptoridae); *Pinacosaurus grangeri* Gilmore, 1933 (Ankylosauridae); *Protoceratops andrewsi* Granger et Gregory, 1923; *Bainoceratops efremovi* Terschenko et Alifanov, 2003 (Protoceratopidae); Bagaceratopidae indet. Млекопитающие еще более разнообразны: *Djadochtherium matthewi*, Simpson, 1925; *Sloanbaatar mirabilis* Kielan-Jaworowska, 1970; *Kryptobaatar dashzevegi* Kielan-Jaworowska, 1970; *Catopsbaatar catopsaloides* Kielan-Jaworowska, 1974; *Kamptobaatar kuczynskii* Kielan-Jaworowska, 1970; *Bulganbaatar memegbaataroides* Kielan-Jaworowska, 1974 (Multituberculata); *Deltatheroides cretacicus* Gregory et Simpson, 1926; *Deltatheridium praetribuberculata* Gregory et Simpson, 1926 (Metatheria); *Kennalestes gobiensis* Kielan-Jaworowska, 1969; *Hyotherium dobsoni* Gregory et Simpson, 1926; *Zamlambdalestes lechei* Gregory et Simpson, 1926 (Theria).

Ящерицы представлены многими видами: *Carusia intermedia* Borsuk-Bialynicka, 1985; *Shinisauroides latipalatum* Borsuk-Bialynicka, 1985 (Carusiidae); *Globaura venusta* Borsuk-Bialynicka, 1988 (Globauridae); *Estesia mongoliensis* Norell et al., 1992 (Cherminotidae); *Telmasaurus grangeri* Gilmore, 1943 (Saniwididae); *Bainguis parvus* Borsuk-Bialynicka, 1984 (Anguidae); *Gobekko cretacicus* Borsuk-Bialynicka, 1990 (Gekkonidae); *Conicodontosaurus djadochtaensis* Gilmore, 1943 (Mongolochamopidae); *Gilmoreteius ferrugenous* Gilmore, 1943 (Gilmoreteiidae); *Mimeosaurus crassus* Gilmore, 1943 (Pleurodontagamidae); *Priscagama gobiensis* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984 (Priscagamidae); *Isodontosaurus gracilis* Gilmore, 1943; *Parauromastyx gilmorei* Alifanov, 2004 (Isodontosauridae); *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972 (Adamisauridae).

Тугриккийн-Ширэ (Тугриккийн-Ус, Тугрик). Местонахождение расположено на территории Монголии, в котловине Улан-Нур, в 35 км к северо-западу от Байн-Дзак и в 23 км на северо-запад от сомона Булган. Это вскрытые эрозией обрывы протяженностью в 2.5 км. Тугриккийн-Ширэ обнаружил монгольский палеонтолог Д. Дашзевег в 1963 г. В 1964 г. на местонахождении побывали палеонтологи Б.А. Трофимов и П.К. Чудинов. Его исследовали Совместная советско-монгольская (1969–1974 гг.) и Польско-Монгольская (1970 и 1971 гг.) палеонтологические экспедиции. В 1971 г. в Тугриккийн-Ширэ были выкопаны «сцепившиеся» скелеты протоцератопса и велоцератопра, всемирно известные как «борющиеся динозавры» (Kielan-Jaworowska, Barsbold, 1972; Osmólska, 1993). С начала 90-х годов на местонахождении несколько сезонов провели Японо-Монгольская и Американо-Монгольская палеонтологические экспедиции, собрав новые материалы.

Отложения Тугриккийн-Ширэ содержат фации косослоистых и монотонных светло-серых песков и песчаников. Толща отложений насыщена небольшими карбонатизированными стяжениями. Мощность разреза превышает 50 м. Органические остатки встречаются в песках и песчаниках его средней и верхней частей.

Для джадохтских отложений допускают эоловое накопление в сочетании с последующим размывом (см. например, Jerzykievycz et al., 1993) или обрушением (Dingus et al., 2008). Гипотеза «дюновых полей» конкурирует с гипотезой «сухой дельты» (Твердохлебов, Цыбин, 1974). О донном характере отложений свидетельствуют обнаруживаемые в Тугриккийн-Ширэ остатки ходов илоедов, а также признаки вторичного ожелезнения и карбонатизации, характерные для поверхностей усыхания. В этом случае вертикальные позы рогатых динозавров – следствие проваливания этих ящеров в зыбуну (возможно, из-за сопротивления погружению затылочной части головы, венчающейся широким «воротником»). По В.Ф. Шувалову (1982), джадохтско-барунгойотские отложения имеют Озерный генезис.

Д. Дашзевег и др. (Dashzeveg et al., 2005) выделяют отложения местонахождения в пачку тугриккийн-ширэ в составе джадохтской свиты, которая, как удаётся установить, расположена стратиграфически выше пачки байн-дзак. Основанием для такого подхода являются данные из местонахождений той же котловины, обладающие переходными фациями двух пачек. В

одном из них – Цонж (расположено приблизительно в 10 км на юго-восток от Баин-Дзака) – представлены линзы компактного коричневого аргиллита, как в верхах пачки баин-дзак. Аргиллиты лежат ниже желтовато- и светло-серых песков и песчаников, характерных для пачки тугрикийн-ширэ. Из отложений Цонжа известен «эдмонтозавр» *Plesiohadros djadokhtaensis* Tsogtbaatar et al., 2014.

Пачка тугрикийн-ширэ – терминальная для джадохтской свиты. Несколько более поздний возраст нами установлен для формации Баян-Мандаху (Внутренняя Монголия, Китай). Об этом свидетельствует комплекс рогатых динозавров (архаичный багацератопид *Magnirostris dodsoni* You et Dong, 2003 и продвинутый протоцератопид *Protoceratops hellenikorhinus* Lambert et al., 2001). В свою очередь, формирование отложений Баян-Мандаху предшествовало началу образования барунгойотской свиты. По составу ассоциация ящериц местонахождения близка к джадохтской свите, судя по находке рода *Bainguis parvus* Borsuk-Bialynicka, 1984 (*Anguidae*).

Основу комплекса позвоночных Тугрикий-Ширэ составляют динозавры *Velociraptor mongoliensis* Osborn, 1924 (*Dromaeosauridae*); *Archaeornithoides deniosauriscus* Elzanowski et Wellnofer, 1992 (*Troodontidae*); *Protoceratops andrewsi* Granger et Gregory, 1923 (*Protoceratopidae*); *Shuvuuia deserti* Chiappe et al., 1998 (*Alvarezsauridae*). Млекопитающие представлены следующими видами: *Kryptobaatar dashzevegi* Kielan-Jaworowska, 1970; *Djadochtherium matthewi* Simpson, 1925 (*Multituberculata*); *Kennalestes gobiensis* Kielan-Jaworowska, 1969; *Zalambdalestes lechei* Gregory et Simpson, 1926 (*Eutheria*).

Ящерицы включают *Cherminotus longifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984 (*Cherminotidae*); *Zapsosaurus sceliphros* Gao et Norell, 2000 (*Phrynosomatidae*); *Temujinia ellisoni* Gao et Norell, 2000 (*Temudjiniidae*); *Dzhadochthosaurus giganteus* Alifanov, 1993; *Gurvansaurus potissimus* Alifanov, 1993 (*Mongolochamopidae*); *Flavigama dzerzhinskii* Alifanov, 1989 (*Priscagamidae*); *Pseudomimeosaurus tugrikinensis* Alifanov, 1989 (*Gladidenagamidae* fam. nov.); *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972 (*Adamisauridae*); *Isodontosaurus gracilis* Gilmore, 1943 (*Isodontosauridae*).

Х у л ь с а н. Местонахождение расположено в южной Монголии близ восточной оконечности южного склона хребта Нэмэгэту, в 5 км западнее местонахождения Нэмэгэту. Хульсан открыла МПЭ АН СССР. И.А. Ефремов (1962) охарактеризовал отложения местонахождения «красной немой толщей» (по личным наблюдениям автора, максимальная частота находок соответствует средней и нижней части разреза; вероятно, участники экспедиции обследовали отложения выше по разрезу, где насыщенность остатками резко падает). Затем в 1964 и 1965 гг., а также в 1970 и 1971 гг. сборы на обнажениях Хульсана проводила Польско-Монгольская палеонтологическая экспедиция. В 1989, 1992, 1999, 2003 гг. на местонахождении плодотворно работал отряд ССМПЭ (СРМПЭ), с участием или под руководством автора данной работы. Позднее другие международные экспедиции также посещали Хульсан.

Отложения Хульсана, как и другие барунгойотские местонахождения, подробно описаны польскими специалистами (Gradziński et al., 1968; Gradziński, 1969; Gradziński, Jerzykiewicz, 1972, 1974a, b; Gradziński

et al., 1977). Интерес в данном случае проявлен в связи с находками в красноцветах Монголии остатков меловых млекопитающих и в попытке соотнести литологические и палеонтологические данные барунгойотской свиты с данными по джадохтской свите в местонахождении Баин-Дзак.

Барунгойотская свита представлена в Хульсане красноватыми мелкозернистыми песчаниками с прослоями красно-коричневых алевролитов. В толще основной породы может быть выражена слоистость: прямая и наклонная (обычна для тонких фаций песчаника). Песчаники слабо сцементированы и нередко содержат небольшие белые карбонатизированные конкреции. Пласты алевролита достигают мощности до 50 см и обычно выклиниваются на протяжении нескольких десятков метров. Максимальная мощность отложений составляет 25 м.

Возраст барунгойотских отложений определялся ранним сантоном (Алифанов, 2000), сантоном – кампаном (Kielan-Jaworowska, 1974), кампаном вообще (Khand et al., 2000), ранним (Барсболд, 1983), средним (Gradziński et al., 1977; Fox, 1978; Jerzykiewicz, 2000) и поздним (Gradziński, 1969; Gradziński, Jerzykiewicz, 1974a, b; Osmólska, 1980; Gao, Fox, 1996) кампаном. От датирования барунгойотских отложений зависит и датирование нэмэгэтинской свиты, которая в пределах Нэмэгэтинской котловины и прилегающих к ней с запада районов согласно или с наличием переходных фаций обычно перекрывает барунгойотские слои. Нами (Алифанов, 2003, 2005, 2008) отмечено преобладание в барунгойотских отложениях рогатых динозавров семейства Bagaceratoridae, филогенетически несомненно близких к Protoceratopidae. Семейство Bagaceratoridae обнаружено не только в «барунгойоте», но и в «джадохте» Монголии (Терещенко, 2001, 2007; Терещенко, Алифанов, 2003). Находки этого семейства отмечены в формации Баян-Мандаху (*Bagaceratops* sp.; *Magnirostris dodsoni* You et Dong, 2003) в Китае (Внутренняя Монголия). В Северной Америке они известны из формации Милк-Ривер (Baszjo, 1997, табл. IX, фиг. 117, 118: «Protoceratopsidae B») в Канаде. Семейство открыто (Ösi et al., 2010) в сантоне Европы.

Значение имеет барунгойотско-нэмэгэтинская граница. По нашим данным, она маркирует рубеж, разделяющий палеофлористические и тетраподные комплексы на разные этапы. В одном из них доминируют остатки голосеменных растений и рогатых динозавров, а во втором – покрытосеменных растений и утконосых динозавров. Многочисленные яйца барунгойотских птиц и динозавров в более поздних по возрасту отложениях отсутствуют. Примечательно наличие в барунгойотских и нэмэгэтинских отложениях отпечатков платановидных листьев (Макулбеков, 2004). Нами возраст свиты определен второй половиной среднего кампана (Алифанов, 2014в).

Из местонахождения описана серия видов динозавров: *Hulsanpes perlei* Osmolska, 1982 (Deinonychosauria); *Velociraptor mongoliensis* Osborn, 1924 (Dromaeosauridae); *Parvicursor remotus* Karhu et Rautian, 1996 (Parvicursoridae); *Tylocephale gilmorei* Maryanska et Osmolska, 1974 (Pachycephalosauridae); *Tarchia gigantea* (Maleev, 1956); *Saichania chulsanensis* Maryanska, 1977 (Ankylosauridae); *Breviceratops kozlowskii* (Maryanska et

Osmolska, 1975); *Lamaceratops terschenkoi* Alifanov, 2003 (Bagaceratopidae). В Хульсане также представлены остатки черепахи (*Nanhsiungchelidae*: *Zangerlia testudinimorpha* Mlynarski, 1972, nomen dubium), яйца динозавров (завропод, рогатых динозавров и теропод), а также остатки птиц (энанциорнис *Gobipteryx minuta* Elzhanovski, 1974) и млекопитающих: *Catopsbaatar catopsaloides* Kielan-Jaworowska, 1974; *Chulsanbaatar vulgaris* Kielan-Jaworowska, 1974 (*Multituberculata*); *Asioryctes nemegetensis* Kielan-Jaworowska, 1975 и *Barunlestes butleri* Kielan-Jaworowska, 1975 (Theria).

Ящерицы очень многочисленны и часто имеют хорошую сохранность: *Slavoia darevskii* Sulimski, 1984 (*Slavoiidae*); *Eoxanta lacertifrons* Borsuk-Bialynicka, 1988 (*Eoxantidae*); *Globaura venusta* Borsuk-Bialynicka, 1988 (*Globauridae*); *Shinisauroides latipalatum* Borsuk-Bialynicka, 1985 (*Carusiidae*); *Estesia mongoliensis* Norell et al., 1992 (*Cherminotidae*); *Saniwides mongoliensis* Borsuk-Bialynicka, 1984; *Telmasaurus bialynickae* Alifanov, 2012 (*Saniwididae*); *Gobiderma pulchrum* Borsuk-Bialynicka, 1984; *Parviderma inexactum* Borsuk-Bialynicka, 1984; *Proplatynotia longirostrata* Borsuk-Bialynicka, 1984 (*Parasaniwidae*); *Paravaranus angustifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984 (*Paravaranidae*); *Igua minuta* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 (*Phrynosomatidae*); *Polrussia mongoliensis* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991 (*Polrussiidae*); *Macrocephaleon chulsanensis* (Sulimski, 1975); *Alticephalosaurus gilmorei* (Sulimski, 1975); *Gobileon emersoculatus* Alifanov, 2000 (*Gilmoreteiidae*); *Cherminosaurus tereschenkoi* Alifanov, 2000 (*Cherminosauridae*); *Barungoia vasta* Alifanov, 1993; *Gobinatus arenosus* Alifanov, 1993; *Gurvansaurus canaliculatus* Alifanov, 1993 (*Mongolochamopidae*); *Pyramicephalosaurus cherminicus* Alifanov, 1988 (*Pyramicephalosauridae*); *Priscagama gobiensis* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; *Phrynosomimus asper* Alifanov, 1996 (*Priscagamidae*); *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972 (*Adamisauridae*); *Stenomastax parva* Gao et Norell, 2000 (*Isodontosauridae*).

У х а а-Т о л г о д. Местонахождение расположено в южной Монголии у подножия юго-восточной оконечности кряжа Гильбенту (Нэмэгэтинская котловина). Оно обнаружено в 1993 г. Монголо-Американской палеонтологической экспедицией. Судя по широкому распространению барунгойотских краснецветов в Нэмэгэтинской котловине и за ее пределами, отложения Ухаа-Толгод также относятся к барунгойотской свите. Однако американские авторы, опираясь на литологические и седиментологические данные, изменили первоначальную точку зрения и допускают принадлежность отложений к пачке баин-дзак (Dingus et al., 2008), т. е. сопоставляют их с нижней частью джадохтской свиты. При этом типичный для Баин-Дзака динозавр *Protoceratops andrewsi* Granger et Gregory, 1923 (*Protoceratopidae*) в Ухаа-Толгод не представлен (предварительные определения конкретными материалами пока не подтверждены). Нет объяснения отсутствию в Нэмэгэтинской котловине более молодых пачек джадохтской свиты. Неясным остается вопрос о том, как соотносятся друг с другом барунгойотская и джадохтская свиты (формации).

Данные по ископаемым находкам не содержат четко установленных специфических элементов для двух сравниваемых свит. Маркером для барунгойотских отложений может служить, например, сцинкоморфная

ящерица *Slavoia darevskii* Sulimski, 1984 (Slavoiiidae), довольно часто встречающаяся в Хульсане, Хермин-Цаве и Нэмэгэту, но отсутствующая в Баин-Дзаке. Окончательно проблема возраста отложений местонахождения будет решена вместе с данными о разнообразии рогатых динозавров (для барунгойотских отложений характерны представители семейства *Bagaceratoripidae*), которые в Ухаа-Тологод пока не установлены. Возможно, что отложения обсуждаемого местонахождения относятся к низам барунгойотской свиты.

В Ухаа-Толгод отмечено пять лито-седиментологических фаций: 1 – отчетливо косошлойчатый красно-оранжевый крупнозернистый песчаник с мелкозернистой структурой; 2 – переслаивание красно-оранжевого и оранжево-розового песчаника с включением карбонатных стяжений, 3 – монотонный песчаник с редким включением галек и с линзами зеленовато-коричневых конгломератов (содержит основную часть находок позвоночных), 4 – конгломераты, 5 – ограниченно простирающиеся коричневые аргиллиты и алевролиты. Мощность разреза – 75 м.

Местонахождение характеризуется необычно высокой концентрацией остатков млекопитающих и пресмыкающихся. В нем также открыты яйца и кладки овирапторид, иногда вместе со скелетами самок в позе насиживания (Norell et al., 1995; Clark et al., 1999) и первый известный эмбрион динозавратеропода (Norell et al., 1994).

Позвоночные представлены черепаками (*Nanhsiungchelidae*: *Zangerlia ukhaachelys* Joyce et Norell, 2005), динозаврами (*Protoceratopidae*: ?*Protoceratops andrewsi* Granger et Gregory, 1923; *Ankylosauridae*: *Pinacosaurus grangeri* Gilmore, 1933; *Troodontidae*: *Byronosaurus jaffei* Norell et al., 2000; *Oviraptoridae*: *Khaan mckennai* Clark et al., 2001; *Citipati osmolskae* Clark et al., 2001; *Parvicursoridae*: *Shuvuuvia deserti* Chiappe et al., 1998; *Kol ghuvu* Turner et al., 2009; *Dromaeosauridae*: *Tsaagan mangas* Norell et al., 2006; *Velociraptor mongoliensis* Osborn, 1924; *Ornithomimosauria* indet.; ?*Tyrannosauridae* indet.), птицами (*Enantiornithes*: *Gobipteryx minuta* Chiappe et al., 2001; *Ornithurae*: *Apsaravis ukhaana* Norell et al., 2001) и млекопитающими (*Multituberculata*: *Djadochtatherium matthewi* Simpson, 1925; *Kryptobaatar dashzevegi* Kielan-Jaworowska, 1970; *Tombaatar sabuli* Rougier et al., 1997; *Nemegtbaatar cf. gobiensis* Kielan-Jaworowska, 1974; *Chulsanbaatar cf. vulgaris* Kielan-Jaworowska, 1974; *Metatheria*: *Deltatheridium pretrituberculare* Gregory et Simpson, 1926; *Eutheria*: *Zalambdalestes lechei* Gregory et Simpson, 1926; *Maelestes gobiensis* Wible et al., 2007; *Ukhaatherium nessovi* Novacek et al., 1997).

Список ящериц (более 1000 экз.) включает серию видов: *Eoxanta lacertifrons* Borsuk-Bialynicka, 1988 (*Eoxantidae*); *Slavoia darevskii* Sulimski, 1984; *Hymenosaurus clarki* Gao et Norell, 2000 (*Slavoiiidae*); *Globaura venusta* Borsuk-Bialynicka, 1988 (*Globauridae*); *Carusia intermedia* Borsuk-Bialynicka, 1985; *Shinisauroides latipalatum* Borsuk-Bialynicka, 1985 (*Carusiidae*); *Myrmecodaptria microphagosa* Gao et Norell, 2000 (*Ardeosauridae*); *Parmeosaurus scutatus* Gao et Norell, 2000 (*Paramacellodidae*); *Gobiderma pulchrum* Borsuk-Bialynicka, 1984 (*Parasaniwidae*); *Cherminotus longifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984; *Estesia mongoliensis* Norell et al., 1992; *Aiolosaurus oriens* Gao et Norell, 2000 (*Cherminotidae*); *Temujinia ellisoni* Gao et Norell,

2000 (Temujiniidae); *Gobinatus arenosus* Alifanov, 1993 (Mongolochamopidae); *Gilmoreteius* sp. (*Gilmoreteiidae*); *Tchingisaurus multivagus* Alifanov, 1993 (*Pyramicephalosauridae*); *Mimeosaurus crassus* Gilmore, 1943 (*Gladidenagamidae* fam. nov.); *Priscagama gobiensis* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; *Phrynosomimus asper* Alifanov, 1996 (*Priscagamidae*); *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972 (*Adamisauridae*); *Isodontosaurus gracilis* Gilmore, 1943 (*Isodontosauridae*).

Х о л б о т (З о с). Местонахождение расположено в южной Монголии, близ восточной оконечности хребта Гильбенту (Нэмэгэтинская котловина), в 6 км северо-западнее и гипсометрически выше местонахождения Ухаа-Толгод. Оно представляет собой каньон, ориентированный в северо-южном направлении. Открыто отрядом ССМПЭ, которому находок сделать не удалось. В 1992 г. Холбот исследовала Монголо-Американская палеонтологическая экспедиция, использующая для него другое название – «Зос».

Отложения Холбота интерпретируют как стратиграфически более древние, чем в местонахождении Ухаа-Толгод (Pol, Norell, 2004). Однако, судя по представленному описанию, они могут соответствовать переходным фациям между барунгойотской и нэмэгэтинской свитами (описаны в местонахождении Нэмэгэту: Gradziński et al., 1969; Gradziński, Jerzykiewicz, 1972, 1974a, b; Шувалов, 1982). Иначе говоря, слои местонахождения Холбот залегают стратиграфически выше, чем в Ухаа-Толгод.

В верхней части разреза Холбота отложения имеют красный цвет, где обнаружены остатки млекопитающего («желестида»), ящериц (без идентификации таксонов), динозавров (?*Protoceratops* sp.) и динозавровые яйца. Ниже по разрезу представлены слои плохо сортированных или окатанных русловых песков и гравия белого цвета, напоминающих отложения нэмэгэтинской свиты. Из них происходят остатки крупных динозавров (гадрозавры, завроподы, тероподы) и черепах. Встречается также окаменевшая древесина. Стратиграфически ниже снова выражен слой красных отложений с остатками динозавров (дромеозавриды, рогатые динозавры), крокодилов-протозухий (*Zosuchus davidsoni* Pol et Norell, 2004) и ящериц (*Stenomastax parva* Gao et Norell, 2000; *Pleurodontagamidae*).

Н э м э г э т у. Местонахождение Нэмэгэту (южная Монголия) расположено у подножия восточной оконечности южного склона одноименного хребта, который является одним из кряжей, окаймляющих северный край Нэмэгэтинской котловины. Нэмэгэту открыла в 1946 г. и раскапывала в 1948 и 1949 гг. МПЭ АН СССР. В 1964 и 1965 гг. местонахождение изучала Польско-Монгольская палеонтологическая экспедиция. Геологические и стратиграфические исследования позволили выделить две представленные в общем разрезе свиты: нэмэгэтинскую и барунгойотскую (Мартинсон и др., 1969). При этом для барунгойотской свиты отмечен кампанский возраст, а для нэмэгэтинской – кампан-маастрихтский. Позднее датировки часто обсуждали и корректировали.

Территория местонахождения составляет примерно 15 кв. км. Она изрезана сетью сухих русел (общее направление – юго-восток), формирующих многочисленные ущелья, иногда глубиной до 45–50 м. Общая мощность верхнемеловых отложений – примерно 85 м. Выше залегают палеоценовые отложения.

Отложения барунгойотской свиты («красная толща») состоят главным образом из мелкозернистых песчаников. Они составляют пласты толщиной от нескольких сантиметров до нескольких (не более трех) метров. Слои разделены прослоями аргиллитов. Песчаники имеют красно-оранжевый цвет (в отличие от красно-коричневого тона аргиллитов) и часто формируют вертикальные стенки ущелий. Барунгойотские отложения приурочены к более южной и юго-восточной частям местонахождения. Их мощность – примерно 50 м.

Нэмэгэтинскую свиту («белая толща») составляют желтоватые, мелко- и среднезернистые пески и алевролиты, а также пласты красных аргиллитов, иногда с включением конгломератов и карбонатизированных конкреций. Обычно отложения имеют слоистое строение. В обрывах центральной части местонахождения местами выражена толща, в которой перемежаются характерные для барунгойотских и нэмэгэтинских отложений фации.

В отложениях нэмэгэтинской свиты обнаружены остатки гадрозаврида *Saurolophus angustirostris* Rozhdestvensky, 1968 (лучшие находки происходят из местонахождения Алтан-Ула II) и тираннозаврида *Tarbosaurus bataar* Maleev, 1955. Дополнительное внимание к этому местонахождению привлекли находки объемных отпечатков следов динозавров нескольких групп, некоторые из которых достигают 80 см в длину (Currie et al., 2003). Большая часть следов принадлежит гадрозавридам (возможно, *S. angustirostris*), а некоторые – крупным тираннозавридам (предположительно *T. bataar*) и завроподам (*Nemegtosaurus mongoliensis* Nowinski, 1971 или *Opisthocoeleicaudia skarzynskii* Borsuk-Bialynicka, 1977; оба вида известны из Алтан-Улы).

В красноцветях Нэмэгэту найдены млекопитающие: мультитуберкулят *Chulsanbaatar vulgaris* Kielan-Jaworowska, 1974 и терий *Asioryctes nemegetensis* Kielan-Jaworowska, 1975.

Ящерицы обнаружены в юго-восточной части местонахождения, в обнажениях барунгойотской свиты. Они представлены семействами *Slavoiiidae* (*Slavoia darevskii* Sulimski, 1984); *Carusiidae* (*Shinisauroides latipalatum* Borsuk-Bialynicka, 1985); *Globauridae* (*Globaura venusta* Borsuk-Bialynicka, 1988); *Gilmoretidae* (*Macrocephaleon chulsanensis* Sulimski, 1975); *Adamisauridae* (*Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972).

Х е р м и н-Ц а в. Местонахождение находится на юго-западе Нэмэгэтинской котловины в южной Монголии, в 60 км к западу от родника Наран-Булак и в 30 км юго-восточнее горы Онгон-Улан-Ула. Открыто ССМПЭ в 1969 г. В 1971 г. Хермин-Цав подробно исследовала Польско-Монгольская палеонтологическая экспедиция, а затем разные отряды ССМПЭ и СРМПЭ (в том числе при участии/под руководством автора). Его посещали и другие международные отряды.

Отложения Хермин-Цава состоят главным образом из двух крупных литологических и лежащих горизонтально комплексов: 1 – красная нижняя толща (барунгойотская свита; формирует южную оконечность выходов); 2 – белая толща (нэмэгэтинская свита; составляет основную часть местонахождения в его центральной и северо-восточной части). Общая мощность видимого разреза составляет около 100 м. Для Хермин-Цава

в основании барунгойотской свиты допускают наличие отложений баинширэнинской свиты (Шувалов, Чхиквадзе, 1975), что аргументами не подкреплено.

Видимая мощность барунгойотской свиты достигает примерно 50 м. В основании разреза залегают красно-бурые песчаники с единичными прослоями коричнево-бурых глин и мергелистыми конкрециями. Основную часть толщи составляют буровато-серые, красные или оранжевые песчаники, с прослоями гравелитов и плотных песчаников (в ней чаще всего встречаются органические остатки). Верхняя часть разреза сложена коричневатобурыми песчаниками с прослоями глин, гравелитов и конгломератов.

Земноводные представлены бесхвостыми формами: *Gobiates kermeentsavi* Spinar et Tatarinovi, 1986; *G. leptokoptus* (Borsuk-Bialynicka, 1978); *Cretasalia tsibini* Gubin, 1999. Среди динозавров отмечены *Conchoraptor gracilis* Barsbold, 1986 (Oviraptoridae), *Ceratonyckus oculatus* Alifanov et Barsbold, 2009 (Alvarezsauridae); *Tarchia gigantea* (Maleev, 1956); *Saichania chulsanensis* Maryanska, 1977 (Ankylosauridae); *Bagaceratops rozhdestvenskyi* Maryanska et Osmolska, 1975; *Platyceratops tatarinovi* Alifanov, 2003, *Gobiceratops minutus* Alifanov 2008 (Bagaceratopidae). В составе птиц указан *Nanatius valifanovi* Kurochkin, 1996 (Enantiornithes), а в составе млекопитающих – *Nemegtbaatar gobiensis* Kielan-Jaworowska, 1974; *Chulsanbaatar vulgaris* Kielan-Jaworowska, 1974; *Nesovbaatar multicosatus* Kielan-Jaworowska et Hurum, 1997 (Multituberculata) и *Asioryctes nemegetensis* Kielan-Jaworowska, 1975 (Theria). В отложениях барунгойотских красноцветов также обнаружены скорлупа и яйца динозавров и птиц.

Находки барунгойотских ящериц многочисленны: *Slavoia darevskii* Sulimski, 1984 (Slavoiiidae); *Eoxanta lacertifrons* Borsuk-Bialynicka, 1988 (Eoxantidae); *Globaura venusta* Borsuk-Bialynicka, 1988 (Globauridae); *Carusia intermedia* (Borsuk-Bialynicka, 1985); *Shinisauroides latipalatum* Borsuk-Bialynicka, 1985 (Carusiidae); *Gobiderma pulchrum* Borsuk-Bialynicka, 1984 (Parasaniwidae); *Cherminotus longifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984; *Estesia mongoliensis* Norell et al., 1992 (Cherminotidae); *Paravaranus angustifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984 (Paravaranidae); *Mongolochamops reshetovi* Alifanov, 1988; *Altanteius facilis* (Alifanov, 1988); *Cyclurasia multidentata* Alifanov, 2000; *Gobinatus arenosus* Alifanov, 1993; *Parameiva oculea* Alifanov, 1993; *Prodentia ministra* Alifanov, 1993 (Mongolochamopidae); *Pyramicephalosaurus cherminicus* Alifanov, 1988; *Tchingisaurus multivagus* Alifanov, 1993 (Pyramicephalosauridae); *Gilmoreteius sulimskii* (Alifanov, 2000); *Aprisaurus bidentatus* Alifanov, 2000; *Darchansaurus estesi* Sulimski, 1975; *Tuberocephalosaurus pompabilis* Alifanov, 2000; *Alticephalosaurus gilmorei* (Sulimski, 1975); *Gobileon emersoculatus* Alifanov, 2000 (Gilmoreteiidae); *Cherminsaurus kozlowskii* Sulimski, 1975; *Campedosaurus sulcularis* Alifanov, 2000; *Erdenetosaurus robinsonae* Sulimski, 1975 (Cherminsauridae); *Priscagama gobiensis* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984; *Chamaeleognathus iordanskyi* Alifanov, 1996; *Cretagama bialynickae* Alifanov, 1996; *Morunasius modestus* Alifanov, 1996; *Phrynosomimus asper* Alifanov, 1996 (Priscagamidae); *Pleurodontagama aenigmatodes* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984 (Pleurodontagamidae); *Gladidenagama semiplena* Alifanov, 1996 (Gladidenagamidae fam. nov.); *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972 (Adamisauridae).

Г у р и л и й н-Ц а в. Местонахождение открыто отрядом ССМПЭ в 15 км севернее западной оконечности хребта Алтан-Ула почти на границе с Баян-Хонгорским аймаком (Монголия). Его не раз исследовали в 70-х гг. прошлого века. Обнажения открываются на юг подковообразно (с радиусом по хорде 1.5 км) и полого спускаются в неглубокую котловину, которая тянется вдоль северного склона Алтан-Улы.

В разрезе Гурилийн-Цава обнажается согласное залегание барунгойотской и нэмэгэтинской свит. Последняя слагает основную часть урочища, достигая мощности почти 100 м. Низы свиты представлены буровато-серыми песчаниками с прослоями зеленовато-серых и коричнево-бурых глин и гравелитов. В них отмечены характерные для нэмэгэтинских отложений пресноводные моллюски и остатки черепях нескольких групп (Lindholmemydidae, Mongolemys sp., Trionychidae: Шувалов, Чхиквадзе, 1975). Выше по разрезу развито переслаивание зеленых, серых и красных глин с прослоями мергелей, песка и песчаника. В гравелитах и песчаниках встречаются остатки динозавров, а в песчаных глинах и песках – ящериц (Mongolochamoridae gen. indet.; добыты методом промывки породы в 1991 г.) и птиц (энанциорнис *Gurilynia nessovi* Kurochkin, 1999). Еще выше расположены желтовато-бурые, зеленовато-серые и красновато-бурые песчаники с прослоями песчаных глин, перекрытые пачкой из переслаивающихся пестроцветных глин, гравелитов и песчаников. В линзах серого песка в местонахождении найдены остатки находок ящериц семейства Parasaniwidae gen. nov.

Нэмэгэтинская свита, сопоставимая по комплексу динозавров (лучше всего известного из местонахождений Бугийн-Цав, Алтан-Ула I–IV, Хермин-Цав, Цаган-Хушу, откуда описаны многие виды завропод, тираннозавров, орнитомимозавров, овирапторозавров, дейнонихозавров, троодонтий, сегнозавров, орнитопод, пахицефалозавров и анкилозавров) с комплексами динозавров Северной Америки, датирована противоречиво. Для нее указывают следующие варианты возраста: рубеж кампана и маастрихта (Kielan-Jaworowska, 1974; Gradziński et al., 1977; Барсболд, 1983; Fox, 1978; Jerzykiewicz, 2000), ранний маастрихт (Gao, Fox, 1996) и маастрихт (Мартинсон и др., 1969; Мартинсон, 1973; Osmólska, 1980; Khand et al., 2000; Shuvalov, 2000). Подобные датировки игнорируют сходство комплекса нэмэгэтинских динозавров с комплексами не только раннего или всего маастрихта, но и позднего кампана Северной Америки. Если учесть в целом среднекампанский возраст джадохтских и барунгойотских отложений, то граница сопрягающихся барунгойотской и нэмэгэтинской свит может соответствовать по возрасту позднему кампану (Алифанов, 2014в). Нэмэгэтинская свита, с нашей точки зрения, синхронна верхнекампанской формации Олдмэн в Канаде.

Следует также учесть, что несомненные маастрихтские отложения имеют место в Приамурье. Они представлены удурчуканской свитой в России и формацией Юйлянцзы в Китае, в которых обнаружены остатки динозавров, с преобладанием среди них гадрозаврид (см. главу IV). Однако последнюю фауну нельзя признать одновозрастной нэмэгэтинской, поскольку она резко отличается по составу. В частности, удурчуканская фауна включает

анкилозавра из семейства *Nodosauridae*, не известного в Монголии (Туманова и др., 2003, 2004). Отметим, что в районе местонахождения Кундур удурчуканские отложения залегают выше кампанской по возрасту и немой по позвоночным кундурской свиты. Вероятно, именно последняя синхронна нэмэгэтинской свите в южной Монголии.

Ц а г а н - Х у ш у I. Местонахождение открыто на территории южной Монголии в 1948 г. МПЭ АН СССР в центре Нэмэгэтинской котловины (6 км к западу от родника Наран-Булак). Меловые отложения в Цаган-Хушу представлены нэмэгэтинской свитой. Здесь она выходит на поверхность вместе с палеогеновыми отложениями, широко развитыми на северо-западной оконечности местонахождения (видимый контакт двух слоев имеет протяженность в 2,5 км).

Меловые отложения Цаган-Хушу представлены в основном алевролитами, аргиллитами и песками. Реже выражены маломощные пласты песчаников и конгломератов. Пески обычно мелкозернистые, часто обладают выраженной слоистостью и показывают различные оттенки серых, желтых и красных тонов. Толщина отдельных пластов достигает нескольких метров. Крупнозернистые пески содержат конкреции из аргиллита и алевролита, а также известковистые включения. Местами пески фациально переходят в тонкие пласты песчаника. Аргиллиты (красные, оливковые, голубые или зеленые) включают известковистые зерна (до 12 мм в длину) и формируют пласты толщиной от нескольких сантиметров до 1,5 м.

Остатки позвоночных в Цаган-Хушу найдены в песчаных слоях. Нередко многочисленные полные панцири черепах происходят из алевритистых песков. В отложениях Цаган-Хушу обнаружены остатки крокодилов (*Shamosuchus ulanicus* Efimov, 1983), птиц (*Ornithurae*, включая *Nesperornithidae* indet.) и динозавров. Последние принадлежат нескольким видам теропод: тираннозавридам *Alioramus altaï* Brussate et al., 2009, *Maleevosaurus novoijilovi* (Maleev, 1955), *Tarbosaurus bataar* (Maleev, 1955) и орнитомимозавриду *Gallimimus bullatus* Osmolska et al., 1972.

Ящерицы представлены единственной находкой зубной кости, определяемой нами как *Leptochamops* sp. (*Tupinambidae*).

Палеоген

(Рис. 152, 154)

Д ж и л г а. Местонахождение приурочено к песчаному карьере (свита не указана; верхний палеоцен – нижний эоцен), расположенному в 10 км на северо-запад от железнодорожной станции Джилга, Приташкентские Чули (Чимкентская обл., южный Казахстан). Местонахождение открыл в 1977 г. Л.А. Несов.

Верхний слой (Джилга 1б) формируют белые пески мощностью до 12 м (ранний эоцен). В них обнаружены остатки морских змей (*Nessovophis zhyлга* Averianov, 1997), птиц (*Pseudodontornis tshulensis* Averianov et al., 1991; *Pelagornithidae*) и млекопитающих (*Artiodactyla*). Нижняя часть разреза, состоящая из полуметрового слоя светло-желтых песков, датируется позднейшим палеоценом (Джилга 1а). В этом слое известны остатки



Рис. 154. Основные местонахождения палеогеновых ящериц Монголии.

растений, рыб, морской змеи *Vialovophis zhytan* Nesson, 1984, черепах (Cheloniidae, Emydidae, Testudinidae, Trionychidae: Несов, Удовиченко, 1988; Averianov, 1997), крокодилов (*Ferganosuchus planus* Efimov, 1982), хористодер (cf. *Simoedosaurus* sp.) и многочисленных млекопитающих (нотонгуляты, цимолесты, миксодонты, архаичные насекомоядные и грызуны).

Находка единственной ящерицы («*Tinosaurus*» *postremus* Averianov, 2001) происходит из нижней части разреза местонахождения.

А н д а р а к II. Овраг Гор в 3 км к северо-востоку от кишлака Андарак (Кыргызстан, Баткентская обл., Ляйлякский район). Известно также местонахождение Андарак I, расположенное юго-восточнее с. Андарак. Андарак II открыл А.К. Рождественский в 1969 г. Сочетание раковин устриц, хрящевых и костных рыб позволяет соотнести отложения Андарака II и распространенные в Ферганской впадине отложения нижней части алайского яруса (Геккер и др., 1962а, б; Аверьянов, Удовиченко, 1993). Ныне возраст отложений датируется концом раннего эоцена. В 1975 г. экспедиция Палеонтологического института АН СССР собрала здесь остатки наземных позвоночных. В Андараке исключительно обильны млекопитающие: мелкие (насекомоядные, грызуны и зайцеобразные), копытные (тапиры, носороги, аминокоты, халикотерии, непарнопалые) и хищные (креодонты).

Ящерицы представлены фрагментарными находками *Varanidae* (?*Saniwa* sp.; Averianov, Danilov, 1997), а также *Uromastycidae* indet. и *Changjiangosauridae* indet. (определение автора), но не *Agamidae*, как предполагалось исходно (Averianov, Danilov, 1996). Для Андарака отмечено семейство *Lacertidae* (Зерова, Чхиквадзе, 1984), однако это – предварительное определение, которое более поздних подтверждений не имеет.

Ц а г а н - С а й р. Местонахождение расположено в пределах Нэмэгэтинской впадины (Южно-Гобийский аймак, Монголия), в 6 км к западу от родника

Наран-Булак в урочище Цаган-Хушу. Здесь серия палеогеновых отложений протягивается вдоль западной части котловины с запада на восток. В Цаган-Хушу представлены две пачки: жигден (верхний палеоцен) и бумбан (нижний эоцен) свиты наран. Их выходам придается значение отдельных местонахождений: Цаган-Сайр и Цаган-Хушу II.

Пачка жигден представлена делювиально-пролювиальным комплексом, перекрывающим нэмэгэтинскую свиту. Ее мощность колеблется от 5 до 17 м. В Цаган-Сайре материал собран на восточном склоне Цаган-Хушу вдоль сухого русла реки по названию местонахождения, где в течение нескольких лет производил раскопочные работы Южно-Гобийский отряд ССМПЭ (1973, 1976–1980, 1982–1983 гг.) под руководством В.Ю. Решетова. Многочисленные остатки позднепалеоценовых тетрапод приурочены к розовато-красным алевритам в кровле пачки. Среди млекопитающих отмечены мультитуберкуляты, насекомоядные, анагалиды, неполнозубые, миксоноты, архачные грызуны, нотоунгуляты, пантодонты и диноцераты.

Ящеры относятся к представителям семейств Changjiangosauridae, Agamidae и Parasaniwidae (Tsaganosaurus nemegetensis Alifanov, 2018).

Ц а г а н-Х у ш у II. Местонахождение расположено вблизи Цаган-Сайра. Слагающая его пачка бумбан имеет Озерно-такырный и Озерно-пролювиальный генезис. Возраст соответствует раннему эоцену. В Цаган-Хушу II обнаружены черепахи (Linholmemididae, Trionychidae, Emydidae, Testudinidae), крокодилы (Tsaganosuchus infansis Efimov, 1983), птицы (Galliformes, Presbiornitidae, Strigiformes, Haradriiformes, Pelicaniformes, Anseriformes) и многочисленные млекопитающие: насекомоядные, миксоноты, грызуны, ранние зайцеобразные, приматы, креодонты, нотоунгуляты, кондилартры, диноцераты, парно- и непарнокопытные.

Ящеры представлены семействами Uromastycidae (Pseudotinosaurus sp.), Glyptosauridae (Melanosaurinae gen. indet.) и Varanidae (Saniwa cf. paucidens).

Х а й ч и н - У л а II. Серия раннекайнозойских местонахождений открыта в южной Монголии, в южной и юго-восточной частях Бугийн-Цавской (Ингэниховурской) котловины, южнее горы Хайчин-Ула. Последовательность выходов отложений вдоль субширотного обрыва, растянувшегося на 16–17 км, обозначают номерами II–V. Первые находки фауны в котловине сделаны В.Ф. Шуваловым и участниками разведывательного отряда ССМПЭ. Отложения местонахождения затем были выделены в свиту хайчин (Шувалов и др., 1974), которая залегает с разрывом на породах пачки наран (свита наран-булак) и состоит из отложений аллювиального, Озерно-аллювиального, Озерного и Озерно-такырного генезиса. Хайчинский комплекс сначала датировался границей среднего – позднего эоцена (Беляева и др., 1974; Девяткин, 1981, 1994). Теперь его возраст определяют средним эоценом (Бадамгарав, Решетов, 1985; Lopatin, 2006).

Местонахождение Хайчин-Ула II находится в 8 км юго-восточнее горы Хайчин-Ула. Здесь в серии узких оврагов обнажаются слои свиты хайчин Озерно-аллювиального генезиса. Кости позвоночных происходят из нескольких точек. В них определены остатки амфибий (Urodela), змей

(Boidae, Anilidae, Acrochordidae), черепах (Linholmemididae, Trionychidae, Emydidae, Testudinidae), птиц (Eogruidae) и многочисленных мелких млекопитающих архаичного (диноцератового) комплекса (насекомоядные, грызуны, зайцеобразные, кондиляртры, парно- и непарнопалые, диноцераты, мезокреоднты). Млекопитающие составляют основу комплекса тетрапод местонахождения.

Ассоциация ящериц из Хайчин-Ула II является самой крупной и разнообразной для палеогена в Азии. Находки – челюсти и позвонки – принадлежат *Tinosaurus* sp. (Agamidae); *Pseudotinosaurus asiaticus* (Gilmore, 1943); *P. ascriptivus* Alifanov, 1991 (Uromastycidae); *Khaichinsaurus reshetovi* Alifanov, 2009; *Lentisaurus giganteus* Alifanov, 2009; *Graminisaurus interruptus* Alifanov, 2009; *Agamimus gracilis* Alifanov, 2009; *Lavatisaurus elegans* Alifanov, 2009; *Acrodontopsis robustus* Alifanov, 2009 (Changjiangosauridae); *Dornosaurus gobiensis* Alifanov, 2012; *Khaichingwana eocaenica* Alifanov, 2012 (Arretosauridae); *Melanosaurinae* gen. indet. (Glyptosauridae); *Saniwa* cf. *paucidens*; *S.* cf. *grandis* (Varanidae). Сделанные ранее определения (Lacertidae и Chamaeleonidae) из Хайчин-Улы (Бадамгарав, Решетов, 1985) не подтверждаются.

Х а й ч и н - У л а III. Местонахождение расположено в 6 км восточнее Хайчин-Ула II. В нем выражены Озерно-прибрежные и Озерные отложения, а комплекс позвоночных представлен беднее, чем в Хайчин-Уле II, что, несомненно, связано с тафономическими особенностями. Ящерицы представлены семействами Changjiangosauridae (*Lavatisaurus elegans* Alifanov, 2009, *Acrodontopsis robustus* Alifanov, 2009) и Varanidae (*Saniwa* cf. *paucidens*).

М е р г е н. Местонахождение открыто в 1981 г. Д. Дашзевегом на юго-востоке Монголии (Восточно-Гобийский аймак), в 20 км северо-западнее железнодорожной станции Дзамын-Удэ. Разрез Мергена состоит из двух частей. Нижняя включает светло-красные песчаники и пески мощностью 10–15 м, которые стратиграфически несопоставимы с какой-либо известной формацией. Верхняя часть состоит из пестроцветных песчано-глинистых отложений и залегает несогласно на нижней. Находки приурочены к низам верхней части. Судя по остаткам млекопитающих (цератоморфным непарнопалым, грызунам и насекомоядным), свита может быть датирована средним эоценом.

Остатки ящериц представлены видами семейства Uromastycidae: *Zephyrosauroidion hypsochorosus*, *Talosaurus tribolosus*, *Mergenagama paurosa* (Gao, Dashzeveg, 1999, 2000). Ряд форм, видимо, принадлежит Glyptosauridae [gen. indet.] (*Scincomorpha* gen. et sp. indet.: Gao, Dashzeveg, 1999) и Arretosauridae gen. indet. (*Anguimorpha incertae sedis*: Gao, Dashzeveg, 1999).

Э р г и л и й н - Д з о (А р д ы н - О б о, Э р г и л ь - О б о). Стратотип нижнего олигоцена в Монголии. Находится в 15–18 км к северу от сомона Хатан-Булак. Отложения тянутся к западу на расстояние в 45 км. Местонахождение открыто в 1922 г. Центральноазиатской экспедицией Американского музея естественной истории (Нью-Йорк) и было неоднократно изучено разными исследовательскими группами, в том числе МПЭ АН СССР в 1949 г. и ССМПЭ (с 1969 г.). Разрез, как и все нижнеолигоценовые отложения юго-

восточной Гоби, состоит из толщи аллювиальных светло-желтых песков, гравийников и галечников с прослоями зеленоцветных и красноцветных глин. В кровле верхних слоев местами выражен прослой коричневатых песчаных глин (до 2 м). В западных частях обнажений появляются протяженные линзы красных глин. Нижние слои имеют Озерный генезис (светло-серые с красными прослоями глины).

Из отложений свиты описана так называемая бронтотериевая фауна. Наиболее богата верхняя пачка свиты эргилийн-дзо. Из нее, кроме млекопитающих, происходят амфибии (*Urodela indet.*) и черепахи: *Ergilemys insolutus* Matthew et Granger, 1923 (Testudinidae); Platysternidae indet.; Emydidae indet.; Trionychidae indet., Adocidae (Девяткин, 1981; Яновская и др., 1977).

Ящерицы представлены несколькими формами: *Saniwa cf. grandis* (Varanidae); *Glyptosaurinae gen. indet.* (Glyptosauridae), *Ergiliinsaurus postumus* Alifanov, 2012 (Arretosauridae), cf. *Pseudotinosaurus sp.* (Uromastycidae).

В районе Сэвхуль-Худука (средняя часть местонахождения) из линзы серых гравелитистых песков получены остатки мелких позвоночных, включая ящериц семейства Lacertidae. Наличие в сборах из Эргилийн-Дзо представителей семейства Agamidae (Яновская и др., 1977) не подтверждается.

Х о е р - Д з а н. Местонахождение расположено в 70 км к востоку от Эргилийн-Дзо (останец Гуа-Тэг), близ станции Дзамын-Удэ (юго-восточная Монголии). Отсюда отложения свиты эргилийн-дзо протягиваются на территорию Китая (Девяткин, 1981). В Хоер-Дзана представлены типичные для эргилийн-дзо группы и формы млекопитающих.

Сборы ящериц включают челюсти с зубами и позвонки *Ergiliinsaurus postumus* Alifanov, 2012 (Arretosauridae), *Glyptosauridae gen. indet.* и *Saniwa cf. crassa* (Varanidae).

Н и ж н е о л и г о ц е н о в ы е м е с т о н а х о ж д е н и я в Д о л и н е О з е р (М о н г о л и я). Первое местонахождение тетрапод в Долине Озер – Татал-Гол – открыла Центральноазиатская экспедиция Американского музея естественной истории (Нью-Йорк) в 20-х годах XX столетия. В 1947 и 1949 гг. регион исследовала МПЭ АН СССР, а в 1970-е и 1980-е годы – ССМПЭ. В 1995–1997 гг. сбор материалов в регионе провела Совместная австрийско-монгольская экспедиция.

В Долине Озер нижнеолигоценовые отложения широко развиты и обнажаются вдоль южного борта депрессии на протяжении 200 км. Они занимают четкое положение между отложениями эоценовой свиты холбоджи-нур и средне-верхнеолигоценовой свиты шанд-гол. В опорном разрезе Мэнхэт-Тэг залегают светло-серые, почти белые кварцевые пески с линзами окатанных галечников (5–7 м). Выше по разрезу преобладают алевроиты и зеленоватые или розовые мергелистые глины (6–8 м). Завершает разрез пачка светло-серых песков и гравелитов (10–12 м), в которых захоронены кости крупных млекопитающих и щитки черепах. В прибортовых разрезах свиты представлены главным образом галечники, валунники, грубые пески с прослоями красных глин мощностью до 60 м (Девяткин, 1981). Герпетофауна выделена по фрагментам челюстей

и костям посткраниального скелета Совместной австрийско-монгольской экспедицией (Böhme, 2007) из свиты холбоджи-нур. Изображения находок приведено выборочно.

Т а а ц и н - Г о л. Lacertilia: *Tinosaurus* sp. (Agamidae), *Lacerta* sp. (Lacertidae), *Scincomorpha* indet. (инфраотряд для палеогена Азии нехарактерен; видимо, фрагментарные остатки определены неверно; прим. автора); *Arretosauridae* gen indet. (Squamata indet.).

Т а т а л - Г о л. Anura: aff. *Uldzinia* (Pelobatidae); Lacertilia: *Lacerta* sp. (Lacertidae).

Х с а н д а - Г о л. Anura: *Anura* indet.; Lacertilia: *Tinosaurus* sp. (Agamidae), ?*Melanosaurinae* gen. indet.; Lacertidae sp.; Serpentes: *Calamagras* sp.

И х - А р г а л а н т - Н у р у. Lacertilia: Lacertidae (*Lacerta* sp.), *Pachyglossa* fam. indet.

Постпалеогеновые местонахождения

Число постпалеогеновых ящериц невелико, они изучены часто предварительно, а информация о них выходит за рамки настоящего обзора. Тем не менее нами приводятся краткие сведения о находках из данного возрастного интервала и о местонахождениях, из которых они происходят. В силу дополнительности соответствующая информация приведена без выделения подразделов, как это сделано в предыдущих частях.

Два миоценовых местонахождения с остатками ящериц известны в Долине Озер (Монголия) по северному борту средней части. Здесь костеносные слои залегают с размывом на олигоценых красноцветах и представлены светло-серыми песками с прослоями зеленоватых глин и алевроитов мощностью не более 25–30 м. Данные по герпетофауне, как и для нижнеолигоценых отложений, приведены по результатам сборов Совместной австрийско-монгольской экспедиции (Böhme, 2007).

В местонахождении Олон-Овоны-Денг (свита лоо, нижний миоцен) ящерицы представлены отдельными находками *Scincomorpha* indet. (определение изображением не подкреплено) и *Laceridae* (*Lacerta* sp.).

В местонахождении Буйлстын-Худанг отмечены позднемиоценовые ящерицы *Lacerta* sp. и *Eremias* sp. (Lacertidae), а также змеи *Eryx* sp. 1, 2 (Boidae); *Colubrinae* gen. indet. 1, 2 и *Natricinae* indet. (Colubridae). Отложения местонахождения, как и другие отложения в Долине Озер и в других районах Монголии, кроме северо-западной части страны, часто трудно охарактеризовать стратиграфически.

В Средней Азии известно о трех точках с остатками ящериц.

Одна из них – Сор. Это местонахождение расположено в Пенджикентском районе Таджикистана, на северо-западной окраине одноименного кишлака (левый берег ручья Сор). Кости залегают в линзовидных слоях селевого генезиса, включенных в молассы магианской свиты (ранний плиоцен). Среди остатков позвоночных преобладают млекопитающие. Ящерицы представлены одной находкой – черепом относительно крупной формы (Дмитриева, Несмеянов, 1982), описанной как *Varanus darevskii* Levshakova, 1986 (Varanidae).

Местонахождение Бадхыз расположено в бессточной впадине Кагзлы-Суйджи в Туркмении (Марыйская обл., Кушкинский район). Ящерицы, обнаруженные в 1974 г. (Ананьева, Горелов, 1981), приурочены к россыпи ископаемых остатков (в основном фрагменты скелетов мелких млекопитающих и скорлупа яиц страуса) в песчаниках гокчинской свиты (поздний плиоцен). Остатки ящериц относятся к 4 семействам: Gekkonidae, Lacertidae (*Eremias* [sp.]), Varanidae (*Varanus* aff. *griseus*), Agamidae (*Trapelus sanguinolentus*).

Зубную кость сцинка *Ablepharus borealis* Darevsky et Tschumakov, 1962 в керне скважины 5044 с глубины 34 м, пробуренной в Восточно-Казахстанской области (местонахождение Рудный Алтай, Казахстан), выявил геолог И.С. Чумаков (Даревский, Чумаков, 1962). Керн состоит из синевато-серой и полутвердой песчанистой глины нижнеплейстоценового возраста (свита не указана). Кроме ящерицы, в слое присутствуют также остатки рыб и грызунов (*Mymomys* sp., *Pliomys* sp., *Lagurodon*).

Объяснения к фототаблицам

Таблица I

Представители микроотряда *Platynota* (*Anguimorpha*); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Фиг. 1. *Cherminotus longifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984, *Cherminotidae*; местонахождение Хермин-Цав; фрагментарный череп и нижняя челюсть дорсально; голотип ZPAL, № MgR-III/59.

Фиг. 2, 3. *Estesia mongoliensis* Norell, McKenna, Novacek, 1992, *Cherminotidae*; местонахождение Хермин-Цав: 2 – фрагмент черепа и нижняя челюсть вентрально, экз. ПИН, № 3142/363; 3 – часть скелета с черепом дорсально, экз. ПИН, № 3142/362.

Фиг. 4–6. *Telmasaurus bialynickae* Alifanov, 2012, *Saniwididae*; голотип ZPAL, № MgR-I/65; местонахождение Хульсан: 4 – фрагментарный череп дорсально, 5 – то же вентрально, 6 – туловищный позвонок вентрально.

Таблица II

Представители рода *Saniwa* (*Varanidae*).

Фиг. 1, 2. *Saniwa* cf. *paucidens*; экз. ПИН, № 4757/7; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Хушу; нижний эоцен, свита наран, пачка бумбан: 1 – туловищный позвонок дорсально, 2 – то же вентрально.

Фиг. 3, 4. *Saniwa* cf. *grandis*; экз. ПИН, № 3107/332; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч: 3 – туловищный позвонок дорсально, 4 – то же вентрально.

Фиг. 5, 6. *Saniwa* cf. *crassa*; экз. ПИН, № 4751/1; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Хоер-Дзан; нижний олигоцен, свита эрглийн-дзо: 5 – туловищный позвонок дорсально, 6 – то же вентрально.

Таблица III

Представители семейства *Parasaniwidae* (*Platynota*); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Фиг. 1–4. *Proplatynotia longirostrata* Borsuk-Bialynicka, 1984; голотип ZPAL, № MgR-I/68; местонахождение Хульсан: 1 – фрагментарный череп дорсально, 2 – то же вентрально, 3 – то же латерально (вид справа), 4 – правая ветвь нижней челюсти лабиально (Алифанов, 2012б, табл. IV, фиг. 4–7).

Фиг. 5–7. *Gobiderma pulchrum* Borsuk-Bialynicka, 1984; голотип ZPAL, № MgR-III/64; местонахождение Хермин-Цав: 5 – череп и левая ветвь

нижней челюсти дорсально, 6 – то же вентрально, 7 – правая ветвь нижней челюсти лингвально (Алифанов, 2012б, табл. IV, фиг. 1–3).

Таблица IV

Представители семейства Parasaniwidae (Platynota); Монголия, Южно-Гобийский аймак.

Фиг. 1, 2. *Tsagansaurus nemegetensis* Alifanov, 2018; местонахождение Цаган-Сайр; верхний палеоцен, свита наран-булак, пачка жигден: 1 – правая верхнечелюстная кость лабиально, голотип. ПИН, № 4758/1; 2 – фрагмент левой зубной кости лингвально, экз. ПИН, № 4758/2.

Фиг. 3, 4. *Parasaniwidae* gen. et sp. nov.; местонахождение Гурилийн-Цав; верхний мел, верхний кампан, нэмэгэтинский горизонт, нэмэгэтинская свита: 3 – череп и нижняя челюсть дорсально, экз. ПИН, № 4216/201; 4 – фрагментарный череп латерально, экз. ПИН, № 4216/200.

Фиг. 5–8. *Parasaniwidae* gen. indet.; экз. ПИН, № 4216/204; местонахождение Гурилийн-Цав; верхний мел, верхний кампан, нэмэгэтинский горизонт, нэмэгэтинская свита: 5 – туловищный позвонок дорсально, 6 – то же вентрально, 7 – то же латерально, 8 – то же краниально.

Таблица V

Представители микроотряда *Diploglossa* (*Anguimorpha*).

Фиг. 1. *Paradorsetisaurus postumus* Alifanov, 2019, *Dorsetisauridae*; экз. ПИН, № 3334/517, правая верхнечелюстная кость лабиально; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, апт – альб, хухтыкский горизонт, свита не определена (Алифанов, 2019б, табл. XIV, фиг. 1).

Фиг. 2. *Glyptosauridae* gen. indet., *Glyptosauridae*; экз. ПИН, № 4751/2, левая верхнечелюстная кость лабиально; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Хоер-Дзан; нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо.

Фиг. 3, 4. *Melanosaurinae* gen. indet., *Glyptosauridae*; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Хушу; нижний эоцен, свита наран, пачка бумбан: 3 – фрагмент левой верхнечелюстной кости с зубами, экз. ПИН, № 4757/5; 4 – фрагмент левой зубной кости с зубами, экз. ПИН, № 4757/4.

Таблица VI

Представители микроотряда *Xantusiomorpha* (*Scincomorpha*).

Фиг. 1, 2. *Eoxanta lacertifrons* Borsuk-Bialynicka, 1988, *Eoxantidae*; голотип ZPAL, № MgR-III/37; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 1 – череп и нижняя челюсть дорсально, 2 – то же вентрально.

Фиг. 3. *Palaeoxanta conicodentata* Alifanov, 2019; экз. ПИН, № 3334/520, левая зубная кость лингвально; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, апт – альб, хухтыкский горизонт, свита не определена (Алифанов, 2019а, табл. IX, фиг. 1).

Фиг. 4, 5. *Slavoia darevskii* Sulimski, 1984, *Slavoiiidae*; экз. ПИН, № 4487/14; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 4 – череп и часть посткраниального скелета дорсально, 5 – то же краниолатерально (Алифанов, 2012б, табл. I, фиг. 1).

Таблица VII

Представители семейства *Hodzhakuliidae* (*Xanusiomorpha*); Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, апт – альб, хухтыкский горизонт, свита не определена (Алифанов, 2016а, табл. XII, фиг. 1–13).

Фиг. 1–4. *Hodzhakulia magna* Nessel, 1985: 1 – левая верхнечелюстная кость лабиально, экз. ПИН, № 3334/534, 2 – то же лингвально; 3 – левая зубная кость лабиально, экз. ПИН, № 3334/529, 4 – то же лингвально.

Фиг. 5, 6. *Bagaluus primigenius* Alifanov, 2016; голотип ПИН, № 3334/512: 5 – левая верхнечелюстная кость лабиально, 6 – то же лингвально.

Фиг. 7–10. *Platynotoides altidentatus* Alifanov, 2016: 7 – правая верхнечелюстная кость лабиально, экз. ПИН, № 3334/533, 8 – то же лингвально; 9 – левая зубная кость лабиально, голотип ПИН, № 3334/531, 10 – то же лингвально.

Фиг. 11–13. *Carnoscincus eublepharus* Alifanov, 2016: 11 – экз. ПИН, № 3334/548, левая верхнечелюстная кость лабиально; 12 – фрагмент левой верхнечелюстной кости лингвально, экз. ПИН, № 3334/549; 13 – правая зубная кость лингвально, голотип ПИН, № 3334/514.

Таблица VIII

Представители надсемейства *Ardeosauroidea* (*Leptoglossa*).

Фиг. 1–3. *Gurvelus khangaicus* Alifanov, 2019? *Ardeosauridae*; экз. ПИН, № 3334/518; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, апт – альб, хухтыкский горизонт, свита не определена (Алифанов, 2019а, табл. IX, фиг. 2–4): 1 – фрагментарный череп дорсально; 2, 3 – левая ветвь нижней челюсти лабиально (2) и лингвально (3).

Фиг. 4. *Ardeosauridae* gen. indet.; экз. ПИН, № 3334/552, лобная кость дорсально; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, апт – альб, хухтыкский горизонт, свита не определена (Алифанов, 2019а, табл. IX, фиг. 5).

Фиг. 5, 6. *Carusia intermedia* (Borsuk-Bialynicka, 1985), Carusiidae; экз. ПИН, № 3142/359; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 5 – череп и нижняя челюсть дорсально, 6 – то же вентрально (Алифанов, 2012б, табл. I, фиг. 2, 3).

Таблица IX

Представители семейства Globauridae (Leptoglossa).

Фиг. 1–3. *Globaura venusta* Borsuk-Bialynicka, 1988; голотип ZPAL, № MgR-III/40; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 1 – череп и нижняя челюсть дорсально, 2 – то же вентрально (Алифанов, 2012б, табл. I, фиг. 4, 5), 3 – правая ветвь нижней челюсти лингвально.

Фиг. 4. *Khereidia aptiana* Alifanov, 2019; экз. ПИН, № 3334/523, правая зубная кость лингвально; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, апт – альб, хухтыкский горизонт, свита не определена (Алифанов, 2019а, табл. IX, фиг. 6).

Таблица X

Фиг. 1–4. *Changetisaurus estesi* Nesso, 1992, Paramacellodidae; голотип ЗИН, РНТ № F89; Кыргызстан, Баткенская область, местонахождение Чангет, Фергана, правый берег р. Чангет; средняя юра, келловей, балабансайская свита: 1 – череп и нижняя челюсть дорсально, 2 – то же лабиально, 3 – левая верхнечелюстная кость лабиально с увеличением, 4 – то же верхнечелюстная кость вентрально.

Таблица XI

Sharovisaurus karatauensis Hecht et Hecht, 1984, Paramacellodidae; голотип ПИН, № 2585/26, скелет на породе (Алифанов, 2012б, табл. II); Казахстан, Чимкентская обл., местонахождение Михайловка; верхняя юра, оксфорд – киммеридж, карабастауская свита.

Таблица XII

Фиг. 1–5. *Sharovisaurus karatauensis* Hecht et Hecht, 1984, Paramacellodidae; голотип ПИН, № 2585/26; Казахстан, Чимкентская обл., близ дер. Михайловка, местонахождение Аулие; верхняя юра, оксфорд – киммеридж, карабастауская свита: 1 – череп и нижняя челюсть вентрально, 2–5 – хвостовые (2), спинные (3), подбородочные (4) и околобедренные (5) остеодермы.

Таблица XIII

Фиг. 1–4. *Noburogekko suchanovi* Alifanov, 1989, Gekkonidae s.l.; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, апт – альб, хухтыкский горизонт, свита не определена: 1 – роstralная часть черепа, голотип ПИН, № 3334/500, 2 – то же вентрально, 3 – то же латерально (Алифанов, 2012б, табл. III; Daza et al., 2012b, фиг. A–C, часть),

4 – правая зубная кость лингвально; экз. ПИН, № 3334/503 (Daza et al., 2012b, фиг. В, часть).

Таблица XIV

Представители инфраотряда Iguanota (Iguania).

Фиг. 1. *Leptochamops* sp., Teiidae s.l. (Teiomorpha); экз. ПИН, № 3139/10; правая зубная кость лингвально; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Хушу; верхний мел, верхний кампан, нэмэгэтинский горизонт, нэмэгэтинская свита.

Фиг. 2. *Bavarisaurus* sp., Bavarisauridae (Mosasauria); экз. ПИН, № 3953/100, левая зубная кость с зубами; Монголия, Кобдоский аймак, местонахождение Татал; ранний мел, баррем – апт, цаганцабская свита.

Фиг. 3–5. *Paravaranus angustifrons* Borsuk-Bialynicka, 1984, Paravaraniidae (Mosasauria); экз. ПИН, № 4487/15; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 3 – череп дорсально, 4 – дорсальные позвонки с костями правой передней конечности дорсально, 5 – левая стопа вентрально.

Таблица XV

Представители микроотряда Iguanomorpha (Iguania).

Фиг. 1. *Temujiniidae* gen. indet.; экз. ПИН, № 3334/513, лобная кость дорсально; Монголия, Уверхангайский аймак, местонахождение Хобур; нижний мел, апт – альб, хухтыкский горизонт, свита не определена (Алифанов, 2018б, рис. 1, а).

Фиг. 2–5. *Igua minuta* Borsuk-Bialynicka et Alifanov, 1991, Phrynosomatidae; голотип ZPAL, № MgR-I/60, фрагментарный череп и нижняя челюсть; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 2 – череп и нижняя челюсть дорсально, 3 – то же вентрально, 4, 5 – левая нижняя челюсть лабиально (4) и лингвально (5).

Фиг. 6, 7. *Desertiguana gobiensis* Alifanov, 2013, Phrynosomatidae; голотип ПИН, № 4487/9; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 6 – левая ветвь нижней челюсти лабиально, 7 – то же лингвально (Алифанов, 2013, рис. 2).

Таблица XVI

Представители семейства Arretosauridae (Iguanomorpha); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Фиг. 1–7. *Dornosaurus gobiensis* Alifanov, 2012: 1 – лобная кость дорсально, голотип ПИН, № 3107/321; 2, 3 – фрагмент центральной части правой верхнечелюстной кости лабиально (2) и лингвально (3), экз. ПИН, № 3107/322; 4, 5 – фрагмент окципитальной части правой верхнечелюстной кости лабиально (4) и лингвально (5), экз. ПИН, № 3107/323; 6, 7 – зубная кость лабиально (6) и лингвально (7), экз. ПИН, № 3107/307 (Алифанов, 2012б, табл. XV, фиг. 1–4).

Фиг. 8–13. *Khaichingwana eosaenica* Alifanov, 2012: 8 – лобная кость, голотип ПИН, № 3107/308; 9, 10 – фрагмент верхнечелюстной кости лабиально (9) и лингвально (10), экз. ПИН, № 3107/309; 11, 12 – левая зубная кость лабиально (11) и лингвально (12), экз. ПИН, № 3107/324); 13 – фрагмент левой зубной кости лингвально, экз. ПИН, № 3107/325 (Алифанов, 2012б, табл. XV, фиг. 5–7).

Таблица XVII

Представители семейства *Arretosauridae* (*Iguanomorpha*).

Фиг. 1–3. *Ergiliinsaurus postumus* Alifanov, 2012; голотип ПИН, № 4751/3; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Хорер-Дзан; нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо: 1 – фрагмент левой верхнечелюстной кости лабиально, 2 – то же лингвально, 3 – то же дорсально (Алифанов, 2012б, табл. XVI, фиг. 1).

Фиг. 4. *Ergiliinsaurus postumus* Alifanov, 2012; экз. ПИН, № 4752/1, фрагмент правой верхнечелюстной кости лингвально; Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Эргилийн-Дзо; нижний олигоцен, свита эргилийн-дзо (Алифанов, 2012б, табл. XVI, фиг. 2).

Фиг. 5–7. *Arretosauridae* gen. et sp. indet.; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч: 5 – фрагмент правой заглазничной кости дорсально, экз. ПИН, № 3107/330; 6, 7 – фрагмент окципитальной части правой зубной кости с зубами лабио-дорсально (6) и лингвально (7), экз. ПИН, № 3107/331 (Алифанов, 2012б, табл. IV, фиг. 3, 4).

Таблица XVIII

Представители семейства *Gilmoreteiidae* (*Macrocephalosauria*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Фиг. 1, 2. *Aprisaurus bidentatus* Alifanov, 2000; голотип ПИН, № 3142/302: 1 – череп и нижняя челюсть дорсально, 2 – то же латерально.

Фиг. 3, 4. *Darchansaurus estesi* Sulimski, 1975; голотип ZPAL, № MgR-III/6: 3 – череп и нижняя челюсть латерально, 4 – то же дорсально (Алифанов, 2012б, табл. V, фиг. 3, 4).

Таблица XIX

Фиг. 1–4. *Macrocephaleon chulsanensis* (Sulimski, 1975), Gilmoreteiidae (Macrocephalosauria); голотип ZPAL, № MgR-I/1; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хульсан; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 1 – слепок скелета дорсально, 2 – череп и нижняя челюсть дорсально, 3 – то же вентрально, 4 – то же латерально.

Таблица XX

Представители семейства Gilmoreteiidae (Macrocephalosauria); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Фиг. 1, 2. *Tuberocephalosaurus pompabilis* Alifanov, 2000; голотип ПИН, № 3142/328: 1 – череп и нижняя челюсть латерально, 2 – то же дорсально.

Фиг. 3–5. *Alticephalosaurus gilmorei* (Sulimski, 1975); ZPAL, № MgR-III/18: 3 – череп и нижняя челюсть дорсально, 4 – то же латерально, 5 – левая ветвь нижней челюсти лабиально.

Таблица XXI

Представители семейства Cherminosauridae (Macrocephalosauria); Монголия, Южно-Гобийский аймак; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Фиг. 1–3. *Cherminosaurus kozlowskii* Sulimski, 1975; местонахождение Хермин-Цав: 1 – череп и нижняя челюсть латерально, экз. ПИН, № 3142/303; 2 – череп дорсально, голотип ZPAL, № MgR-III/24 (2); 3 – то же вентрально.

Фиг. 4–7. *Cherminosaurus tereschenkoii* Alifanov, 2000; голотип ПИН, № 4487/1; местонахождение Хульсан: 4 – роstralная часть черепа дорсально, 5 – то же вентрально, 6 – фрагмент правой ветви нижней челюсти лабиально, 7 – то же лингвально.

Таблица XXII

Представители семейства Cherminosauridae (Macrocephalosauria); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Фиг. 1, 2. *Campedosaurus sulcularis* Alifanov, 2000; голотип ПИН, № 3142/341: 1 – фрагментарный череп вентрально, 2 – правая ветвь нижней челюсти лингвально.

Фиг. 3–5. *Erdenetesaurus robinsonae* Sulimski, 1975; голотип ZPAL, № MgR-III/19: 3 – фрагментарный череп латерально, 4 – фрагмент правой ветви нижней челюсти лингвально, 5 – нижнечелюстные зубы увеличено.

Таблица XXIII

Представители семейства *Mongolochamopidae* (Macrocephalosauria); Монголия, Южно-Гобийский аймак.

Фиг. 1–4. *Varungoia vasta* Alifanov, 1993; голотип ПИН, № 4487/2; местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 1 – череп дорсально, 2 – то же вентрально, 3, 4 – левая ветвь нижней челюсти лабиально (3) и лингвально (4).

Фиг. 5, 6. *Dzhadochthosaurus giganteus* Alifanov, 1993; голотип ПИН, № 3143/103; местонахождение Тугрикийн-Ширэ; верхний мел, джадохтский горизонт, нижний – средний кампан, джадохтская свита: 5 – череп и нижняя челюсть латерально, 6 – то же дорсально (Алифанов, 2012б, табл. V, фиг. 1, 2).

Таблица XXIV

Представители надсемейства *Mongolochamopoidea* (Macrocephalosauria); Монголия, Южно-Гобийский аймак.

Фиг. 1–5. *Gobinatus arenosus* Alifanov, 1993, *Mongolochamopidae*; голотип ПИН, № 3142/308; местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 1 – череп сверху, 2 – то же снизу, 3 – то же сбоку, 4 – правая ветвь нижней челюсти лабиально, 5 – левая ветвь нижней челюсти лингвально.

Фиг. 6–8. *Tchingisaurus multivagus* Alifanov, 1993, *Pyramicephalosauridae*; голотип ПИН, № 3142/309; местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 6 – правая ветвь нижней челюсти лабиально, 7 – то же лингвально, 8 – нижнечелюстные зубы увеличенно.

Фиг. 9–11. *Mongolochamopoidea* fam. indet.; экз. ZPAL, № MgR-II/104; местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, джадохтский горизонт, нижний – средний кампан, джадохтская свита: 9 – правая ветвь нижней челюсти лабиально, 10 – то же лингвально, 11 – нижнечелюстные зубы увеличенно.

Таблица XXV

Представители семейства *Priscagamidae* (*Priscagamia*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Фиг. 1–3. *Priscagama gobiensis* Borsuk-Białynicka et Moody, 1984, *Priscagamidae*; экз. ПИН, № 3142/320: 1 – череп дорсально, 2 – то же вентрально, 3 – левая ветвь нижней челюсти лингвально (Алифанов, 2012б, табл. VI, фиг. 1–3).

Фиг. 4–6. *Chamaeleognathus iordanskyi* Alifanov, 1996; голотип ПИН, № 3142/34: 4 – череп и правая ветвь нижней челюсти дорсально, 5 – то же вентрально, 6 – то же латерально (Алифанов, 2012б, табл. VI, фиг. 4–6).

Таблица XXVI

Представители микроотряда Priscagamia (Chamaeleomorpha); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита.

Фиг. 1, 2. *Phrynosomimus asper* Alifanov, 1996; ПИН, № 3142/318, Priscagamidae: 1 – череп дорсально, 2 – левая ветвь нижней челюсти лингвально.

Фиг. 3–5. *Gladidenagama semiplena* Alifanov, 1996, Gladidenagamidae fam. nov.; ПИН, № 3142/319: 1 – череп дорсально, 2 – то же вентрально, 3 – фрагмент левой ветви нижней челюсти лингвально.

Таблица XXVII

Фиг. 1–5. *Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972, Adamisauridae; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, средний – верхний кампан, джадохтский горизонт, барунгойотская свита: 1 – череп и нижняя челюсть дорсально, экз. ПИН, №, № 3142/355, 2 – то же латерально; 3 – небо дорсально, экз. № 3142/315; 4 – левая ветвь нижней челюсти лабиально, экз. № 3142/315; 5 – то же лингвально.

Таблица XXVIII

Представители семейства Isodontosauridae (Pachyglossa); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Баин-Дзак; верхний мел, джадохтский горизонт, нижний – средний кампан, джадохтская свита.

Фиг. 1, 2. *Isodontosaurus gracilis* Gilmore, 1943; экз. ZPAL, № MgR-II/39: 1 – фрагментарный череп и нижняя челюсть дорсально, 2 – то же вентрально.

Фиг. 3, 4. *Parauromastyx gilmorei* Alifanov, 2004; голотип – ZPAL, № 5/301: 3 – череп и нижняя челюсть латерально; 4 – правая ветвь нижней челюсти лингвально.

Таблица XXIX

Представители семейства Changjiangosauridae (Pachyglossa); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Фиг. 1–7. *Khaichinsaurus reshetovi* Alifanov, 2009; голотип ПИН, № 3107/227 (Алифанов, 2009, табл. X, фиг. 1; Алифанов, 2012б, табл. VII, фиг. 1–4): 1 – левая верхнечелюстная кость лабиально, 2 – то же лингвально, 3 – то же дорсально, 4 – то же вентрально, 5 – левая зубная кость лабиально, 6 – то же лингвально, 7 – то же дорсально.

Фиг. 8–10. *Lentisaurus giganteus* Alifanov, 2009; голотип ПИН, № 3107/226, левая верхнечелюстная кость: 8 – лабиально, 9 – лингвально, 10 – дорсально (Алифанов, 2009, табл. X, фиг. 2; Алифанов, 2012б, табл. VII, фиг. 5–7).

Таблица XXX

Представители семейства Changjiangosauridae (*Pachyglossa*); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Фиг. 1, 2. *Graminisaurus interruptus* Alifanov, 2009; голотип ПИН, №3107/234: 1 – правая зубная кость лабиально, 2 – то же лингвально (Алифанов, 2009, табл. XI, фиг. 1; Алифанов, 2012б, табл. VIII, фиг. 1, 2)

Фиг. 3, 4. *Agamimus gracilis* Alifanov, 2009; голотип ПИН, № 3107/280: 1 – правая зубная кость лабиально, 4 – то же лингвально (Алифанов, 2009, табл. XI, фиг. 2; Алифанов, 2012б, табл. VIII, фиг. 3, 4).

Фиг. 5, 6. *Lavatisaurus elegans* Alifanov, 2009; голотип ПИН, № 3107/257: 5 – левая зубная кость лабиально, 6 – то же лингвально (Алифанов, 2009, табл. XI, фиг. 3; Алифанов, 2012б, табл. VIII, фиг. 5, 6).

Фиг. 7, 8. *Acrodontopsis robustus* Alifanov, 2009; голотип ПИН, № 3107/246: 7 – правая зубная кость лабиально, 8 – то же лингвально (Алифанов, 2009, табл. XI, фиг. 4; Алифанов, 2012б, табл. VIII, фиг. 7, 8).

Таблица XXXI

Представители микроотряда *Pachyglossa* (*Agamognatha*); Монголия, Южно-Гобийский аймак; средний эоцен, свита хайчин, пачка хайч.

Фиг. 1–3. *Pseudotinosaurus asiaticus* (Gilmore, 1943), *Uromastycidae*; местонахождение Хайчин-Ула II: 1 – правая верхнечелюстная кость лингвально, экз. ПИН, №3107/218; 2 – левая зубная кость лабиально, голотип ПИН, № 3107/214, 3 – то же лингвально.

Фиг. 4. *Pseudotinosaurus ascriptivus* Alifanov, 1991, *Uromastycidae*; местонахождение Хайчин-Ула III; голотип ПИН, № 4382/1, правая зубная кость лингвально.

Фиг. 5. *Tinosaurus* sp., *Agamidae*; местонахождение Хайчин-Ула II; экз. ПИН, №3107/225, фрагмент правой зубной кости лингвально.

Научное издание

В. Р. Алифанов

**Наземные ящерицы (*Lacertilia*)
мезозоя и раннего кайнозоя Центральной Азии**

Верстка – М.А. Жилина
Обложка – М.К. Емельянова
Издатель – Российская академия наук
Публикуется в авторской редакции

Подписано в печать 08.12.2022
Формат 70x100/16. Объем 28,25 п. л. Гарнитура Times New Roman.
Печать офсетная. Бумага офсетная.
Тираж 300 экз. Заказ 22-08558

Издается по решению Научно-издательского совета
Российской академии наук (НИСО РАН) от 01.02.2022 г.
и распространяется бесплатно

Отпечатано в типографии ООО «КОНСТАНТА»
308519, Белгородская обл., Белгородский р-н, пос. Северный,
ул. Березовая, 1/12.
Тел./факс (4722) 300-720, www.konstanta-print.ru