

TOMASZ SKAWIŃSKI¹, PAWEŁ KACZMAREK²

¹Uniwersytet Wrocławski
Wydział Nauk Biologicznych
Zakład Biologii Ewolucyjnej i Ochrony Kręgowców
Sienkiewicza 21, 50-335 Wrocław

²Uniwersytet Śląski w Katowicach
Wydział Biologii i Ochrony Środowiska
Katedra Histologii i Embriologii Zwierząt
Bankowa 9, 40-007 Katowice
E-mail: tomasz.skawinski@uwr.edu.pl
pkaczmarek@us.edu.pl

MORFOLOGIA KONTRA MOLEKUŁY – O KONFLIKCIE POMIĘDZY HIPOTEZAMI FILOGENETYCZNYMI NA PRZYKŁADZIE ŁUSKONOŚNYCH

WSTĘP

Od samego początku systematyka biologiczna opierała się na danych fenotypowych, głównie morfologicznych i anatomicznych. Przez długi czas nie potrafiono wykorzystać danych molekularnych do badań filogenetycznych. Samo odkrycie, że to DNA jest materiałem dziedzicznym, z którego zbudowane są geny, miało miejsce dopiero w połowie XX w. Niniejszy artykuł skupia się na gadach łuskonośnych (Squamata), czyli grupie obejmującej jaszczurki i węże. Ogólny obraz filogenezy tego kladu (Tabela 1), zwłaszcza od czasu powszechnego przyjęcia kladystyki jako głównej metody rekonstrukcji pokrewieństw, pozostawał stosunkowo stały, mimo pewnych różnic (np. CAMP 1923, ESTES i współaut. 1988, CONRAD 2008, GAUTHIER i współaut. 2012). Danych molekularnych używano powszechnie w badaniach filogenetycznych gadów od lat 70. XX w., lecz stosowano wówczas głównie allozymy, dane immunologiczne lub, później, sekwencje mitochondrialnego DNA (WIENS 2008). Wykorzystanie na dużą skalę genów jądrowych, rozpoczęte ponad 10 lat temu, doprowadziło do rewolucji w naszym rozumieniu filogenezy gadów (TOWNSEND i współaut. 2004, VIDAL i HEDGES 2005, FRY i współaut. 2006). Proces ten bywa określany jako rewolucja, ponieważ hipotezy filogenezy łuskonośnych oparte na

danych molekularnych różnią się od morfologicznych praktycznie w każdym istotnym punkcie. Sytuacja konfliktu pomiędzy danymi morfologicznymi i molekularnymi w rekonstrukcjach filogenetycznych występuje w wielu grupach, jak np. pierwouste (DABERT 2009), żółwie (JOYCE 2015) czy krokodyle (BROCHU 2003), jednak w żadnej z nich nie jest tak skrajna, jak u łuskonośnych (WIENS 2008, LOSOS i współaut. 2012). Wyjaśnienie tego konfliktu dałoby nam niezwykle cenne informacje o mechanizmach ewolucji.

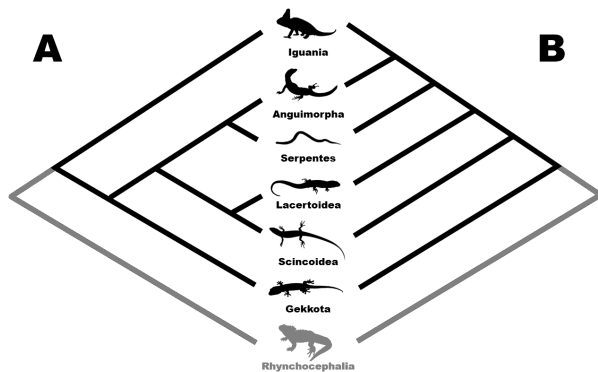
FILOGENEZA MORFOLOGICZNA

Praktycznie wszystkie badania filogenetyczne oparte na cechach morfologicznych dzielą łuskonośne na dwie główne grupy: Iguania, obejmującą legwany, agamy, kameleony i ich najbliższych krewnych, oraz Scleroglossa, do której należą wszystkie pozostałe łuskonośne (Ryc. 1A). W obrębie Scleroglossa zachodzi kolejny dychotomiczny podział na: Gekkota (gekony i krewniacy) i Autarchoglossa. Druga z tych grup obejmuje Scincomorpha (m.in. scynki i jaszczurki właściwe) i Anguimorpha (padalce, warany, helodermy i ich krewni). Problematiczna jest pozycja beznogich łuskonośnych: dibamidów, amfisben i węży. Wszyscy autorzy zgadzają się jednak, że należą one do grupy obecnie nazywanej Scleroglossa (CAMP 1923, ESTES i

Tabela 1. Wyjaśnienie podstawowych terminów z dziedziny filogenetyki stosowanych w artykule.

Termin	Wyjaśnienie
Apomorfia	cecha zaawansowana (nowa ewolucyjnie), nieobecna u przodka danego taksonu
Grupa zewnętrzna	takson spoza badanej grupy, porównanie z nim umożliwia polaryzację cech, czyli ustalenie, który stan cech jest pierwotny
Kład	grupa obejmująca przodka danej grupy i wszystkich jego potomków (monofiletyczna)
Kladystyka	metoda ustalania pokrewieństw na podstawie wspólnych cech zaawansowanych
Parafiletyzm	grupa parafiletyczna obejmuje przodka danej grupy i nie wszystkich jego potomków
Plezjomorfia	cecha pierwotna, odziedziczona po przodkach
Synapomorfia	apomorfia wspólna dla co najmniej dwóch taksonów

współaut. 1988, CONRAD 2008, GAUTHIER i współaut. 2012). Taki kształt drzewa wydaje się „logiczny”, ponieważ przedstawiciele jego najpierwotniejszej gałęzi, Iguania, najbardziej przypominają gady ryjogłowe (Rhynchocephalia), czyli grupę siostrzaną do łuskonośnych (Ryc. 1A). Ich zbliżona morfologia mogłaby więc być wspólnym dziedzictwem ewolucyjnym. Silne wsparcie dla takiej koncepcji daje budowa czaszki. Iguania zachowały niektóre cechy uważane za pierwotne dla łuskonośnych, ponadto cechują się skróconą kością ciemieniową, przesunięciem otworu ciemieniowego bliżej przodu czaszki, znaczną redukcją kości zaozodołowej i powiększeniem kości zaoczodołowej. U Scleroglossa pojawił się metakinetyzm czaszki (ruchomość puszeki mózgowej względem dachu czaszki – później

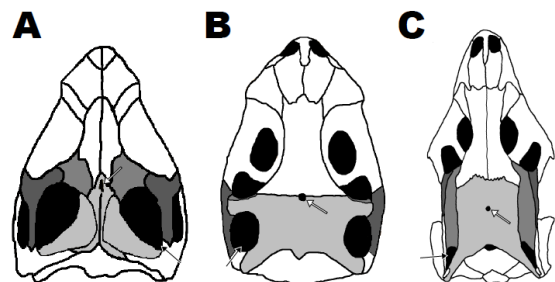


Ryc. 1. Różnice pomiędzy koncepcjami filogenetycznymi w obrębie łuskonośnych opartymi na danych morfologicznych (A) i molekularnych (B).

Przedstawione uproszczone dendrogramy oparte są przede wszystkim na pracach ESTESA i współaut. (1988) i GAUTHIERA i współaut. (2012) w przypadku danych morfologicznych oraz na pracach WIENSA i współaut. (2010, 2012) i PYRONA i współaut. (2013) dla danych molekularnych. Kład łuskonośnych zaznaczony na czarno. Według niektórych analiz morfologicznych węże (Serpentes) mogą należeć do Anguimorpha. Ilustracje pochodzą ze strony PhyloPic (phylopic.org) i znajdują się w domenie publicznej.

często tracona), doszło do redukcji lub zamknięcia górnego okna skroniowego w wyniku rozrostu kości ciemieniowej. Sam otwór ciemieniowy jest niewielki i położony mniej więcej pośrodku kości ciemieniowej (Ryc. 2). Czaszkę pokrywają osteodermi (płytki ze skostniałej tkanki łącznej). Gekkota oraz, niezależnie, węże utraciły kość zaozodołową i górny łuk skroniowy (EVANS 2008).

Również dane ekologiczne wspierają pierwotny podział łuskonośnych na Iguania i Scleroglossa. Odnoszą się one przede wszystkim do sposobu wykrywania i rozróżniania ofiar, strategii zdobywania pokarmu, jak i jego pobierania. Większość przedstawicieli Iguania podczas polowania polega głównie na wzroku, zaś na swoje ofiary czyha z zasadzki, w czym w wielu wypadkach pomaga im kryptyczne ubarwienie. Strategia wy czekiwania na zdobycz określana jest jako „sit-and-wait”. Chwytywanie pokarmu odbywa się za pomocą silnego, masywnego języka. Do aktywnych drapieżców (strategia „widely



Ryc. 2. Budowa czaszki u poszczególnych lepidozaurów. A – hatteria *Sphenodon punctatus* (Rhynchocephalia), B – legwan zielony *Iguana iguana* (Iguania), C – *Podarcis cretensis* (Lacertoidea).

Biała strzałka wskazuje pozycję otworu ciemieniowego, czarna – górnego okna skroniowego. Na jasnoszaro zaznaczono kość ciemieniową, na ciemnoszaro – kość zaozodołową, zaś kolorem pośrednim – kość zaozodołową. Skala zmienna. Rysunki wykonano na podstawie okazów w zbiorach Uniwersytetu Wrocławskiego oraz EVANS (2008).

foraging”), polegających głównie na chemorepcji i chwytających pokarm za pomocą szczęk, należą natomiast przedstawiciele drugiej grupy (Scleroglossa). U Autarchoglossa język wydaje się wyspecjalizowany w pełnieniu funkcji chemorepcyjnych związanych z narządem Jacobsona (narząd lemieszowo-nosowy) (PIANKA i VITT 2003).

Wspomniany tutaj narząd lemieszowo-nosowy stanowi u łuskonośnych osobną, niezależną od jamy nosowej strukturę. Każdy z pary tych narządów chemorepcyjnych uchodzi swoim osobnym kanałem poprzez podniebienie do jamy gębowej (np. BELLAIRS i BOYD 1950, PARSONS 1959). U Scleroglossa narząd ten jest generalnie lepiej rozwinięty (SCHWENK 1993). Mimo że istnieją różne hipotezy tłumaczące mechanizm dostarczania substancji zapachowych do jamy narządu Jacobsona, we wszystkich istotną rolę w próbkowaniu otoczenia przypisuje się językowi (YOUNG 1990, SCHWENK 1994, FILORAMO i SCHWENK 2009). U Iguania można zaobserwować jedynie proste wysunięcie języka, zwykle kończące się kontaktem tego organu z podłożem. U Autarchoglossa powszechne są natomiast ruchy języka „w powietrzu”, u niektórych form, np. węży czy padalcowatych, przybierające formę wielokrotnych ruchów oscylacyjnych (SCHWENK 1993).

U Iguania język jest masywny głównie za sprawą występujących na jego grzbietowej powierzchni długich brodawek, zaś jego przednia część jest w niewielkim stopniu rozdwojona. Pod tym względem podobną morfologię języka wykazuje należąca do ryjogłowych hatteria (*Sphenodon punctatus*), choć język nie jest u niej rozdwojony. U Scleroglossa obserwuje się natomiast dużą różnorodność morfologiczną tego organu. Silnie wyspecjalizowany język występuje zwłaszcza w czterech grupach Autarchoglossa. U przedstawicieli węży, waranów, teidów i mikroteidów jest on wyjątkowo smukły, silnie skeratynizowany i istotnie rozwidlony (SCHWENK 1986, 1988). Ostatnia cecha umożliwia porównanie przez zwierzę koncentracji cząstek zapachowych z dwóch różnych stron w czasie jednego wyciągnięcia języka, bez konieczności obrotu głowy lub całego ciała (tropotaksją). Ułatwia to podążanie za źródłem zapachu (SCHWENK 1994).

Dychotomia zdolności chemorepcyjnych związanych z narządem lemieszowo-nosowym odzwierciedla dietę głównych „morfologicznych” kładów. Przedstawiciele Iguania polują przede wszystkim na szybko poruszające się ofiary, w tym także na mrówki czy inne błonkoskrzydłe. Znaczący, w porównaniu z drugą grupą, jest także udział chrząszczy w diecie. Scleroglossa dzięki chemorepcji uzyskuje natomiast dostęp także

do ofiar prowadzących osiadły i ukryty tryb życia, takich jak termity, larwy czy poczwarki (VITT i PIANKA 2005).

FILOGENEZA MOLEKULARNA

Wydawać by się mogło, że opisany obraz filogenezy stanowi spójny i dobrze uargumentowany scenariusz, obrazujący ewolucję głównych grup łuskonośnych. Okazało się jednak, że wyniki analiz molekularnych nie wspierają najważniejszych topologii na drzewie filogenetycznym generowanym przez dane morfologiczne i ekologiczne (Ryc. 1B). W tej wizji filogenezy Iguania są zagnieżdżone w obrębie Scleroglossa, co jednoznacznie odrzuca monofiletyzm tych drugich. Iguania, z węzami i Anguimorpha, tworzą grupę nazywaną Toxicofera. Nieoczekiwanie grupą najbardziej bazalną okazują się dibamidy, zaś pozostałe łuskonośne, które tworzą kład Bifurcata, dzielą się na siostrzane w stosunku do siebie Gekkota i Unidentata. W obrębie Unidentata możemy wyróżnić natomiast: Scincoidea i Episquamata. W skład tych ostatnich wchodzi wspomniany już kład Toxicofera, a także grupa o nazwie Lacercoidea. Te ostatnią tworzą teidy oraz kład jaszczurek właściwych i amfisben (VIDAL i HEDGES 2005, 2009; PYRON i współaut. 2013). Dane molekularne odrzucają więc pierwotny podział łuskonośnych na Iguania i Scleroglossa. Sugerują również „nową” pozycję filogenetyczną form beznogich. Przykładem tego są dibamidy, które (z Gekkota lub bez) mają być siostrzane dla pozostałych Squamata (np. WIENS i współaut. 2012, REEDER i współaut. 2015).

W kontekście analiz DNA interesująca wydaje się koncepcja „toksycznego” kładu. Zakłada ona, że przedstawiciele Toxicofera wyewoluowali z jadowitego przodka, co sugeruje, że jad jest efektem jednorazowego wydarzenia w historii ewolucji łuskonośnych. Według tej wersji wydarzeń w dalszej kolejności doszło do znacznego zróżnicowania systemów jadowych w tej grupie Squamata, w tym silnej specjalizacji części przedstawicieli Caenophidia (VIDAL i HEDGES 2005, 2009; FRY i współaut. 2006, 2012). Chociaż koncepcja jednorazowego powstania jadu była wielokrotnie podawana w wątpliwość (np. REYES-VELASCO i współaut. 2015), to bliskie pokrewieństwo zupełnie różnych morfologicznie Iguania oraz węży i Anguimorpha jest co najmniej zaskakujące.

PROBLEMY

W przypadku analiz morfologicznych za szczególnie problematyczne uznawano sugerowane bliskie pokrewieństwo większo-

ści grup beznogich (GAUTHIER i współaut. 2012). Niektórzy z przedstawicieli tej grupy są jednak powszechnie uznawani za odległych krewnych innych beznogich grup, np. rodzaj *Anniella* klasyfikowano zwykle w obrębie padalcowatych (Anguillidae), z dala od węży czy amfisben. Krytykowano też fakt, że jako grupę zewnętrzną używano tylko gadów ryjogłowych (GAUTHIER i współaut. 2012), podczas gdy w analizach molekularnych wykorzystywano również sekwencje niektórych archozauromorfów (REEDER i współaut. 2015). Problemem bywa również sposób formułowania cech używanych w morfologicznych analizach kladystycznych – stosowanie cech sformułowanych niepoprawnie, jak np. dzielenie ciągłej zmienności na subiektywne kategorie, może utrudniać ustalenie homologii i tym samym wpływać na kształt uzyskanego kladogramu. SIMÕES i współaut. (2017) stwierdzili, że blisko jedna trzecia cech użytych w analizach CONRADA (2008) i GAUTHIERA i współaut. (2012) jest w jakimś aspekcie niepoprawna. Ich usunięcie z analizy prowadziło do istotnych, choć nie rewolucyjnych zmian w uzyskiwanych kladogramach.

Niektóre analizy łączyły cechy morfologiczne i molekularne. W takim wypadku zwykle uzyskiwały one wynik bardzo zbliżony do analiz tylko molekularnych, choć w pewnym ograniczonym zakresie zmodyfikowany również danymi morfologicznymi (WIENS i współaut. 2010). Tego typu analizy zwykle uwzględniały wielokrotnie większą liczbę danych molekularnych niż morfologicznych, toteż w niektórych nowszych badaniach zmniejszono wagę pojedynczej cechy molekularnej (np. REEDER i współaut. 2015). Uwzględnianie danych genetycznych w macierzy obejmującej również taksony wymarłe niekiedy prowadziło do zmiany ich sugerowanej pozycji filogenetycznej (WIENS i współaut. 2010, REEDER i współaut. 2015). W jednej z takich łączonych analiz, obejmującej tylko taksony współczesne, uzyskano wynik odpowiadający badaniom morfologicznym, ale dodanie taksonów wymarłych (a więc znanych tylko z cech morfologicznych) zmieniło wynik na zbliżony do analiz molekularnych (CONRAD i współaut. 2011).

Główne cechy morfologiczne, mające wspierać poszczególne klady, uzyskiwane w badaniach molekularnych, są problematyczne. Na przykład rozdwójony język interpretowano jako synapomorfie kladu Bifurcata, obejmującego wszystkie łuskonośne poza Dibamidae (VIDAL i HEDGES 2005). U dibamidów język faktycznie nie jest rozdwójony, jednak jego budowa jest podobna do budowy języka u Scleroglossa, a brak rozdwójnienia może być rewersją (ewolucyjnym powrotem) do stanu pierwotnego, na co wskazuje

redukcja nabłonka zmysłowego (ASSIS i RIEPPEL 2011). Kład Unidentata, do którego należą wszystkie łuskonośne poza dibamidami i Gekkota, ma cechować się obecnością jednego zęba jajowego (VIDAL i HEDGES 2005). Jednak w rozwoju zarodkowym wszystkie łuskonośne wytwarzają dwie generacje podwójnych zawiązków zębów jajowych, przy czym pierwsza generacja i zawiązek lewego zęba drugiej generacji ulegają zanikowi. Można więc domniemywać, że dwa zęby jajowe obecne u Dibamidae i Gekkota to cecha pedomorficzna, czyli polegająca na utrzymaniu u dorosłych cechy młodocianej lub zarodkowej (ASSIS i RIEPPEL 2011).

Analizy molekularne sugerują, że Iguania to grupa stosunkowo młoda. Rzeczywiście, ich zapis kopalny jest dość ubogi i ograniczony głównie do okresu kredowego (skamieniałości jurajskie mają niepewną pozycję systematyczną), co zdawałoby się potwierdzać tę hipotezę. Niektóre kredowe skamieniałości należą jednak do, jak się wydaje, gatunków dość zaawansowanych ewolucyjnie, co może sugerować, że początki Iguania sięgają czasów dużo wcześniejszych (SIMÕES i współaut. 2015, DAZA i współaut. 2016). Czasowy zasięg znanych skamieniałości nie wspiera żadnej z tych dwóch konkurencyjnych koncepcji. Najstarsze znane niekwestionowane szczątki łuskonośnych pochodzą ze środkowej jury (np. CALDWELL i współaut. 2015), a więc okresu następującego po triasie, kiedy prawdopodobnie łuskonośne wyewoluowały. Niektóre skamieniałości wspierają jednak pokrewieństwa postulowane na podstawie badań molekularnych, jak w przypadku amfisben i jaszczurek właściwych (TALANDA 2016). Warto jednak zauważyć, że o przynależności amfisben do Scincomorpha spekulował już CAMP (1923), na długo przed zastosowaniem badań molekularnych w filogenetyce.

PRZYCZYNY NIEZGODNOŚCI

Ustalenie przyczyn tak skrajnego konfliktu pomiędzy różnymi źródłami danych jest trudnym zadaniem. Teoretycznie łatwiejsze wydaje się wy tłumaczenie wyników analiz morfologicznych powszechnością konwergencji, która zaburza wyniki tych badań. Na przykład niektóre analizy morfologiczne sugerują istnienie kladu obejmującego większość beznogich łuskonośnych, tj. amfisbeny, dibamidy, węże i rodzaj *Anniella* (GAUTHIER i współaut. 2012). Taki rezultat może być wynikiem konwergencji związanej z podziemnym trybem życia, który wymusza podobne adaptacje u bliżej niespokrewnionych ze sobą taksonów (REEDER i współaut. 2015). Konwergencją tłumaczono również pierwszy dychotomiczny podział w obrębie łuskonośnych, na Iguania

i *Scleroglossa*, wspólną cechą badań morfologicznych. Podobieństwa pomiędzy *Iguania* a gadami ryjogłowymi niekoniecznie muszą być wspólnymi plezjomorfiami, lecz mogły wyewoluować niezależnie. Podobny sposób pobierania pokarmu, ekologia czy fizjologia mogły doprowadzić do powstania zbliżonej budowy tych zwierząt (REEDER i współaut. 2015).

Próba wyjaśnienia wyników analiz molekularnych konwergencją wydaje się mało przekonująca, gdyż często uwzględniają one kilkadziesiąt genów z różnych miejsc genomu (WIENS i współaut. 2012, PYRON i współaut. 2013, REEDER i współaut. 2015, ZHENG i WIENS 2016). Inne podejście do rozwiązania omawianego problemu zastosowali MCMAHAN i współaut. (2015). Nie zakładając wyższości żadnego zestawu danych nad drugim, nałożyli oni apomorfię molekularną na drzewo morfologiczne i molekularne. Nieoczekiwanie ich analizy wsparły topologie generowane przez dane morfologiczne. Metoda ta została jednak skrytykowana przez HARRINGTONA i współaut. (2016), gdyż zarzucano jej m.in. uwzględnienie jedynie dwóch wersji filogenezy (molekularną i morfologiczną) oraz to, że autorzy podzielili łuskonośne jedynie na dwa główne kłady (np. *Iguania* i *Scleroglossa*). Filogenetyka molekularna ma jednak inne problemy. Jednym z nich jest zjawisko „przyciągania długich gałęzi”, w którym bliżej niespokrewnione ze sobą taksony cechujące się szybką ewolucją na poziomie molekularnym sytuują się blisko siebie na drzewie filogenetycznym (w przypadku danych morfologicznych zjawisko to uznawane jest za znacznie mniej istotne). W takim przypadku dodawanie do analizy kolejnych genów nie tylko nie poprawiłoby sytuacji, ale wręcz spotęgowało ten niekorzystny efekt (np. JOYCE 2015). Większość gatunków łuskonośnych żyje krócej niż przedstawiciele pozostałych grup współczesnych gadów. To może wpływać na tempo ewolucji molekularnej, co z kolei potencjalnie odciska piętno na całym genomie, tłumacząc fakt, że różnice pomiędzy koncepcjami morfologiczną a molekularną dotyczą różnych miejsc genomu (GAUTHIER i współaut. 2012). W obrębie łuskonośnych jedne z najszybciej ewoluujących taksonów (a więc tych tworzących „najdłuższe gałęzie”) to węże i *Iguania*, które według analiz molekularnych są ze sobą blisko spokrewnione. Ponadto hatteria, jedyny współczesny przedstawiciel gadów ryjogłowych, także cechuje się bardzo szybkim tempem ewolucji molekularnej. W konsekwencji różnice pomiędzy nią a łuskonośnymi mogą być tak duże, że, mimo niewątpliwie bliskiego pokrewieństwa, stanowi ona kiepską grupę zewnętrzną, co także może zaburzać wyniki badań genetycznych (MCMAHAN i współaut. 2015).

PODSUMOWANIE

Konflikt pomiędzy hipotezami filogenetycznymi opartymi na danych morfologicznych i molekularnych ma bardzo istotne implikacje. Utrudnia stworzenie rzetelnej, naturalnej klasyfikacji łuskonośnych, a w konsekwencji badanie ich ewolucji. Badanie morfologii i anatomii współczesnych zwierząt czy dodawanie do analiz sekwencji kolejnych genów prawdopodobnie nie przyczyni się do rozwiązania tego konfliktu. Możliwe, że największy potencjał do rozwikłania problemu ma paleontologia, czyli nauka pokazująca, jak faktycznie wyglądały łuskonośne w momencie, gdy powstawały ich główne kłady. Niezależnie od tego, która z dwóch powyższych koncepcji jest prawdziwa (a może żadna lub, do pewnego stopnia, obie), konflikt pomiędzy nimi w przypadku łuskonośnych daje nam wiele informacji o działaniu ewolucji.

PODZIĘKOWANIA

Dziękujemy anonimowemu recenzentowi za cenne uwagi dotyczące tekstu.

Streszczenie

Łuskonośne to jedna z największych grup współczesnych kręgowców. Przez wiele lat jej systematyka wydawała się dobrze ustalona, jednak zaawansowane badania molekularne prowadzone w XXI wieku sugerują zupełnie odmienny jej obraz. Tradycyjne dane morfologiczne wskazują, że łuskonośne obejmują dwie główne grupy – *Iguania* i *Scleroglossa*. Z kolei według badań molekularnych *Iguania* są zagnieżdżone głęboko wewnątrz *Scleroglossa* i blisko spokrewnione z zupełnie odmiennymi morfologicznie waranami, padalcami, czy węzami. Wskazywałoby to na ogromną konwergencję w morfologii lub sekwencjach genów pomiędzy różnymi grupami łuskonośnych i ich krewnych.

LITERATURA

- ASSIS L. C. S., RIEPPEL O., 2011. *Are monophyly and synapomorphy the same or different? Revisiting the role of morphology in phylogenetics*. *Cladistics* 27, 94-102.
- BELLAIRS A. D., BOYD J. D., 1950. *The lachrymal apparatus in lizards and snakes. II. The anterior part of the lachrymal duct and its relationship with the palate and with the nasal and vomeronasal organs*. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 120, 269-310.
- BROCHU C. A., 2003. *Phylogenetic approaches toward crocodylian history*. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 31, 357-397.
- CALDWELL M. W., NYDAM R. L., PALCI A., APESTEGUÍA S., 2015. *The oldest known snakes from the Middle Jurassic-Lower Cretaceous provide insights on snake evolution*. *Nat. Commun.* 6, 5996.
- CAMP C. L., 1923. *Classification of the lizards*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 48, 289-481.
- CONRAD J. L., 2008. *Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 310, 1-182.
- CONRAD J. L., AST J. C., MONTANARI S., NORELL M. A., 2011. *A combined evidence phylogenetic*

- ic analysis of *Anguimorpha* (Reptilia: Squamata). *Cladistics* 27, 230-277.
- DABERT J., 2009. *Ecdysozoa*. [W:] *Zoologia. Tom 1*. BŁASZAK C. (red.). Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 14-21.
- DAZA J. D., STANLEY E. L., WAGNER P., BAUER A. M., GRIMALDI D. A., 2016. *Mid-Cretaceous amber fossils illuminate the past diversity of tropical lizards*. *Sci. Adv.* 2, e1501080.
- ESTES R., DE QUEIROZ K., GAUTHIER J., 1988. *Phylogenetic relationships within Squamata*. [W:] *Phylogenetic relationships of the lizard families: essays commemorating Charles L. Camp*. ESTES R., PREGILL G. K. (red.). Stanford University Press, Stanford, 119-281.
- EVANS S. E., 2008. *The skull of lizards and tuatara*. [W:] *Biology of the Reptilia. 20. Morphology H. The skull of the Lepidosauria*. GANS C., GAUNT A., ADLER K. (red.). Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York, 1-347.
- FILORAMO N. I., SCHWENK K., 2009. *The mechanism of chemical delivery to the vomeronasal organs in squamate reptiles: A comparative morphological approach*. *J. Exp. Zool. A: Ecol. Genet. Physiol.* 311, 20-34.
- FRY B. G., VIDAL N., NORMAN J. A., VONK F. J., SCHEIB H., RAMJAN S. F. R., KURUPPU S., FUNG K., HEDGES S. B., RICHARDSON M. K., HODGSON W. C., IGNJATOVIC V., SUMMERHAYES R., KOCHVA E., 2006. *Early evolution of the venom system in lizards and snakes*. *Nature* 439, 584-588.
- FRY B. G., CASEWELL N. R., WÜSTER W., VIDAL N., YOUNG B., JACKSON T. N., 2012. *The structural and functional diversification of the Toxicofera reptile venom system*. *Toxicon* 60, 434-448.
- GAUTHIER J. A., KEARNEY M., MAISANO J. A., RIEPPEL O., BEHLKE A. D. B., 2012. *Assembling the squamate tree of life: perspectives from the phenotype and the fossil record*. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.* 53, 3-308.
- HARRINGTON S. M., LEAVITT D. H., REEDER T. W., 2016. *Squamate phylogenetics, molecular branch lengths, and molecular apomorphies: a response to McMahan et al.* *Copeia* 104, 702-707.
- JOYCE W. G., 2015. *The origin of turtles: a paleontological perspective*. *J. Exp. Zool. B: Mol. Dev. Evol.* 324, 181-193.
- LOSOS J. B., HILLIS D. M., GREENE H. W., 2012. *Who speaks with a forked tongue?* *Science* 338, 1428-1429.
- MCMAHAN C. D., FREEBORN L. R., WHEELER W. C., CROTHER B. I., 2015. *Forked tongues revisited: molecular apomorphies support morphological hypotheses of squamate evolution*. *Copeia* 103, 530-535.
- PARSONS T. S., 1959. *Studies on the comparative embryology of the reptilian nose*. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 120, 101-277.
- PIANKA E. R., VITT L. J., 2003. *Lizards: Windows to the evolution of diversity*. Univ. of California Press, Berkeley.
- PYRON R. A., BURBRINK F. T., WIENS J. J., 2013. *A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes*. *BMC Evol. Biol.* 13, 93.
- REEDER T. W., TOWNSEND T. M., MULCAHY D. G., NOONAN B. P., WOOD P. L. JR., SITES J. W. JR., WIENS J. J., 2015. *Integrated analyses resolve conflicts over squamate reptile phylogeny and reveal unexpected placements for fossil taxa*. *PLoS One* 10, e0118199.
- REYES-VELASCO J., CARD D. C., ANDREW A. L., SHANEY K. J., ADAMS R. H., SCHIELD D. R., CASEWELL N. R., MACKESSY S. P., CASTOE T. A., 2015. *Expression of venom gene homologs in diverse python tissues suggests a new model for the evolution of snake venom*. *Mol. Biol. Evol.* 32, 173-183.
- SCHWENK K., 1986. *Morphology of the tongue in the tuatara, *Sphenodon punctatus*, with comments on function and phylogeny*. *J. Morphol.* 188, 129-156.
- SCHWENK K., 1988. *Comparative morphology of the lepidosaur tongue and its relevance to squamate phylogeny*. [W:] *Phylogenetic relationships of the lizard families: essays commemorating Charles L. Camp*. ESTES R., PREGILL G. K. (red.). Stanford University Press, Stanford, 569-598.
- SCHWENK K., 1993. *The evolution of chemoreception in squamate reptiles: a phylogenetic approach*. *Brain Behav. Evol.* 41, 124-137.
- SCHWENK K., 1994. *Why snakes have forked tongues*. *Science* 263, 1573-1577.
- SIMÕES T. R., WILNER E., CALDWELL M. W., WEIN-SCHÜTZ L. C., KELLNER A. W. A., 2015. *A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana*. *Nat. Commun.* 6, 8149.
- SIMÕES T. R., CALDWELL M. W., PALCI A., NYDAM R. L., 2017. *Giant taxon-character matrices: quality of character constructions remains critical regardless of size*. *Cladistics* 33, 198-219.
- TALANDA M., 2016. *Cretaceous roots of the amphisbaenian lizards*. *Zool. Scr.* 45, 1-8.
- TOWNSEND T. M., LARSON A., LOUIS E., MACEY J. R., 2004. *Molecular phylogenetics of Squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree*. *Syst. Biol.* 53, 735-757.
- VIDAL N., HEDGES S. B., 2005. *The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes*. *C. R. Biol.* 328, 1000-1008.
- VIDAL N., HEDGES S. B., 2009. *The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians*. *C. R. Biol.* 332, 129-139.
- VITT L. J., PIANKA E. R., 2005. *Deep history impacts present-day ecology and biodiversity*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102, 7877-7881.
- WIENS J. J., 2008. *Systematics and herpetology in the age of genomics*. *BioScience* 58, 297-307.
- WIENS J. J., KUCZYŃSKI C. A., TOWNSEND T., REEDER T. W., MULCAHY D. G., SITES J. W. JR., 2010. *Combining phylogenomics and fossils in higher-level squamate reptile phylogeny: molecular data change the placement of fossil taxa*. *Syst. Biol.* 59, 674-688.
- WIENS J. J., HUTTER C. R., MULCAHY D. G., NOONAN B. P., TOWNSEND T. M., SITES J. W. JR., REEDER T. W., 2012. *Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species*. *Biol. Lett.* 8, 1043-1046.
- YOUNG B. A., 1990. *Is there a direct link between the ophidian tongue and Jacobson's organ?* *Amphibia-Reptilia* 11, 263-276.
- ZHENG Y., WIENS J. J., 2016. *Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 94, 537-547.

KOSMOS Vol. 66, 2, 253–259, 2017

TOMASZ SKAWIŃSKI¹, PAWEŁ KACZMAREK²

¹*Department of Evolutionary Biology and Conservation of Vertebrates, Faculty of Biological Sciences, University of Wrocław, Sienkiewicza 21, 50-335 Wrocław, ²Department of Animal Histology and Embryology, Faculty of Biology and Environmental Protection, University of Silesia, Bankowa 9, 40-007 Katowice, E-mail: tomasz.skawinski@uwr.edu.pl, pkaczmarek@us.edu.pl*

MORPHOLOGY *VERSUS* MOLECULES – ON THE CONFLICT BETWEEN PHYLOGENETIC HYPOTHESES IN SQUAMATE REPTILES

Summary

Squamates are one of the largest groups of extant vertebrates. For many years, their systematics seemed to be well established, yet comprehensive molecular genetics analyses conducted in the XXI century suggest completely different picture of the squamate phylogeny. Traditional morphological data suggest that squamates comprise two main groups – iguanians and scleroglossans. However, molecular data imply that iguanians are deeply nested within Scleroglossa and most closely related to squamates of strikingly different morphology such as monitor lizards, slow worms and snakes. This would suggest a huge amount of convergence either in morphology or gene sequences between many groups of squamates and their closest relatives.

Key words: paleontology, reptiles, squamate evolution, systematics