

КЛАДИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ, ЭВОЛЮЦИЯ И ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

© 2012 г. Н.В. Зеленков

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
e-mail: nzelen@paleo.ru

Общее признание филогенетической систематики (кладистики) связано с ее кажущейся объективностью и адекватностью отражения эволюции в системах, построенных на основании генеалогии. Однако строго монофилетические группы, включающие представителей различного эволюционного уровня, зачастую не имеют собственной истории, и поэтому кладистическая систематика способствует созданию таксонов со смешанной историей, которые не могут считаться естественными объектами. Напротив, парафилетические группы, не приемлемые с позиций кладистики, могут иметь свою собственную эволюционную историю, информация о которой в кладистической системе теряется. Информация о предке не только не заложена в концептуальной основе кладограммы, но и может быть существенно искажена. Поскольку среди ископаемых групп организмов наибольшее распространение имеют парафилетические таксоны, именно палеонтологи, использующие кладистическую методологию, вынуждены чаще всего игнорировать эволюционное содержание биоразнообразия при построении классификаций. В результате этого система перестает служить накоплению знаний об эволюции, а ископаемые организмы перестают играть роль в ее познании.

У всех нас должно быть искреннее желание узнать, почему олуши откладывают только одно яйцо, хотя могли бы два, а не воспользоваться этим фактом как поводом для дебатов.

Р. Докинз

Отсутствие в ископаемом состоянии множества переходных форм между современными организмами представлялось Ч. Дарвину наиболее очевидным и серьезным возражением против теории происхождения видов путем естественного отбора (Дарвин, 2009). Это указывает на то большое значение, которое придавал Дарвин ископаемым, а также объясняет новую и весьма значительную роль, которую играли вымершие организмы в глазах биологов после публикации *Происхождения видов* (напр., Patterson, 1981; Forey, 2004). Хотя ископаемые и до Дарвина классифицировались вместе с современными живот-

ными, после публикации *Происхождения видов* выявление родственных отношений между отдельными ископаемыми, а также между ними и рецентными группами животных стало необходимым условием эволюционной интерпретации биоразнообразия, а сама биологическая эволюция начала рассматриваться, в первую очередь, как филогения организмов.

Первоначально ископаемые организмы исследовались на предмет выявления отношений типа предок-потомок (подобный принцип был положен и в основу единственного филогенетического дерева, изображенного самим Дарвином – Dayrat,

2005); такая практика имела широкое распространение вплоть до второй половины XX в. (Patterson, 1981; Forey, 2004), но уже в конце XIX в. Л. Долло, изучая двоякодышащих рыб, пришел к выводу, что ни один из известных ископаемых и рецентных таксонов не может рассматриваться в качестве предка какого-либо другого (Nelson, 2004). Независимо от работы Долло, подобный подход получил дальнейшее развитие в т. н. филогенетической систематике (кладистике), нацеленной, в отличие от классических эволюционных исследований, не на восстановление отношений типа предок-потомок, а на поиск сестринских групп.

В отличие от эволюционной систематики, господствовавшей до 60-х гг. XX в. и признававшей, что классификация может или даже должна отличаться от генеалогии (напр., Bock, 1977), современная филогенетическая систематика, основы которой были заложены В. Хеннигом (Hennig, 1966), требует, чтобы система была точным отражением генеалогии (выраженной в иерархии сестринских групп). Наглядной иллюстрацией точки зрения, разделяемой сегодня подавляющим большинством биологов, может служить следующее высказывание Дж. Фэрриса: «Чтобы сделать это [отделить систематику от филогении], ... нужно показать, почему Дарвин был не прав, заключая, что лучшее объяснение иерархии живой природы – видообразование и происхождение таксонов путем преобразований, а также почему оба, Дарвин и Хенниг, были не правы, заключая из этого, что естественная система должна быть генеалогической... (Farris, 2000, с. 428)».

Обычно применяемый (особенно в англоязычной литературе) термин «филогенетическая систематика» для обозначения хенниговской методологии не удобен, поскольку последняя подразумевает вполне конкретный способ построения системы, адекватной филогенезу. Более верно будет называть такую систематику кладистической (см. также Несов, 1989; Павлинов, 1990). В.-Е. Райф (Reif, 2009) использует новый термин «филосистематика» для исследовательской программы, согласно которой процедура по определению положения биологического объекта в естественной классификации должна быть тождественна процедуре помещения данного объекта на филогенетическое дерево.

В настоящее время филогенетический анализ, основанный на кладистической методологии, подавляющему большинству исследователей представляется фактически единственным возможным способом изучения филогенеза, а, следовательно, и всей биологической эволюции в целом. Пожалуй, только в ботанике кладистика

рассматривается как альтернатива эволюционной таксономии (напр., Grant, 2003; Nordal, Stedje, 2005). Применительно же к зоологии и палеозоологии, практически любое заключение об эволюции принимается международным научным сообществом только в том случае, если оно выводится на основании результатов филогенетического (кладистического) анализа. Лишь немногие авторы отмечают, что кладограмма недостаточна для реконструкции эволюции признаков и тестирования эволюционных законов и гипотез (напр.: Frumhoff, Reeve, 1994; Cunningham, 1999). При этом, как неоднократно отмечалось (напр., Livezey, 2011), существует пробел между исследователями, занимающимися теорией филогенетических исследований и биологами (а также палеонтологами), вынужденными применять доступные методики в своей работе. В результате этого многие особенности современной кладистической методологии, критикуемые (или, чаще, критиковавшиеся в период становления парадигмы: Bock, 1974, 1977, 1981; Van Valen, 1978; Beatty, 1982; Brothers, 1985 и др.), не учитываются исследователями, практикующими кладистику для построения классификации и изучения эволюции. В частности, принятие т.н. «эволюционной концепции» вида (Wiley, 1981) позволяет рассматривать кладограмму как филогению (см. O'Keefe, Sander, 1999), что противоречит основам кладистической методологии и приводит к чудовищным последствиям в систематике.

Критические публикации в адрес современной филогенетики, хотя и довольно многочисленные, в основном касаются или философских оснований методологии в целом (напр., Песенко, 1989, 1991; Bock, 2004; Rieppel, 2004; Vogt, 2008; Zander, 2011), или ее отдельных принципов (например, принципа «всеобщего свидетельства»: Nelson, 2004; Rieppel, 2009). Критика также часто оказывается направлена против отдельных звеньев в цепи реконструкции филогении: так, например, часто считается, что современный кладизм страдает от недостаточного анализа морфологических признаков (Татаринов, 1984; Rieppel, Kearney, 2002; Wägele, 2004; Sereno, 2007, 2009; Kukalová-Peck, 2008; Assis, 2009; Winther, 2009; Mooi, Gill, 2010; Vogt et al., 2010). Особое место занимают также подходы, критикующие кладистику за неверное или упрощенное толкование ею эволюционного процесса (напр., Расницын, 1988; Hörandl, 2006, 2007; Rasnitsyn, 2006). Также многочисленны работы, посвященные «техническим» проблемам собственно кладистического анализа (напр., Nelson, Platnick, 1981; Павлинов, 1990; Scotland, 1992, 2000; Nixon, Carpenter, 1993; Nelson, 2004;

Wägele, 2004). В свою очередь нам представляется необходимым обратить внимание на тот факт, что кладистическая классификация может быть вполне пригодной для иерархического описания современного разнообразия организмов (см. Van Valen, 1978; Reif, 2009), но способна критическим образом исказить эволюционную информацию при включении в систему ископаемых таксонов. Проблемы вертикальной классификации одновременно современных и ископаемых организмов обсуждались еще на заре становления современных подходов к систематике (напр., Bigelow, 1961). Однако большинство авторов, высказывавшихся против использования филогении в создании классификации (напр., Любичев, 1923; Мейен, 1988; Bigelow, 1961), тем не менее считали филогенетический подход эволюционным. Основная же задача настоящей статьи – обратить особое внимание палеонтологов на незволюционность кладистического метода и, соответственно, филогенетической классификации, построенной с его помощью (см. также Кнох, 1998; Alexander, 2006; Hörandl, 2007, 2010; Zander, 2007, 2011). Проблема филогенетической классификации тесно связана с проблемой филогенетической номенклатуры – данной теме посвящено множество публикаций, и мы не будем останавливаться на этой проблеме (см. Benton, 2000; Brummitt, 2002; Fitzhugh, 2008). Не поддерживая эволюционность кладистической классификации, мы постараемся показать, что системы, построенные на генеалогии с применением методов кладистики, не могут считаться естественными и, что особенно важно, могут иметь только ограниченное применение в палеонтологии.

В настоящей работе не разбираются подробно принципы кладистической методологии – читатель найдет исчерпывающую информацию по этому вопросу в ряде специальных публикаций (напр., Павлинов, 1990, 1998, 2005; Kitching et al., 1998; Williams, Ebach, 2008).

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕЗУМПЦИИ В КЛАДИСТИКЕ

Кладистика по определению оперирует только сестринскими группами, и поэтому разрабатываемые ею филогенетические деревья не содержат информации об отношениях типа предок-потомок (подробнее см. ниже). В связи с этим, возникает вопрос – существует ли у кладистической методологии эволюционная основа? Спор по этому вопросу был начат более тридцати лет назад (напр., Gaffney, 1979; Platnick, 1979; Bock, 1981; Nelson, Platnick, 1981; Patterson, 1982) и, очевидно, не закончен до сих пор (напр., Kluge, 1997; Павлинов, 1998; Brower, 2000; Hörandl, 2007).

Основу кладистической методологии составляет парсимониальный анализ (согласно принципу экономии, из возможных вариантов филогенетических деревьев выбирается наиболее экономное, т.е. содержащее наименьшее количество эволюционных изменений признаков¹). Оппоненты кладистики часто указывают, что эволюция зачастую расточительна, и поэтому принцип экономии не может быть ведущим критерием в выборе филогенетического дерева. Однако кладисты уверены, что презумпции об эволюции не учитываются в парсимониальном анализе (напр., Platnick, 1979; Kitching et al., 1998; Brower, 2000). Наличие факта, противоречащего теории, означает, что либо наблюдение сделано неверно, либо теория не верна. Ошибочные наблюдения в филогенетике – это гомоплазии, т.е. сходства, приобретенные организмами независимо (в результате параллелизмов, эволюционных реверсий или конвергенций) и поэтому не указывающие на родство. Руководствуясь принципом экономии, филогенетик выбирает ту филогенетическую гипотезу, в которой оказывается меньше ошибочных наблюдений (гомоплазий), и больше сходства, унаследованного от общего предка (т.н. синапоморфного). Грубо говоря, наблюдая два сходных организма, исследователь предполагает, пока не доказано обратное, что их сходство является следствием близкого родства. Парсимониальный анализ, таким образом, основан на минимизации неверных наблюдений и не включает предпосылки о том, насколько параллелизмы и конвергенции распространены в природе (Farris, 1983).

Как справедливо отметил А.Я. Павлинов (1998), раз принцип экономии не предполагает натурального соответствия, то и филогенетические деревья, построенные с применением этого принципа, могут не иметь ничего общего с реальными филогениями. В определенной степени это так и есть: ведь чем родственнее группы, тем, с одной стороны, большее число сходств между ними является унаследованным, но одновременно и тем более вероятно, что в этих группах могли возникнуть параллельные эволюционные преобразования (Cain, 1982), которые не могут быть распознаны парсимониальным анализом.

А. Клюге (Kluge, 1997; см. также Wiley, 1975) отмечает, что дарвиновская эволюция в самом

¹ Методы наибольшего правдоподобия, широко применяемые в молекулярной кладистике, включают ту или иную модель эволюции признаков, и в этом смысле могут быть не экономны. Однако выбор между возможными филогенетическими деревьями, построенными с помощью отдельно взятой эволюционной модели, опять же основывается на принципе экономии.

общем виде представляет собой теоретическую основу, без которой кладистические гипотезы не могут быть выдвинуты. При этом используемый кладистикой принцип выделения групп на основании синапоморфного сходства (в противовес «фенетическому» подходу) также подразумевает необходимость некоторого априорного знания о полярности признаков, т. е. основан на предположениях об эволюции (напр., Farris, 1986). В ответ на это Э. Броуэр (Brower, 2000) утверждает, что выявленные сходства и различия между организмами (но не эволюция) суть единственное онтологическое обоснование конструирования кладограмм и выявления таксономических единиц. При этом иерархия рассматривается как эпистомологическая аксиома – неподтверждаемый, но полезный критерий упорядочивания данных (Brower, 2000). **Иерархическая структура** кладистической гипотезы, таким образом, по мнению Броуэра, поддерживается не наличием продвинутых признаков, а экономным распределением переходов между их различными состояниями (см. выше). Нужно заметить, однако, что подобное распределение в современном филогенетическом анализе в конечном счете всегда задается только внешней группой, выбор которой сам по себе представляет эволюционное допущение². При этом нужно иметь в виду, что единой иерархии, к которой часто апеллируют кладисты (Platnick, 1979 и др.), в природе не существует (см. подробнее: Кнох, 1998). Остальные указанные Броуэром особенности кладистического анализа, действительно, независимы от презумпций об эволюции. Здесь, однако, уместно привести высказывание Хеннига, указывавшего, что само «определение концепции филогенетической систематики основано на том факте, что воспроизведение... обычно имеет место только в рамках ограниченных репродуктивных сообществ, генетически изолированных друг от друга», и далее: «Все виды... происходят в результате разделения предшествующих гомогенных репродуктивных сообществ» (Hennig, 1965). Очевидно, таким образом, что

принцип строгой монофилии, постулируемый филогенетической систематикой, отражает представления об ограниченных репродуктивных сообществах как естественных биологических объектах (таксонах в системе понятий СТЭ или «операциональных таксономических единицах» в современной филогенетике), а принцип дихотомического формообразования следует из аллопатрической модели видообразования (см. также Rasnitsyn, 2006). Оба принципа используются и в современной кладистике; если и не в виде предположений об эволюции при сборе и анализе данных (в этом мы согласны с Броуэром: – Brower, 2000), то, по крайней мере, они однозначно заложены в схеме предоставления полученных результатов. Как классическая хенниговская методология, так и современная филогенетика не могут представить полученные данные иначе, чем в свете двух вышеуказанных презумпций. Поэтому несомненно, что значительную роль в успехе кладистической систематики сыграло ее соответствие синтетической теории эволюции (СТЭ), набиравшей популярность в середине XX в. (см. противоположное мнение в работах: Platnick, 1979; Szalay, Bock, 1991). На связь кладизма с СТЭ редко обращают внимание (напр., Rasnitsyn, 2006) – очевидно, ввиду того, что многие приверженцы СТЭ, в том числе, Э. Майр (Mayr, 1974, 1982; Mayr, Bock, 2002), были противниками кладистики.

В связи с вышесказанным важно сделать замечание об иерархии признаков, якобы наблюдаемой в природе и на основе которой строятся кладограммы, вне каких-либо предпосылок об эволюции. Плэтник (Platnick, 1979), а вслед за ним и большинство современных филогенетиков, утверждает, что выделение таксона возможно только на основании менее общего состояния признака. Например, тетраподы выделяются на основании наличия лап – данный признак сам по себе представляет менее общее состояние для признака «наличие конечностей» (Platnick, 1979, с. 544). Данное наблюдение, по Плэтнику, якобы независимо от эволюционных презумпций. Однако это не так. Очевидно, что для того, чтобы знать, что признак «наличие лап» является менее общим состоянием признака «наличие конечностей», мы должны иметь представления о трансформационной серии – о чем писал еще Хенниг (Hennig, 1966). Если у нас нет гипотез о трансформационной серии, то как мы узнаем, что плавники превратились в лапы, а не наоборот? Трансформационная серия может быть выведена на основании различных предпосылок, но все они – предпосылки об эволюции, в которых заложены априорные представления о том, как

² Современные компьютерные программы строят первоначальное филогенетическое древо без использования внешней группы, что подразумевает отсутствие априорных суждений об эволюции. Тем не менее, конечные деревья, используемые для построения суждений об эволюции, практически всегда подразумевают поляризацию признаков на основании включения внешней группы. Броуэр (Brower, 2000) отмечает, что деревья без внешней группы, таким образом, должны представлять собой сущность кладистики. Подобный подход, однако, означает расставание с Хенниговским методом; и современная кладистика в таком случае есть только современная версия численной (фенетической) систематики (напр., Wägele, 2004; Williams, Ebach, 2009).

протекал эволюционный процесс. Таким образом, ввиду того, что предпосылки об эволюции лежат в основе представления результатов³, кладистическая классификация (а также филогенетическая схема), представляющая собой исторический «нарратив», не может использоваться для тестирования по сути лежащих в ее основе более универсальных гипотез об эволюции (см. также: Bock, 1981; Szalay, Bock, 1991; Zander, 2011).

МОНОФИЛИЯ И ПАРАФИЛИЯ

Пожалуй, важнейшее требование (напр., Holmes, 1980; Farris, 1986), предъявляемое кладистической систематикой к классификации, заключается в неприемлемости парафилетических групп, т. е. групп, включающих не всех потомков общего предка. Удаление из системы позвоночных животных традиционных парафилетических групп высокого ранга (например, «насекомоядных» из млекопитающих, «веслоногих» и «ракшеобразных» из птиц), действительно, нужно считать прогрессом систематики XX в., ставшим возможным благодаря внедрению кладистической методологии. Эволюционная систематика (Симпсон, 2006; Bock, 1977; Mayr, 1982) оправдывает выделение парафилетических групп как таксономических единиц по двум причинам: во-первых, парафилетический таксон, такой как Reptilia, отражает степень эволюционной дивергенции (указывая на отличия, скажем, от птиц), и во-вторых, многие парафилетические группы удобны для рассмотрения в качестве предков более продвинутых таксонов (Kitching et al., 1998). Кладистика же утверждает, что признание парафилетических групп способствует потере кладистической информации – не все рыбы оказываются близкородственными, некоторые из рыб более родственны тетраподам. При этом отсутствие у парафилетической группы синапоморфий, с точки зрения кладистики, не позволяет выявить такую группу – ведь получается, что парафилетическая группа выделяется по признакам, которых у ее членов нет (напр., Platnick, 1979; Kitching et al., 1998; Williams, Ebach, 2008a)⁴.

³Фэррис (Farris, 1983) указывает на ряд других презумпций об эволюции, используемых в парсимониальном анализе: возможность обратной эволюции, непостоянство темпов эволюции, несоответствие эволюции отдельных признаков единократным стохастическим процессам.

⁴Кладистическая методология не позволяет рассматривать надвидовые таксоны в качестве предков других надвидовых таксонов (напр., Engelmann, Wiley, 1977; Wiley, 1981; Eldredge, Crascraft, 1980). Однако нужно иметь в виду, что именно по отношению к видам принцип монофилии применим еще в меньшей степени (Willman, 1983; Rieppel, 2010). Тем не менее очевидно, что предковый вид не обязательно идентичен своим потомкам (Клох, 1998, с. 11).

Отметим, что это широко распространенное мнение ошибочно. По-видимому, данная точка зрения берет начало из работы Плэтника (Platnick, 1979), в которой кладограмма (!) трех таксонов, не отличающихся морфологически, изображена как прямая линия (Platnick, 1979, fig. 2). На самом деле кладограмма, построенная для трех таксонов, не имеющих отличий, будет иметь вид неразрешимой трихотомии, что само по себе иллюстрирует то обстоятельство, что кладистический метод сам по себе не позволяет уменьшать число таксонов (т. е. синонимизировать таксоны), если мы заранее не знаем их границ (см. ниже). Выделение любой парафилетической группы основано не на отсутствии признаков, а на комбинации присутствующих и отсутствующих черт. Вполне очевидно, что даже выделение множества математических объектов возможно на основе комбинации признаков. Отсутствие у объекта какого-либо атрибута говорит не меньше о его свойствах, чем его присутствие. Учитывая уникальность эволюционной истории организмов (Zherikhin, 1999), очевидно, что отсутствие признаков несет большую информацию, чем отсутствие того или иного атрибута у математического объекта. В качестве примера приведем примитивных меловых птиц *Jeholornis*, во многом сходных с *Archaeopteryx* и сохранивших, в частности, длинный хвост из многих позвонков. Заявить, что мы не можем распознать данную группу лишь потому, что у них нет оформленного птичьего тела (т. е., что они не входят в состав клады *Ornithothoraces*, характеризующейся укороченным хвостом и более консолидированным туловищем), означает полностью проигнорировать эволюционную информацию. Уникальность этих созданий состоит именно в сохранении длинного костного хвоста, что, несомненно, отражает их морфофункциональную специфику. Редукция хвоста известна у более древних тетрапод, чем *Jeholornis*, и поэтому его сохранение нельзя рассматривать только как отсутствие продвинутого признака – хвост не укоротился лишь потому, что был неотъемлемой функциональной частью локомоторной системы этих птиц. Кладистика утверждает, что при отсутствии продвинутых черт мы не можем установить, к какой филогенетической линии принадлежат члены парафилетической группы. Хотя это и так, но, как будет показано ниже, это может быть невозможно даже в случае, когда кладистические отношения оказываются разрешенными.

Несомненно, что при признании парафилетических групп кладистическая информация теряется. Однако строго уподобляя систему кладо-

грамме, мы зачастую получаем классификацию, лишённую эволюционного содержания. То, что кладограмма не обязательно является отражением филогении – довольно тривиальное положение (напр., Szalay, 1977; Felsenstein, 1978; Van Valen, 1978; Eldredge, Cracraft, 1980; Nelson, Platnick, 1981; Wiley, 1981; Patterson, 1982; Песенко, 1989; Kitching et al., 1998; Walsh, 1998). Однако в связи с данным фактом обычно отмечается, что кладограмма не содержит информации об отношениях типа предок-потомок, суждения о которых по своей сути спекулятивны (но см. ниже), в отличие от объективной иерархии, якобы «присущей» живой природе и отражаемой на кладограмме (напр., Brower, 2000; Williams, Ebach, 2008). Тем не менее важно, что кладограммы не только не учитывают часть эволюционной информации (что само по себе не представляет проблемы), но также могут ее существенно исказить (см. ниже, а также Hörandl, 2006, 2007, 2010). При этом основная проблема состоит в том, что нет такого статистического показателя, на основании которого можно было бы выявить подобное несоответствие полученной топологии кладограммы реальному ходу эволюции. На эту особенность кладограмм в настоящее время практически не обращают внимания, в результате чего кладограмма для современного палеонтолога служит единственным доступным инструментом познания эволюции. В частности, Л. Уитмер (Witmer, 1995) предложил использовать кладистические отношения между современными и ископаемыми таксонами для реконструкции мягких тканей вымерших организмов – подход, ныне крайне широко распространенный.

Веским обоснованием неприемлемости парафилетических таксонов служит представление о том, что *только монофилетическая группа имеет свою историю* и поэтому обладает очевидным преимуществом перед всяческими другими группами (Patterson, 1982). Таким образом, только монофилетические группы представляют собой биологические сущности (естественные группы – Hennig, 1966; Griffiths, 1974; Wiley, 1981; Kitching et al., 1998; Cantino, de Queiroz, 2010), подлежащие классифицированию. Очевидно, что именно представления о монофилетических группах как природных сущностях, обладающих собственной историей, и обусловили успех филогенетической систематики. Здесь необходимо заметить, что возможны разные определения и толкования монофилетической группы (Walsh, 1998); мы в дальнейшем отталкиваемся от кладистического определения, имеющего широчайшее использование

в настоящее время (напр., Kitching et al., 1998) и основанное на топологии кладограмм.

При рассмотрении процесса филогенеза в исторической перспективе становится очевидным, что кажущееся справедливым утверждение о том, что только монофилетические группы имеют свою историю, оказывается ложным. Рассмотрим гипотетический пример. Предположим, что виды A_1 - A_4 (рис. 1, а) представляют собой монофилетическую группу (таксон А), иерархия таксонов внутри которой задается иерархией синапоморфий, т. е. отражает реальную последовательность кладогенетических событий, приведших к формированию таксона А. Предположим, что в исторической перспективе один из видов этого таксона (в нашем примере A_2) дает начало новым видам A_5 и B_1 , при этом B_1 положит начало адаптивной радиации нового таксона Б, морфологически отличного от А (рис. 1, б). Что получается в результате подобного эволюционного события (см. также Zherikhin, 1999; Vasilyeva, Stephenson, 2008; Hörandl, 2006)? В соответствии с требованиями кладистики (т. н. эволюционной концепцией вида) предковый таксон А перестает существовать: он оказывается разбит на таксон А1, включающий A_1 - A_5 и B_1 , таксон А2, включающий A_3 - A_5 и B_1 , и таксон А3, включающий A_3 и A_4 (рис. 1, б). Кладистика не признает парафилетический таксон А при исключении из него таксона Б. Тем не менее, представляется важным, что таксон А может являть собой объективную биологическую реальность и может иметь собственную историю, равно как и таксон Б. Если морфологическое преобразование, связанное с появлением таксона Б, обусловило освоение им новой экологической ниши (рис. 1, в), то вся дальнейшая эволюция Б и морфологические преобразования у его потомков не повлияют на историю таксона А, который сохранит свою предковую адаптацию и будет иметь свою собственную историю; теоретически, он может дать начало еще одному таксону. Также, например, отсутствие эволюционного новшества, характеризующего Б, может стать причиной вымирания таксона А. Совершенно иная история будет у таксона Б, обладающего собственной адаптацией и появившегося в результате адаптивной радиации вида B_1 . Очевидно, что никакой отдельной истории не может быть у таксона А2, несмотря на то, что этот таксон абсолютно корректен генеалогически и отвечает всем требованиям монофилетического таксона в кладистической парадигме.

Очевидно, что в современном разнообразии организмов следует ожидать преобладания монофилетических таксонов (терминальных групп).

Причиной относительной редкости очевидных парафилетических таксонов, вероятно, можно считать конкуренцию между потомками и представителями предковой группы (о чем писал еще Дарвин). Вытеснение промежуточных форм более специализированными как раз и должно приводить к наблюдаемым в современном биоразнообразии хиатусам между таксонами. Данный взгляд, очевидно, не справедлив по отношению к таксонам самого высшего ранга, таким как тип (напр., Gould, 1989), но в данном случае исключение, видимо, только подтверждает правило, поскольку конкуренция между сильно дивергировавшими таксонами в большинстве случаев сводится к минимуму. Современное биоразнообразие животных, таким образом, может быть вполне успешно охарактеризовано монофилетическими группами (Reif, 2009), и подобная классификация, в целом, будет эволюционной. Но как только современные (или аналогичные ископаемые) монофилетические таксоны дают потомков, то становятся парафилетическими, а, следовательно, должны быть исключены из классификации. Поэтому монофилетической будет только та группа, которая не эволюционирует (Van Valen, 1978; Несов, 1989; Песенко, 1991; Brummit, 2002; Mayr, Bock, 2002; Hörandl, 2006, 2007; Rasnitsyn, 2006; Zander, 2007). В связи с этим очевидно, что число парафилетических групп по мере «опускания» вглубь палеонтологической летописи будет расти. Применение кладистических методов в данном случае ничего не дает для понимания эволюции и никаким образом не отражает ее. Отдавая приоритет монофилетическим таксонам (таксон А3 в приведенном выше примере) в ущерб парафилетическим (таксон А) кладистическая методология при анализе ископаемых групп способствует созданию *таксонов со смешанной историей*. В этом смысле неестественность строго генеалогической (филогенетической) классификации кажется очевидной.

Сторонники кладистики могут оспорить вышеприведенное заключение тем, что высшие таксоны (к которым могут быть отнесены группировки видов А и Б) субъективны. Однако в данном вопросе мы согласны с М. Бентоном (Benton, 2000) в том, что реальность (а, следовательно и объективность) надвидовых таксонов состоит в том, что они включают одни виды, но не другие. Это заключение уязвимо для критики и поэтому требует специального пояснения. Л. Вэн Вэйлен (Van Valen, 1978; см. также Brothers, 1985), сходным образом отстаивавший возможность применения парафилетических групп, отмечал, что фрагменты клад, обособленные от других уни-

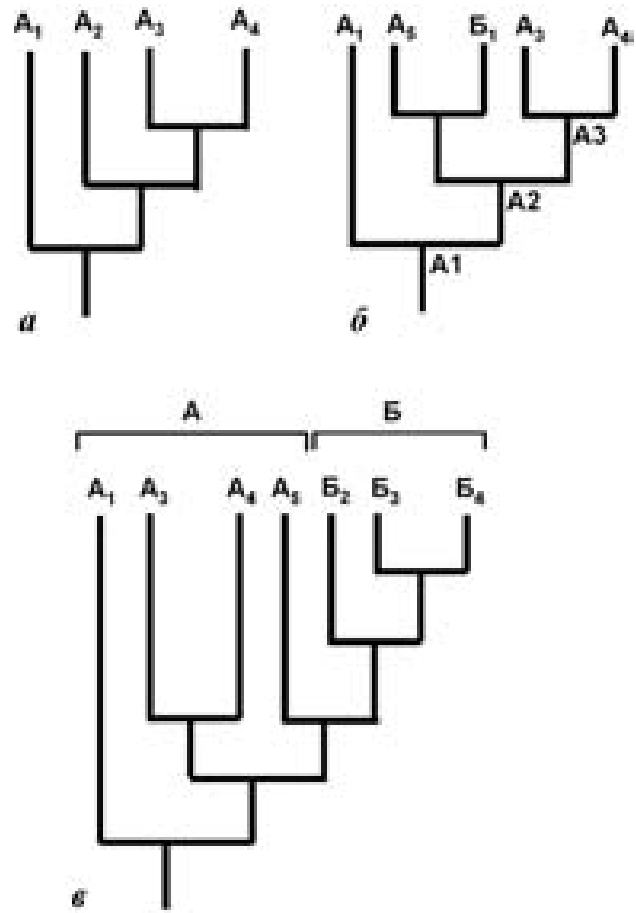


Рис. 1. Преобразование топологии кладограммы при последовательном кладистическом анализе эволюирующей группы, иллюстрирующее создание объектов со смешанной историей: *a* – кладограмма, иллюстрирующая монофилетическую группу, взаимное филогенетическое положение членов которой задается иерархией последовательно возникавших синапоморфий; *b* – та же кладограмма, но после видообразования, в результате которого таксон A_2 разделился на A_5 и B_1 ; *c* – кладограмма, иллюстрирующая дальнейшую эволюцию таксона B_1 , освоившего новую экологическую нишу. Адаптивная радиация предкового таксона B_1 привела к появлению таксонов B_2 , B_3 и B_4 . Обозначения: A_{1-5} , B_{1-4} – гипотетические таксоны; А1–А3 – клады (монофилетические группы).

кальными адаптациями, существуют в природе, а не создаются нами («адаптивно униформные группы существуют в природе даже в отсутствии таксономиста»). Однако в таком случае для операционального выделения таксона требуется, чтобы его адаптивные границы можно было установить. В ряде случаев это может быть так (например, черепахи среди рептилий, пингвины среди птиц). Но очевидно, что для многих таксонов четких адаптивных границ нет (что отмечает и сам Вэн Вэйлен). Кладистика, в отличие от эволюционной систематики, решает эту проблему, заключая, что мы не знаем, что есть таксон заранее, и познаем его только через филогению

(кладограмму). Однако поскольку у надвидовых таксонов А и Б в вышеприведенном примере есть собственные истории, их эволюционная (а, значит, и биологическая) объективность очевидна (см. также Brothers, 1985).

Видение высших таксонов как субъективных группировок полностью соответствует СТЭ, в рамках которой не существует разграничения между макро- и микроэволюцией. Тем не менее, многие современные исследователи склонны проводить качественную грань между этими процессами. Примечателен анализ морфологического разнообразия ископаемых групп, проведенный П. Вагнером (Wagner, 2000), и показавший, что признаки, характеризующие ту или иную кладу, в общем случае, не накапливаются по мере эволюции, а возникают уже в начальный период формирования клад. Результаты изучения современного разнообразия также неоднократно приводили к выводу о том, что интенсивное формообразование – обычное явление в период становления клад (Rabosky, Lovette, 2008). Так, например, недавно Э. Дерриберри с коллегами (Derryberry et al., 2011) заключил, что в истории таксономически богатого и морфологически разнообразного семейства кричащих воробьиных птиц Furnariidae, скорее всего, был этап взрывной диверсификации, а вся дальнейшая эволюция происходила с минимальными морфологическими изменениями (при этом, примечательно, что интенсивность кладогенеза не ослабевала со временем).

Эволюция внутри групп приводит к тому, что в базальной части кладограмм оказывается множество длинных ветвей («гребенок») при относительной редкости монофилетических групп. Примеров подобного рода можно привести множество. Зачастую именно такие группировки примитивных таксонов представляют собой парафилетические группы, выделяемые эволюционной (некладистической) систематикой. В частности, морфологическая филогения уток (Worthy, 2009) демонстрирует парафилию нырков (*Aythya*), если исключить из них крохалиных (*Mergini*). Устранение парафилетического таксона *Aythya* (рис. 2), необходимое с позиций кладистической методологии, противоречит здравому смыслу, и подобное действие, несомненно, лишено эволюционного содержания – *Aythya* представляют собой род уток, характеризующийся сходной морфологией и адаптациями и имеющий свою эволюционную историю. Причиной наблюдаемой частоты парафилетических групп в основаниях филогений может служить потеря синапоморфий (т. е. преобразование их в синапоморфии более инклюзивного таксона) предковой

монофилетической группой при формировании эволюционно продвинутых потомков.

Все вышесказанное справедливо только в том случае, когда удастся установить реальную иерархию монофилетических групп. Однако очевидно, что в ряде случаев кладистическая методология может препятствовать этому. В результате различных ошибок метода монофилетические и парафилетические группы довольно легко могут взаимозаменяться на кладограмме – данный эффект, насколько нам известно, ранее специально не обсуждался критиками кладизма. Так, например, интересно проследить формирование монофилетической группы из примитивных членов клад. Рассмотрим вышеприведенный пример с таксонами А и Б. Вполне вероятно, что в процессе эволюции у членов таксона Б могут сформироваться новые апоморфии, а вымирание эволюционно примитивных членов таксона Б приведет к тому, что синапоморфии, ранее определявшие иерархию внутри таксона А, перестанут влиять на иерархическую структуру таксона Б. Например, иерархия видов таксона А может задаваться прогрессирующим строением челюстного аппарата, позволяющим терминальным таксонам А3 и А4 занимать новые экологические ниши. При формировании таксона Б челюстной аппарат преобразовался таким образом, что определить точную позицию таксона Б в иерархии видов таксона А окажется невозможным. В данном случае сходство, характеризующее предковый таксон А, превратится из симплезиоморфного в синапоморфное, в результате чего таксоны А1, А2, А3 и А4 объединятся в монофилетическую группу А, сестринскую к таксону Б. Возможно, что случаи, подобные этому, весьма распространены, в результате чего многие истинно парафилетические (с точки зрения генеалогии) группы рассматриваются как монофилетические, приводя к частичной согласованности между классическими эволюционными и кладистическими классификациями.

КОНЦЕПЦИЯ ПРЕДКА

Ядро теории эволюции составляют представления о преобразовании одних видов в другие. В связи с этим концепция предкового таксона представляется одной из наиболее существенных составляющих эволюционной биологии. Очевидно, что предков на уровне вида (если принять «эволюционную» концепцию) в современном разнообразии нет. Однако нельзя сомневаться в том, что в ископаемом состоянии существует вероятность (и, возможно, очень большая) найти истинно предковые формы. Например, нет никаких оснований сомневаться, что богатая плиоцен-плейстоценовая

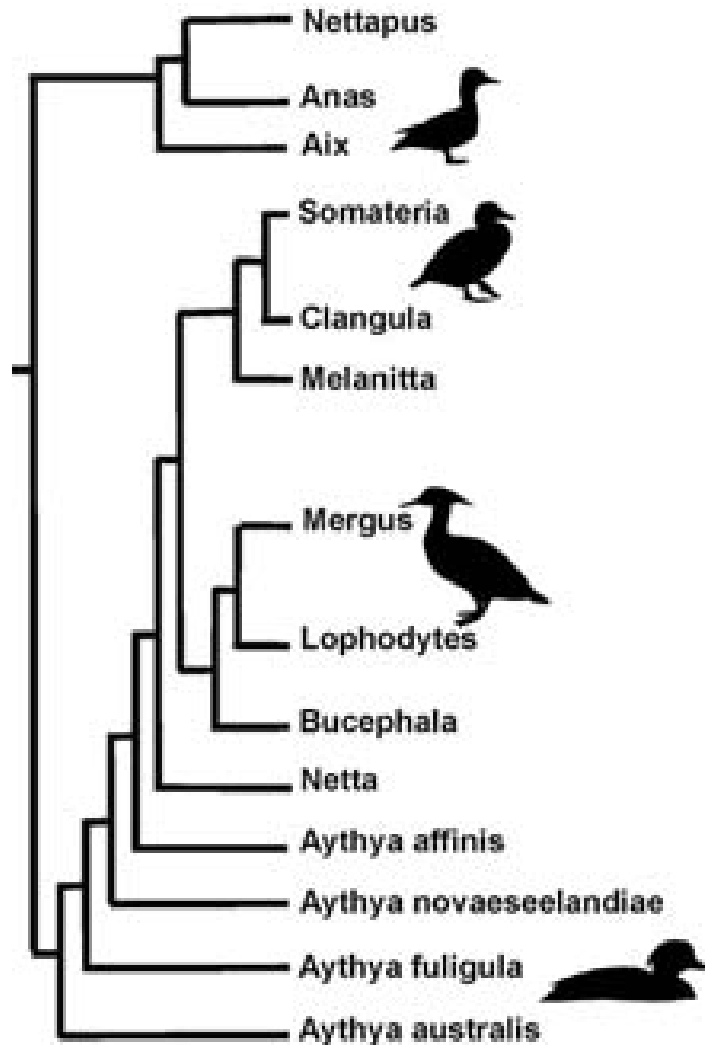


Рис. 2. Кладограмма, иллюстрирующая предполагаемые филогенетические отношения утиных (Aves: Anatidae) на основе анализа морфологических признаков (по: Worthy, 2009, с изменениями).

палеонтологическая летопись мелких млекопитающих наглядно демонстрирует эволюцию в отдельных филетических линиях. При этом массовость имеющегося палеонтологического материала позволяет проследить, как происходит возникновение и закрепление в популяциях новых морфологических признаков (Агаджанян, 2009). Предполагать при этом, что ни одна из известных популяций или видов не является предком какой-либо другой, попросту неэкономно (подробнее о возможности получения информации о предках на основании палеонтологической летописи см.: Gingerich, 1985; Wagner, 1995; Foote, 1996; Foote, Sepkoski, 1999; Fox et al., 1999; O'Keefe, Sander, 1999 и др.).

Разумеется, что для того, чтобы показать, что два таксона связаны взаимоотношениями типа

предок-потомок, нужно продемонстрировать, что в будущем никогда не будет открыт таксон, еще более подходящий на роль предка (Мейен, 1988). Принципиально это невозможно, однако в хорошо изученных группах организмов заключение о том, что некий таксон представляет собой предка другого таксона (см. Wiley, 1981, с. 106), нужно рассматривать как научную гипотезу, которая не может быть верифицирована, но может получить определенную поддержку (Песенко, 1991). Гипотезы с хорошей степенью поддержки представляют собой объективное научное знание; гипотеза о предке, таким образом, должна рассматриваться как важное научное обобщение на данном этапе накопления знания – она полностью отвечает требованиям к научным гипоте-

зам, поскольку может быть легко опровергнута новыми открытиями.

Рассмотрим то, с какими трудностями столкнется кладистика при исследовании форм, между которыми существуют реальные отношения типа предок-потомок (см. также O'Keefe, Sander, 1999; Hörandl, 2006). Обычно кладисты утверждают (напр., Platnick, 1979), что предок не может быть распознан, так как не имеет апоморфий, характеризующих его потомков (см. выше). Так, предположительный предок птиц эволюционного уровня *Archaeopteryx* не имеет признаков, характеризующих птиц, например, пигостиля, и помещается на кладограмме в качестве сестринской группы к птицам (Kitching et al., 1998). Однако, на наш взгляд, более критично для палеонтолога не то, что предок помещается в сестринскую группу, а то, что кладистические методы не позволяют установить, какому из исследуемых таксонов он ближе.

Рассмотрим модельный случай, при этом для простоты примем дихотомический принцип формообразования⁵. Допустим, что некая предковая популяция разделилась на две, одна из которых позднее также дихотомически поделилась, сформировав виды А и Б (рис. 3, а). Такое, например, возможно, если популяция-предок А и Б (назовем ее гипотетическим таксоном «Д» - гипотетическим потому, что до разделения на таксоны А и Б она не может быть идентифицирована и не отличима от таксона В) оказалась изолирована в условиях, отличных от тех, где жила общая предковая популяция, что могло спровоцировать формообразование. Оставшаяся предковая популяция (таксон В) сохранила предковый фенотип (что важно для нашего анализа) и не дала начала другим видам (т. н. почковидное видообразование, см. Hörandl, 2006), но со временем морфологически модифицировалась, превратившись в современный таксон Г. В результате кладистического анализа современные таксоны (А+Б) и Г окажутся сестринскими группами (рис. 3, б). Данная схема корректно отражает иерархию таксонов, между которыми нет отношений типа предок-потомок. Но что будет, если мы включим

в анализ ископаемый таксон В, представляющий собой предковую популяцию для Г? Хотя в рамках биологической концепции вида таксон В неотделим от таксона Г, если между этими формами наблюдается морфологическое различие, палеонтолог несомненно посчитает их различными видами; кроме того, различие между В и Г (даже без учета их видовой обособленности) уже само по себе может стать причиной включения В в филогенетический анализ при обнаружении этой формы в палеонтологической летописи. Возможно, два варианта кладистического решения анализа с учетом таксона В. (1) В и Г могут иметь синапоморфию, отсутствующую у А и Б. Такое возможно, например, в случае реверсии общей апоморфии предковой популяции у А и Б, а также в том случае, если таксон В приобрел эту апоморфию после изоляции популяции Д. В таком случае на кладограмме (рис. 3, в) мы получим два сестринских таксона (А+Б) и (В+Г). (2) если же у таксонов В и Г нет синапоморфий (например, у Г есть аутапоморфии), то мы получим кладограмму с неразрешенными филогенетическими отношениями между В, Г и (А+Б) (Рис. 3, з).

Очевидно, что таксон В в полученных кладограммах – предок таксона Г, но информация об этом не содержится в кладограмме. Кроме того, очевидно, что таксон В (но важно, что не Г) представляет собой предка также таксонов А и Б (в том смысле, что имеет характерный для их предка фенотип), однако из имеющихся кладограмм (рис. 3, в, з) мы не можем сказать не только о том, что он является предком, но и установить, какой из таксонов (В или Г) ближе к общему предку таксонов А и Б. На наш взгляд, именно эта особенность существенно ограничивает использование кладистического метода в реконструкции эволюции. Но, пожалуй, еще интереснее рассмотреть дальнейшую возможную диверсификацию потомков популяций В и Д. Если Г даст начало радиации видов, то таксон В, по сути представляющий предка А и Б, окажется в основании филума, включающего потомков таксона Г (таксоны Е-З; рис. 3, д). Таким образом, современная кладистика не обладает аппаратом, позволяющим обнаруживать близкородственные таксоны в том случае, если они расположены в основании разных филогенетических ветвей. Анализ признаков не всегда способен помочь в данном случае, поскольку таксоны, напрямую унаследовавшие апоморфии предков, не обязательно занимают базальное положение на кладограммах (Зеленков, 2011).

Неспособность выявить предка (или таксона, наиболее близкого к предку) кладистическим методом ставит под сомнение сам метод

⁵ Критики кладистики иногда утверждают, что сохранение предковых видов как отдельных сущностей лишает окружающий мир той иерархической структуры, которая может быть передана в виде кладограмм (напр., Hörandl, 2010). Это утверждение представляется неверным: сохранившаяся часть предкового вида после видообразования продолжает накапливать собственные изменения, которые станут ее апоморфиями (или синапоморфиями потомков). В то же время ряд черт останется неизменным, обусловив общий предковый иерархический уровень (синапоморфии всей клады).

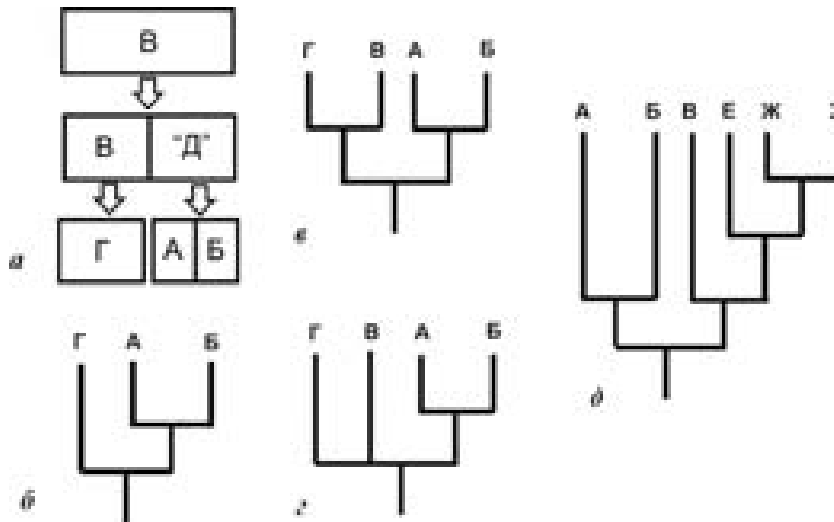


Рис. 3. Искажение информации о предке при кладиристическом анализе: *a* – схема дробления гипотетического предкового таксона В с возникновением таксонов А, Б и Г; *б* – кладиристические отношения между «современными» таксонами А, Б и Г, представляющими собой результат эволюции предкового таксона В; *в, з* – два возможных варианта кладограмм, получающихся при включении в анализ предка (таксона В) и иллюстрирующие невозможность выяснения кладиристическими методами, какой из двух таксонов более родственен кладе А+Б; *д* – кладограмма, иллюстрирующая диверсификацию таксона Г с возникновением таксонов Е, Ж и З; в данном случае таксон В трактуется, как вероятно близкий к предку Е, Ж и З, хотя он также является и предком А+Б.

изучения эволюции на основании кладограммы. Первичность филогении в реконструкции эволюции была очевидна задолго до создания кладистики (напр., Северцов, 1925), однако ввиду отсутствия других объективных методик реконструкции филогении кладиристический анализ сегодня видится единственным путем к изучению эволюции (напр., Harvey, Pagel, 1991). Эмбриогенез, долгое время считавшийся ключом к воссозданию эволюционных преобразований в филогении, ныне не рассматривается как прямое отражение филогенеза, в частности потому, что истинно гомологичные структуры могут формироваться в результате различных механизмов развития, в то время как один и тот же механизм развития может приводить к разным проявлениям формы у взрослых организмов (Hall, 2003).

Примером, иллюстрирующим применение кладиристического подхода к реконструкции эволюции могут служить Strisores, группа птиц, включающая традиционных членов отрядов козодоеобразных и стрижеобразных. Монофилия Strisores поддерживается как морфологической кладистикой, так и молекулярными данными (Maug, 2010, 2011), в то время как внешний вид и внутренняя морфология этих птиц существенно различны. В соответствии с традиционным для морфологической кладистики принципом парсимонии, дневной образ жизни должен был возник-

нуть вторично при возникновении отряда стрижеобразных, поскольку все примитивные члены группы (парафилиетические козодоеобразные) характеризуются ночным образом жизни (Maug, 2010). Тем не менее теоретически возможно, что примитивный для клады признак может проявляться только у филогенетически продвинутых таксонов (Зеленков, 2011). Кроме того, как было показано Р. Скотлэндом (Scotland, 2000), парсимониальный анализ выбирает ту кладограмму из возможных, в которой преобладают плезиоморфии, поскольку при наличии конфликта данных именно группировка признаков в плезиоморфии позволяет минимизировать число эволюционных событий. Из этого важного заключения следует, что минимизация длины кладограммы не означает максимизации согласованности между признаками (Scotland, 2000). В вышеприведенном примере не менее вероятно, что предок Strisores мог вести дневной образ жизни, характерный для подавляющего большинства птиц (Maug, 2010), однако утверждение об этом не может быть сделано на основании одной только кладограммы, поскольку внешняя группа не дает информации о предковом состоянии признаков (Nixon, Carpenter, 1993).

Хотя кладиристический анализ применяется для установления филогенетического положения таксона, на его основании часто делаются также и таксономические заключения. При этом таксо-

номия страдает от вышеуказанных особенностей кладистики еще больше, чем реконструкция эволюции. Кладистическими методами можно показать отнесение находки к определенному таксону только в том случае, если находка оказывается частью его радиации (“nested”). Никакой таксономической информации для отдельно взятого таксона нельзя получить из кладограммы в том случае, если таксон оказывается в положении сестринской группы к ранее определенному таксону. Стоит относить его к ранее выделенному таксону или нет, для сестринских таксонов можно определить только типологически. Но еще хуже обстоит дело в том случае, когда мы имеем дело с формами, являющимися потомками некоей «предковой группы»: как было показано выше, кладистический анализ может неверно распознавать их филогенетическое положение, что означает, что чем примитивнее таксон (т.е., чем больше плезиоморфных признаков он содержит), тем больше вероятность ошибки при установлении его филогенетического положения, поэтому для ископаемых организмов вероятность неверного таксономического решения возрастает с приближением изучаемой формы к основанию ее филогенетической линии (см. также Hörandl, 2006).

НЕЕСТЕСТВЕННОСТЬ КЛАДИСТИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ

Несмотря на пропаганду антиавторитаризма, кладисты склонны апеллировать к авторитету Дарвина (см., например, высказывание Фэрриса выше) при защите филосистематики. Дарвиновская эволюция подразумевает, однако, не только дивергенцию филетических линий, но и их собственную филетическую эволюцию (подробно о несоответствии филогенетической систематики дарвиновским идеям см. Юдин, 1974). Несомненно, что именно преобразование признаков составляет суть эволюции и должно учитываться биологами-систематиками не в меньшей степени, чем анализ топологии кладограммы, представляющей собой только иерархию соответствия между синапоморфиями. Тем не менее, кладистическая методология полностью игнорирует филетическую эволюцию без дивергенции. Такой подход, по-видимому, приемлем для классифицирования организмов, существующих в один момент времени (т. е. когда преобразование признаков у таксонов отсутствует), но при попытке классифицировать организмы, жившие в разные эпохи, филетическая эволюция, играющая важнейшую роль в формировании биологического разнообразия, не может не учитываться. Необходимо обратить внимание, что именно па-

леонтолог, применяя кладистический подход к созданию классификаций, в значительной мере лишает полученную систему эволюционного содержания.

Кроме того, существуют серьезные основания полагать, что филогенетическая систематика, основанная на принципах кладистики (т. н. «новая филогенетика» – Павлинов, 2005), не учитывает не только филетическую компоненту эволюции (о чем шла речь выше), но даже не включает и концепцию родства – основной критерий построения дарвиновской генеалогической системы. Неоднократно отмечалось (см. Nelson, 2004; Williams, Ebach, 2009), что кладистический анализ, по сути, представляет собой современную версию фенетической систематики, поскольку основан только на наборе сходств. Так, например, как можно установить родственные отношения между монофилетическими группами, для каждой из которых характерны взаимоисключающие состояния одного и того же признака (например, АВ имеет состояние 1, а ВС – состояние 2)? Внешняя группа не предоставляет информации (Nixon, Carpenter, 1993) об анцестральном состоянии признака (и, соответственно, об его эволюции) для исследуемой группы организмов: оба наблюдаемых состояния (1 или 2) признака могут быть как примитивными, так и апоморфными. Кладистический анализ при построении дерева в таком случае учитывает только сходство между таксонами. Уильямс и Эбах (Williams, Ebach, 2009) на этом основании считают кладистическую систему искусственной.

Очевидно, что кладистическая методология не позволяет делать заключения о предковых таксонах, даже если такие включены в филогенетический анализ, а также не учитывает филетической эволюции. Из этого следует, что классификация, изометричная кладограмме, имеет очень ограниченное эволюционное содержание. Кроме того, требование классифицировать только строго монофилетические группы способствует созданию объектов со смешанной историей (см. выше). Взаимоотношения между монофилетическими и парафилетическими группами, четко разделяемыми в теории филогенетической систематики, на практике оказываются очень непростыми. Как мы попытались показать выше, однозначно трактовать парафилетические группы как противоречащие идеям эволюции неверно. Э. Кнокс (Кнокс, 1998, с. 24) справедливо отмечает, что парафилетические группы сами по себе не противоречат онтологической структуре природы.

Таким образом, изометричные кладограммам классификации не отвечают требованиям, предъ-

являемым к естественным системам именно ввиду ограниченности заключенной в них эволюционной информации (см. также: Zander, 2011). И хотя существуют разные взгляды на принципы построения естественной системы (напр., Павлинов, 2005, 2011), очевидно, что наиболее существенное требование к ней заключается в том, чтобы она соответствовала действующей парадигме: пока биологическое разнообразие объяснялось актом творения, естественная система должна была отражать именно упорядоченность живых организмов в связи с творением, но после широкого принятия теории биологической эволюции естественная система обязана быть эволюционной (Воск, 1974). Подобная точка зрения соответствует представлению о том, что биологическая классификация (несмотря на единственность филогенетического дерева жизни) не существует в природе (Benton, 2000). Мнение Дж. Симпсона (Симпсон, 2006), утверждавшего, что «нечто, именуемое естественной классификацией» может быть только эволюционным, основано на его же убеждении в том, что «виды существуют, поскольку они эволюировали».

Существуют и другие представления о естественной системе. Вслед за философами науки У. Уэвеллом и Д. Миллем, А.А. Любищев (1923) определяет естественную систему как такую, «где количество свойств объекта, поставленных в функциональную связь с его положением в системе, является максимальным». На этом основании он считает филогенетическую систему (которую он, тем не менее, называет эволюционной) искусственной. Я.И. Старобогатов (1989), часто цитируемый в русскоязычной литературе в связи с данным вопросом, выступал с похожим мнением, определяя искусственную систему как систему, в которой отсутствует возможность прогноза большого числа свойств организмов (в отличие от естественной). Старобогатов отмечает, что концепция естественной системы, основанной на подлинных «внутренних сущностях» объектов, в настоящее время неприемлема. Примечательно однако, что он выводит определение искусственной системы из перечня систем, по его мнению, заведомо искусственных – такой подход к формулировке выглядит логически неверным. Несоответствие филогенетической системы критерию «естественной» часто описывается именно в свете ее недостаточной прогностичности (напр., Песенко, 1991; но см. Farris, 1979). Как удачно заметил Л.А. Несов (1989), кистеперая рыба *Osteolepididae* и серая ворона принадлежат к единой филогенетической линии, но на основе черт строения первой трудно прогно-

зировать свойства второй. Р.К. Бруммит спрашивает: «Разве я – костная рыба?» (Brummitt, 2006). Соглашаясь с подобными утверждениями, стоит отметить, что наибольшим предсказательным потенциалом обладают не филогенетические системы, а те, что построены одновременно с учетом родства и сходства, например, такие, которые включают полифилетические таксоны (Valentine, 1973, с. 101). Таким образом, степень прогностичности системы, особенно в свете широкого распространения параллельной эволюции, не может служить основным критерием ее искусственности. В отличие от предыдущих авторов, мы отмечаем, что искусственность филогенетической системы обусловлена ее несоответствием эволюционной парадигме.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поскольку никто из биологов, очевидно, не будет спорить, что «видообразование и происхождение таксонов путем преобразований – лучшее объяснение иерархии живой природы» (Farris, 2000), **противоречие между сторонниками и противниками кладизма** сводится к вопросу: использовать ли для создания классификации строго только генеалогию? Несомненно, что «естественная система должна быть генеалогической», но *естественна ли сама по себе генеалогическая система?* Как мы попытались показать выше, это может быть не так, даже в том случае, если генеалогия действительно изометрична кладограмме.

Основная задача классификации – суммирование знаний об атрибутах организмов, что служит необходимым условием для применения классификации в других областях биологии, таких как биогеография, эмбриология и палеонтология (Nelson, Platnick, 1981). **Устойчивость классификации** выражается в ее прогностической силе; при этом система, включающая ископаемые организмы, также обязана предсказывать и обобщать наши знания об эволюции. Большинство выделенных кладистическими методами таксонов не могут быть описаны признаками, вследствие чего кладистические классификации не могут служить источником информации и теряют свою прогностическую силу (напр., Benton, 2000), кроме того, они не суммируют никакой биологической информации, кроме генеалогии. Можно сколько угодно долго спорить о философском обосновании той или иной классификационной парадигмы, но до тех пор, пока целью классификации является умножение наших знаний о природе (см. высказывание Докинза в эпиграфе), в основе классификации должны лежать

представления о характере эволюции (как общие, так и частные).

Морфологическая кладистика в настоящее время развивается, в основном, за счет исследований в палеонтологии. Палеонтология же представляет собой один из важнейших инструментов познания эволюции, и ее роль в построении естественной системы организмов не должна занижаться. Тем не менее, как было показано выше, именно палеонтология сильнее всего страдает от неэволюционности кладистики. Чтобы избежать проблем с классификацией ископаемых организмов, было предложено классифицировать формы, жившие в разные геологические эпохи, отдельно (Bigelow, 1961; Crowson, 1970; Griffiths, 1976). Однако поскольку палеонтология демонстрирует нам результаты эволюции, такой подход столь же (если не более) неэволюционен, как и простое совмещение ископаемых и современных форм в кладистической классификации. Один из возможных выходов из данной ситуации представ-

ляется в том, чтобы, как писал У. Бок (Bock, 1977), кладограмма и классификация существовали независимо. Как отмечает Б. Дэйрэт (Dayrat, 2005), отношения типа предок-потомок, составляющие основу дарвиновского представления о древе жизни, можно отразить только в виде филогенетического дерева, но не в виде той или иной классификации. Можно предложить строить кладограммы для форм, живших в одну эпоху, но для аккомодации их в сверхклассификацию или объективно конструируемое филогенетическое дерево необходим какой-то другой неоткрытый пока еще метод. И кто знает, может быть, мы вернемся к деревьям Геккеля, разрешение ветвей которых станет надежнее благодаря кладистическим классификациям, положенным в их основу. Строя подобные деревья, мы сможем перебросить мост между теоретическим (подразумевающей отношения типа предок-потомок) и операциональным (кладистической, в которой предки отсутствуют; Walsh, 1998) определениями монофилии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян А.К. Мелкие млекопитающие плиоцен-плейстоцена Русской равнины. М.: Наука, 2009. 676 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 289).
- Зеленков Н.В. Морфологические гемиплазии в кладистических исследованиях филогении (на примере птиц) // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 7. С. 883–890.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, в 2 кн. Кн. 2: Происхождение видов: Гл. VII–XV. М.: Терра-книжный клуб, 2009. 384 с.
- Любичев А.А. О форме естественной системы организмов // Изв. Биол. инст. Перм. ун-та. 1923. Т. 2. № 3. С. 99–110.
- Мейен С.В. Проблемы филогенетической классификации организмов // Современная палеонтология. Т. 1 / Ред. В.В. Меннер, В.П. Макридин. М.: Недра, 1988. С. 497–511.
- Несов Л.А. Параллелизмы и неравномерности эволюции как факторы, определяющие необходимость различения темпорального, генеалогического и градиентного подхода в систематике // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 206. С. 171–190.
- Павлинов И.Я. Кладистический анализ (методологические проблемы). М.: Изд-во МГУ, 1990. 160 с.
- Павлинов И.Я. К проблеме аксиоматического обоснования эволюционной кладистики // Журн. общей биол. 1998. Т. 59. № 6. С. 586–605.
- Павлинов И.Я. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). М.: КМК, 2005. 391 с.
- Павлинов И.Я. Концепции рациональной систематики в биологии // Журн. общей биол. 2011. Т. 72. № 1. С. 3–26.
- Песенко Ю.А. Методологический анализ систематики. 1. Постановка проблемы, основные методологические школы // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 206. С. 8–119.
- Песенко Ю.А. Методологический анализ систематики. 2. Филогенетические реконструкции как научные гипотезы // Тр. Зоол. ин-та СССР. 1991. Т. 234. С. 61–155.
- Расницын А.П. Филогенетика // Современная палеонтология. Т. 1 / Ред. В.В. Меннер, В.П. Макридин. М.: Недра, 1988. С. 480–497.
- Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса (прогресс, регресс и адаптация). М.: Изд-во Думнова, 1925. 236 с.
- Симпсон Д.Г. Принципы таксономии животных. М.: КМК, 2006. 293 с.
- Старобогатов Я.И. Естественная система, искусственные системы и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 206. С. 191–222.
- Татаринев Л.П. Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн. 1984. № 3. С. 3–16.
- Юдин К.А. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1974. Т. 53. С. 5–29.
- Alexander P.J. Descent and modification in evolutionary systematics // Taxon. 2006. V. 55. № 1. P. 4.
- Assis L.C.S. Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics // Cladistics. 2009. V. 25. № 1. P. 1–17.
- Beatty J. Classes and cladists // Syst. Zool. 1982. V. 31. № 1. P. 25–34.

- Benton M.J.* Stems, nodes, crown clades, and rank-free lists: is Linnaeus dead? // *Biol. Rev.* 2000. V. 75. № 4. P. 633–648.
- Bigelow R.S.* Higher categories and phylogeny // *Syst. Zool.* 1961. V. 10. № 1. P. 86–91.
- Bock W.J.* Philosophical foundations of classical evolutionary classification // *Syst. Zool.* 1974. V. 22. № 4. P. 375–392.
- Bock W.J.* Foundations and methods of evolutionary classification // *Major patterns in vertebrate evolution* / Ed. M.K. Hecht. N.-Y.: Plenum Publ. Co., 1977. P. 851–895.
- Bock W.J.* Functional-adaptive analysis in evolutionary classification // *Amer. Zool.* 1981. V. 21. № 1. P. 5–20.
- Bock W.J.* Explanations in systematics // *Milestones in systematics* / Eds D.M. Williams, P.L. Forey. London: CRC Press, 2004. P. 49–56.
- Brothers D.J.* Species concept, speciation, and higher taxa // *Species and speciation* / Ed. E.S. Vrba. Pretoria: Transvaal Mus., 1985. P. 35–42.
- Brower A.V.Z.* Evolution is not a necessary assumption of cladistics // *Cladistics.* 2000. V. 16. № 1. P. 143–154.
- Brummitt R.K.* How to chop up a tree // *Taxon.* 2002. V. 51. № 1. P. 31–41.
- Brummitt R.K.* Am I a bony fish? // *Taxon.* 2006. V. 55. № 2. P. 268–269.
- Cain A.J.* On homology and convergence // *Problems of phylogenetic reconstruction* / Eds K.A. Joysey, A.E. Friday. London: Acad. Press, 1982. P. 21–74.
- Cantino P.D., de Queiroz K.* International code of phylogenetic nomenclature. Version 4c. 2010. 102 p.
- Crowson R.A.* Classification and biology. London: Atherton Press, 1970. 350 p.
- Cunningham C.W.* Some limitations of ancestral character-state reconstruction when testing evolutionary hypotheses // *Syst. Biol.* 1999. V. 48. № 3. P. 665–674.
- Dayrat B.* Ancestor-descendant relationships and the reconstruction of the Tree of Life // *Paleobiol.* 2005. V. 31. № 3. P. 347–353.
- Derryberry E.P., Claramunt S., Derryberry G.* et al. Lineage diversification and morphological evolution in a large-scale continental radiation: the neotropical ovenbirds and woodcreepers (Aves: Furnariidae) // *Evolution.* 2011. V. 65. № 10. P. 2973–2986.
- Eldredge N., Cracraft J.* Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 1980. 349 p.
- Engelmann G.F., Wiley E.O.* The place of ancestor-descendant relationships in phylogeny reconstruction // *Syst. Zool.* 1977. V. 26. № 1. P. 1–11.
- Farris J.S.* Information content of the phylogenetic system // *Syst. Zool.* 1979. V. 28. № 4. P. 483–519.
- Farris J.S.* The logical basis of phylogenetic analysis / *Advances in Cladistics.* V. 2 / Eds N.I. Platnick, V.A. Funk. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 1983. P. 7–36.
- Farris J.S.* On the boundaries of phylogenetic systematics // *Cladistics.* 1986. V. 2. № 1. P. 14–27.
- Farris J.S.* Paraphyly, outgroups, and transformations // *Cladistics.* 2000. V. 16. № 4. P. 425–429.
- Felsenstein J.* The number of evolutionary trees // *Syst. Zool.* 1978. V. 27. № 1. P. 27–33.
- Fitzhugh K.* Abductive inference: implications for ‘Linnean’ and ‘phylogenetic’ approaches for representing biological systematization // *Evol. Biol.* 2008. V. 35. № 1. P. 52–82.
- Foote M.* On the probability of ancestors in the fossil record // *Paleobiol.* 1996. V. 22. № 2. P. 141–151.
- Foote M., Sepkoski J.J.* Absolute measurements of the completeness of the fossil record // *Nature.* 1999. V. 398. № 6726. P. 415–417.
- Forey P.L.* Systematics and paleontology // *Milestones in systematics* / Eds D.M. Williams, P.L. Forey. London: CRC Press, 2004. P. 149–180.
- Fox D.L., Fisher D.C., Leighton L.R.* Reconstructing phylogeny with and without temporal data // *Science.* 1999. V. 284. № 5421. P. 1816–1819.
- Frumhoff P.C., Reeve H.K.* Using phylogenies to test hypotheses of adaptations: a critique of some current proposals // *Evolution.* 1994. V. 48. № 1. P. 172–180.
- Gaffney E.S.* An introduction to the logic of phylogeny reconstruction // *Phylogenetic analysis and paleontology* / Eds J. Cracraft, N. Eldredge. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 1979. P. 79–111.
- Gingerich P.P.* Species in the fossil record: concepts, trends, and transitions // *Paleobiol.* 1985. V. 11. № 1. P. 27–41.
- Gould S.J.* Wonderful life: The Burgess shale and the nature of history. N.-Y.: W.W. Norton & Co., 1989. 347 p.
- Grant V.* Incongruence between cladistics and taxonomic systems // *Amer. J. Bot.* 2003. V. 90. № 9. P. 1263–1270.
- Griffiths G.C.D.* On the foundations of biological systematics // *Acta Biother.* 1974. V. 23. № 1. P. 85–131.
- Griffiths G.C.D.* The future of Linnaean nomenclature // *Syst. Zool.* 1976. V. 25. № 2. P. 168–173.
- Hall B.K.* Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution // *Biol. Rev.* 2003. V. 78. № 3. P. 409–433.
- Harvey P.H., Pagel M.D.* The comparative method in evolutionary biology. Oxford, N.-Y., Tokyo: Oxford Univ. Press, 1991. 239 p.
- Hennig W.* Phylogenetic systematics // *Ann. Rev. Entomol.* 1965. V. 10. № 1. P. 97–116.
- Hennig W.* Phylogenetic systematics. Urbana: Univ. Ill. Press, 1966. 263 p.
- Holmes E.B.* Reconsideration of some systematic concepts and terms // *Evol. Theor.* 1980. V. 5. № 1. P. 35–87.
- Hörandl E.* Paraphyletic versus monophyletic taxa – evolutionary versus cladistic classifications // *Taxon.* 2006. V. 55. № 3. P. 564–570.
- Hörandl E.* Neglecting evolution is bad taxonomy // *Taxon.* 2007. V. 56. № 1. P. 1–5.
- Hörandl E.* Beyond cladistics: extending evolutionary classifications into deeper time levels // *Taxon.* 2010. V. 59. № 2. P. 345–350.
- Kitching I.J., Forey P.L., Humphries C.J.* et al. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis.* Oxford: Oxford Univ. Press, 1998. 228 p.

- Kluge A.G.* Testability and the refutation and corroboration of cladistic hypotheses // *Cladistics*. 1997. V. 13. № 1. P. 81–96.
- Knox E.B.* The use of hierarchies as organizational models in systematics // *Biol. J. Linn. Soc.* 1998. V. 63. № 1. P. 1–49.
- Kukulová-Peck J.* Phylogeny of higher taxa in Insecta: finding synapomorphies in the extant fauna and separating them from homoplasies // *Evol. Biol.* 2008. V. 35. № 1. P. 4–51.
- Livezey B.* Progress and obstacles in the phylogenetics of modern birds // *Living dinosaurs: the evolutionary history of modern birds* / Eds G. Dyke, G. Kaiser. London: John Wiley and Sons, 2011. P. 117–145.
- Mayr E.* Cladistic analysis or cladistics classification // *Z. Zool. Syst. Evol. Forsch.* 1974. Bd 12. H. 2. S. 94–128.
- Mayr E.* The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance. Cambridge: Belknap Press, 1982. 974 p.
- Mayr E., Bock W.J.* Classifications and other ordering systems // *J. Zool. Syst. Evol. Research*. 2002. V. 40. № 4. P. 169–194.
- Mayr G.* Phylogenetic relationships of the paraphyletic ‘caprimulgiform’ birds (nightjars and allies) // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2010. V. 48. № 2. P. 126–137.
- Mayr G.* Metaves, Mirandornithes, Strisores and other novelties – a critical review of the higher-level phylogeny of neornithine birds // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2011. V. 49. № 1. P. 58–76.
- Mooi R.D., Gill A.C.* Phylogenies without synapomorphies – a crisis in fish systematics: time to show some character // *Zootaxa*. 2010. № 2450. P. 26–40.
- Nelson G.J.* Cladistics: its arrested development // *Milestones in systematics* / Eds D.M. Williams, P.L. Forey. London: CRC Press, 2004. P. 127–147.
- Nelson G.J., Platnick N.I.* Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 1981. 567 p.
- Nixon K.C., Carpenter J.M.* On outgroups // *Cladistics*. 1993. V. 9. № 4. P. 413–426.
- Nordal I., Stedje B.* Paraphyletic taxa should be accepted // *Taxon*. 2005. V. 54. № 1. P. 5–6.
- O’Keefe F.R., Sander P.M.* Paleontological paradigms and inference of phylogenetic pattern: a case study // *Paleobiol.* 1999. V. 25. № 4. P. 518–533.
- Patterson C.* Significance of fossils in determining evolutionary relationships // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1981. V. 12. P. 195–223.
- Patterson C.* Morphological characters and homology // *Problems of phylogenetic reconstruction* / Eds K.A. Joysey, A.E. Friday. London: Acad. Press, 1982. P. 21–74.
- Platnick N.I.* Philosophy and the transformation of cladistics // *Syst. Zool.* 1979. V. 28. № 4. P. 537–546.
- Rabosky D.L., Lovette I.J.* Explosive evolutionary radiations: decreasing speciation or increasing extinction through time // *Evolution*. 2008. V. 62. № 8. P. 1866–1875.
- Rasnitsyn A.P.* Ontology of evolution and methodology of taxonomy // *Paleontol. J.* 2006. V. 40. Suppl. 6. P. S679–S737.
- Reif W.-E.* Problematic issues of cladistics: 25. Fundamental theorems of phylosystematics // *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 2009. V. 252. № 2. P. 145–166.
- Rieppel O.* What happens when the language of science threatens to break down in systematics: a Popperian perspective // *Milestones in systematics* / Eds D.M. Williams, P.L. Forey. London: CRC Press, 2004. P. 57–100.
- Rieppel O.* Total evidence in phylogenetic systematics // *Biol. Philos.* 2009. V. 24. № 5. P. 607–622.
- Rieppel O.* Species monophyly // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2010. V. 48. № 1. P. 1–8.
- Rieppel O., Kearney M.* Similarity // *Biol. J. Linn. Soc.* 2002. V. 75. № 1. P. 59–82.
- Scotland R.W.* Cladistic theory // *Cladistics. A Practical Course in Systematics* / Eds P.L. Forey, C.J. Humphries, I.J. Kitching et al. Oxford: Oxford Univ. Press, 1992. P. 3–13.
- Scotland R.W.* Homology, coding, and three-taxon statement analysis // *Homology and systematics: coding characters for phylogenetic analysis* / Eds R.W. Scotland, R.T. Pennington. London: Taylor and Francis, 2000. P. 145–182.
- Sereno P.C.* Logical basis for morphological characters in phylogenetics // *Cladistics*. 2007. V. 23. № 6. P. 565–587.
- Sereno P.C.* Comparative cladistics // *Cladistics*. 2009. V. 25. № 6. P. 624–659.
- Szalay F.S.* Ancestors, descendants, sister groups and testing of phylogenetic hypotheses // *Syst. Zool.* 1977. V. 26. № 1. P. 12–18.
- Szalay F.S., Bock W. J.* Evolutionary theory and systematics: relationships between process and patterns // *Zeitsch. Zool. Syst. Evol. Forsch.* 1991. V. 29. S. 1–39.
- Valentine J.W.* Coelomate superphyla // *Syst. Zool.* 1973. V. 22. № 2. P. 97–102.
- Van Valen L.* Why not to be a cladist // *Evol. Theory*. 1978. V. 3. P. 285–299.
- Vasilyeva L.N., Stephenson S.L.* The Linnaean hierarchy and ‘extensional thinking’ // *Open Evol. J.* 2008. V. 2. № 1. P. 55–65.
- Vogt L.* The unfalsifiability of cladograms and its consequences // *Cladistics*. 2008. V. 24. № 1. P. 62–73.
- Vogt L., Bartolomaeus T., Giribet G.* The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data // *Cladistics*. 2010. V. 26. № 3. P. 301–325.
- Wagner P.J.* Stratigraphic tests of cladistic hypotheses // *Paleobiol.* 1995. V. 21. № 2. P. 153–178.
- Wagner P.J.* Exhaustion of morphologic character states among fossil taxa // *Evolution*. 2000. V. 54. № 2. P. 365–386.
- Walsh S.L.* The history and semantics of the “monophyly debate” // *Evol. Theory*. 1998. V. 11. P. 307–323.
- Wägele J.-W.* Hennig’s phylogenetic systematics brought up to date // *Milestones in systematics* / Eds D.M. Williams, P.L. Forey. London: CRC Press, 2004. P. 101–125.

- Wiley E.O.* Karl R. Popper, systematics, and classification: a reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists // *Syst. Zool.* 1975. V. 24. № 2. P. 233–243.
- Wiley E.O.* Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. N.-Y.: John Wiley & Sons, 1981. 439 p.
- Williams D.M., Ebach M.C.* Foundations of systematics and biogeography. N.-Y.: Springer, 2008. 309 p.
- Williams D.M., Ebach M.C.* What, exactly, is cladistics? Re-writing the history of systematics and biogeography // *Acta Biotheor.* 2009. V. 57. № 1–2. P. 249–268.
- Willman R.* Biospezies und phylogenetische systematik // *Zeit. Zool. Syst. Evol.* 1983. Bd 21. S. 241–249.
- Winther R.G.* Character analysis in cladistics: abstraction, reification, and the search for objectivity // *Acta Biotheor.* 2009. V. 57. № 1–2. P. 129–162.
- Witmer L.M.* The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils // *Functional morphology in vertebrate paleontology* / Ed. J.J. Thomason. N.-Y.: Cambridge Univ. Press, 1995. P. 19–33.
- Worthy T.H.* Descriptions and phylogenetic relationships of two new genera and four new species of Oligo-Miocene waterfowl (Aves: Anatidae) from Australia // *Zool. J. Linn. Soc.* 2009. V. 156. № 2. P. 411–454.
- Zander R.H.* When biodiversity study and systematics diverge // *Biodiversity.* 2007. V. 8. № 1. P. 43–48.
- Zander R.H.* Structuralism in phylogenetic systematics // *Biol. Theor.* 2011. V. 5. № 4. P. 383–394.
- Zherikhin V.V.* Cladistics in paleontology: problems and constraints // *Proc. 1st Palaeontomol. Conf. Moscow, 1998.* Bratislava: AMBa projects Intern., 1999. P. 193–199.

CLADISTIC ANALYSIS, EVOLUTION AND PALEONTOLOGY

N.V. Zelenkov

The phylogenetic systematics (cladistics) is generally accepted by biologists because the systems built on genealogy apparently adequately and impartially reflect evolution. But monophyletic groups that include taxa of different evolutionary levels may not have their own history, so the cladistic systematics forces biologists to create taxa with mixed history. Such taxa are obviously unnatural. On contrary, paraphyletic groups, never accepted by cladistics, may have evolutionary history. The information on the evolutionary history of such paraphyletic groups is lost in cladistic systems. The information about ancestors is not only neglected by cladistics, but the inclusion of ancestors to the phylogenetic analysis can result in distortion of the true phylogeny. Creating cladisitic classifications, paleontologists have to neglect evolutionary history of taxa more often since the paraphyletic taxa are especially common in the fossil record. Thus when fossils are considered, a cladistic system adds nothing to our understanding of evolution.

**СОВРЕМЕННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ:
КЛАССИЧЕСКИЕ И НОВЕЙШИЕ МЕТОДЫ – 2012**

ISBN 978-5-903825-23-3

Утверждено к печати Ученым советом Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН

СОВРЕМЕННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ: КЛАССИЧЕСКИЕ
И НОВЕЙШИЕ МЕТОДЫ – 2012. Российская академия наук,
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред.
А.Ю. Розанова, А.В. Лопатина, П.Ю. Пархаева. М.: ПИН РАН, 2012.
84 с. (22 илл., 6 таблиц, 5 фототаблиц).

В сборнике представлены статьи молодых палеонтологов, посвященные различным аспектам и методам современной палеонтологии – материалы VIII Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов (Москва, 3–5 октября 2011 г.).

ISBN 978-5-903825-23-3

Научный руководитель школы А.Ю. Розанов

Научный совет школы: А.С. Алексеев
И.С. Барсков
А.В. Лопатин
П.Ю. Пархаев
С.В. Рожнов

ISBN 978-5-903825-23-3

© Коллектив авторов, 2012
© ПИН РАН, 2012
© А.А. Ермаков (обложка)

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. А.А. БОРИСЯКА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
КАФЕДРА ПАЛЕОНТОЛОГИИ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ФАКУЛЬТЕТА
МОСКОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА им. М.В. ЛОМОНОСОВА

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

СЕКЦИЯ ПАЛЕОНТОЛОГИИ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

ПРОГРАММЫ ПРЕЗИДИУМА РАН:

«ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЖИЗНИ И СТАНОВЛЕНИЯ БИОСФЕРЫ»,
«ЖИВАЯ ПРИРОДА: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПРОБЛЕМЫ РАЗВИТИЯ»,
«ПОДДЕРЖКА МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ»

ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ ШКОЛА МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ-ПАЛЕОНТОЛОГОВ

СОВРЕМЕННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ: КЛАССИЧЕСКИЕ И НОВЕЙШИЕ МЕТОДЫ – 2012

VIII ВСЕРОССИЙСКАЯ ШКОЛА – 2011

Ответственные редакторы:
А.Ю. Розанов, А.В. Лопатин, П.Ю. Пархаев



МОСКВА 2012

BORISSIAK PALEONTOLOGICAL INSTITUTE
OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
DEPARTMENT OF PALEONTOLOGY OF THE GEOLOGICAL FACULTY,
MOSCOW STATE UNIVERSITY AFTER M.V. LOMONOSOV
PALEONTOLOGICAL SOCIETY
PALEONTOLOGICAL SECTION OF THE MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS (MOIP)
PROGRAMS OF THE PRESIDUM OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES:
«PROBLEMS OF LIFE ORIGIN AND BIOSPHERE FORMATION»,
«LIVING NATURE: MODERN STATE AND PROBLEMS OF DEVELOPMENT»,
«SUPPORT OF YOUNG SCIENTISTS»
ALL-RUSSIAN SCIENTIFIC SCHOOL FOR YOUNG SCIENTISTS IN PALEONTOLOGY

MODERN PALEONTOLOGY: CLASSICAL AND NEW METHODS – 2012

EIGHTH ALL-RUSSIAN SCHOOL – 2011

Editors: A.Yu. Rozanov, A.V. Lopatin, P.Yu. Parkhaev

MOSCOW 2012

