



УДК 56:57

ЗНАЧЕНИЕ ИСКОПАЕМЫХ ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНИИ

А.О. Аверьянов

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; Кафедра палеонтологии, Геологический факультет, Санкт-Петербургский государственный университет, 16 линия ВО 29, 199178 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: dzharakuduk@mail.ru

РЕЗЮМЕ

Число современных видов организмов составляет примерно 0.5–1% от общего числа когда-либо существовавших видов, которое оценивается в 0.9–1.6 миллиардов. Из этого числа современных видов организмов ученым известно не более 10%. Таким образом, для молекулярной систематики доступна выборка в 0.1% от общего числа видов, что не достаточно для построения адекватной филогении органического мира на видовом уровне молекулярными методами. Метод скрытых интервалов позволяет количественно оценить степень совпадения кладограммы и геологической летописи, что является мощным инструментом независимого тестирования филогенетических гипотез. Близкие высокие значения индексов скрытых интервалов для большого количества современных филогенетических гипотез, свидетельствуют о том, что геологическая летопись адекватна для познания филогении органического мира. Включение ископаемых в филогенетический анализ может кардинально изменить топологию итоговой кладограммы, поскольку они могут нести существенную информацию об утраченной эволюционной истории. Палеонтологические данные являются единственным источником для калибровки молекулярных часов. Две трети истории жизни на планете Земля уже находятся в прошлом. Поэтому познание филогении органического мира без учета палеонтологических данных принципиально невозможно.

Ключевые слова: молекулярная систематика, палеонтология, филогенетический анализ, филогения

THE IMPORTANCE OF FOSSILS IN PHYLOGENY RECONSTRUCTION

A.O. Averianov

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; Department of Paleontology, Geological Faculty, Saint Petersburg State University, 16 liniya VO 29, 199178 Saint Petersburg, Russia; e-mail: dzharakuduk@mail.ru

ABSTRACT

The number of extant species of organisms is approximately 0.5–1% from the total number of species ever lived, which can be estimated as 0.9–1.6 billions. From this number of extant species, only 10% or less is known to the scientists. Thus, a sample of only 0.1% from the total number of species is available for the molecular systematics. This is not enough for an adequate phylogeny of the organic world on the species level based on molecular data. The method of ghost lineages allows quantitative estimation of the fit of the phylogenetic hypotheses to the fossil record. This method is a robust instrument for the testing of the phylogenetic hypothesis. A close coincidence of different measures of ghost lineages for a large number of recent phylogenetic analyses advocates for the adequacy of the fossil record for the understanding of the phylogeny of organic world. Inclusion of fossils into the phylogenetic analysis may dramatically change the topology of the final cladogram, because fossils may bear significant information on the lost evolutionary history. The paleontological data is the only way for calibrating of the molecular clocks. Two thirds of history of life on the Earth is already in the past. Thus, the understanding of the phylogeny of the organic world is not possible without the paleontological data.

Key words: molecular systematics, paleontology, phylogenetic analysis, phylogeny

ВВЕДЕНИЕ

В классической филогенетике XIX в., оформившейся после распространения эволюционной теории Ч. Дарвина, палеонтология играла одну из ведущих ролей. Тогда был сформулирован принцип «тройного параллелизма», согласно которому родословные древа (= филогенетические гипотезы) должны строиться на основе сочетания данных эмбриологии, анатомии и палеонтологии (Hossfeld and Lennart 2003). Процедура построения родословных деревьев при этом не была формализована. В современном кладизме способ определения полярности признаков во многом соответствует принципу «тройного параллелизма» (Brunt 1995). Развитие молекулярной биологии открыло новые перспективы филогенетики. Стало возможно строить филогенетические гипотезы на основе анализа распределения нуклеотидных замещений ДНК и РНК, без привлечения данных о внешней морфологии организмов. Несоответствие некоторых филогенетических гипотез, полученных путем анализа молекулярных и морфологических данных, позволило предположить, что морфологические данные не адекватны для реконструкции филогении, по крайней мере, у млекопитающих (Springer et al. 2007). Широко распространилось убеждение, что адекватная филогения всех организмов может быть построена уже в обозримом будущем исключительно на молекулярных данных. Если морфология не адекватна для реконструкции филогении, что тогда говорить о палеонтологии, оперирующей теми же морфологическими данными, но в гораздо меньшем объеме, поскольку из-за неполноты геологической летописи от вымерших организмов сохраняются почти исключительно твердые части их тела, часто не полностью и далеко не от всех живших на Земле видов. Группы организмов, не имеющих твердых частей тела, либо не известны в ископаемом состоянии, либо представлены исключительно редкими находками. В качестве примера можно привести гребневику (*Stenophora*) – последний тип животных, для которого не была известна палеонтологическая летопись. Сейчас ископаемые гребневики известны по редким отпечаткам в девонских и кембрийских отложениях (Stanley and Stürmer 1983, 1989; Conway Morris and Collins 1996). Так важны ли вообще палеонтологические данные для реконструкции филогении органического мира? В данной работе я попытаюсь показать, что без палеонтологических данных такая задача не выполнима. Для начала необходимо рассмотреть сложный вопрос, какую часть современного разнообразия организмов представляет от былого разнообразия.

РАЗНООБРАЗИЕ СОВРЕМЕННЫХ И ВЫМЕРШИХ ОРГАНИЗМОВ

Количество живущих на нашей планете видов организмов можно оценить только приблизительно. Согласно недавним расчетам (Mora et al. 2011), количество современных видов эукариот составляет 8.7 ± 1.3 миллионов. Из них ученым известно только 14% наземных и 9% океанических видов. Количество вымерших видов оценить еще сложнее. Из-за неполноты геологической летописи палеонтологам известна только небольшая доля существовавших видов. Ясно, что биологическое разнообразие не было постоянным во времени, а постепенно увеличивалось. Согласно принципу дивергентной эволюции Ч. Дарвина, все ныне живущие организмы являются потомками одного «последнего универсального общего предка», жившего 3.5–3.8 миллиардов лет назад (Glansdorff et al. 2008; Theobald 2010). При этом нарастание таксономического разнообразия было не линейным, а колебательным: разнообразие существенно сокращалось в периоды массовых вымираний и затем вновь восстанавливалось. Следует иметь в виду, что некоторые из известных эпизодов массовых «вымираний» могут оказаться артефактами неполноты геологической летописи (Peters and Foote 2001; Smith 2007; Mc Gowan and Smith 2008; Wall et al. 2009). Степень утраты эволюционной истории разных групп при вымираниях оценивается различно (Nee and May 1997; Heard and Mooers 2000).

Кидвелл и Сепкоски (Kidwell and Sepkoski 1999) пытались оценить количество видов морских многоклеточных животных, исходя из следующих параметров: число современных видов (250000), число известных ископаемых видов (200000), возраст древнейшего вида (600 млн. лет), средняя продолжительность существования вида (4 млн. лет). По их расчетам получилось, что общее количество видов морских многоклеточных организмов, существовавших или ныне живущих на Земле равно 18.75 миллионов. Коли-

чество современных видов от общего числа видов составляет всего 1.3%. Эти расчеты не точны, поскольку исходят из предпосылки постоянного количества видов и используют заниженные оценки современного и прошлого разнообразия морской биоты. По другим расчетам (см. обзор в Raup and Stanley 1971), число современных и вымерших видов на Земле может составлять 0.9–1.6 миллиардов. Таким образом, число современных видов организмов составляет порядка 0.5–1% от общего числа видов, когда-либо живших на Земле, и из этого числа ученым известно сейчас только около 10% видов. Очевидно, что доступная молекулярным систематикам выборка в 0.1% от общего числа видов не достаточна для построения адекватной филогении органического мира

на видовом уровне. Адекватность геологической летописи возрастает по мере увеличения ранга таксона (Рис. 1). Если для видов она ничтожна, то для родов и семейств она на порядок выше и именно на этом таксономическом уровне наиболее часто проводятся расчеты динамики разнообразия (Raup 1972; Markov and Korotayev 2007). Возможно, нам уже известна значительная часть существовавших когда-либо типов и классов организмов. Однако открытие новых классов и типов происходит даже среди современных животных (Funch and Kristensen 1995; Bournat et al. 2006). В древности, особенно в палеозое, структурное разнообразие многих групп животных было выше современного. Нельзя также исключать, что существовали особые вымершие типы организмов,

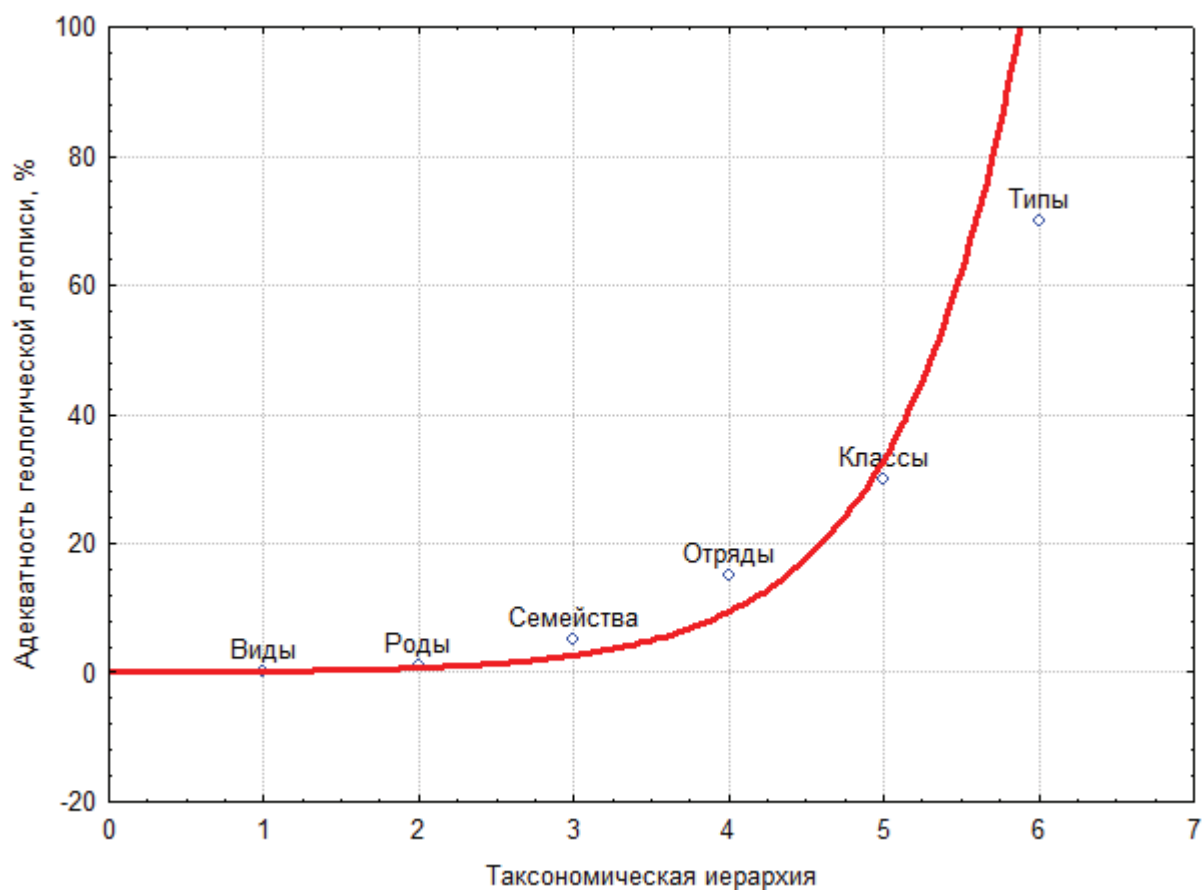


Рис. 1. Примерное соотношение адекватности геологической летописи (процент известного числа таксонов от их предполагаемого общего количества) и ранга таксонов.

Fig. 1. Approximate correlation between the adequacy of the fossil record, specified by the percent of the known fossil taxa from the estimated whole number of fossil taxa, and taxon rank.

не имевших каких-либо твердых частей тела и потому не попавших в геологическую летопись. Если не учитывать последнюю категорию, возможно через 50–100 лет нам будут известны все типы организмов, живущих ныне или сохранившихся в геологической летописи. Значительно больше времени потребуется для открытия всех классов и отрядов. Что касается родов и видов, я думаю, у цивилизации уже не хватит времени для их полной инвентаризации как в современной биоте, так и в геологической летописи. В целом, уже в обозримом будущем может быть получена адекватная филогенетическая гипотеза о связях таксонов крупного ранга (типы, классы). На этом уровне отсутствие данных о вымерших кладах будет, видимо, слабо влиять на адекватность реконструкции. Для более детальных филогенетических гипотез, отсутствие таких данных будет играть все более возрастающее значение по мере уменьшения таксономического ранга анализируемых групп, поскольку выборка доступных для анализа таксонов по сравнению с их общим количеством будет постоянно уменьшаться.

ТЕСТИРОВАНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ГИПОТЕЗ МЕТОДОМ СКРЫТЫХ ИНТЕРВАЛОВ

На основе анализа геологической летописи был разработан метод независимого тестирования филогенетических гипотез, формализованных методами кладистического анализа. Поскольку сестринские группы возникают в результате дивергенции предкового вида, они должны появляться одновременно в геологической летописи (Рис. 2). Однако, поскольку летопись не полна, реальные древнейшие находки сестринских групп обычно датируются разным временем. Разница между этими датировками (вычисляемая в млн. лет) называется скрытым интервалом (ghost lineage; Weishampel 1996). Естественно, чем меньше общая величина скрытых интервалов, тем больше данная филогенетическая гипотеза соответствует геологической летописи. Разработано несколько индексов, позволяющих оценить степень соответствия кладограммы и геологической летописи количественно (Benton et al. 2000; Pol et al. 2004; Angielczyk and Fox 2006; Cavin and Forey 2007; Lelièvre et al. 2008). Понятно, что негативный результат (плохое соответствие кладограммы и

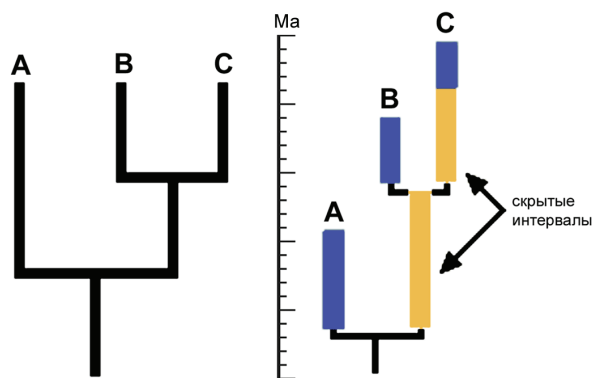


Рис. 2. Филогенетические связи таксонов А, В и С показанные на кладограмме (слева) и на филогенетическом дереве (справа), на котором показаны временная шкала (в млн. лет), стратиграфическое распространение таксонов и скрытые интервалы. В и С и А и В+С — сестринские группы, появляющиеся в одно время в результате дивергенции предкового вида. Скрытый интервал — разница между временем появления двух сестринских групп, наблюдаемым в геологической летописи.

Fig. 2. Phylogenetic relationships between taxa A, B, C exemplified by a cladogram (left) and a phylogenetic tree (right) with a time scale (in Mya), stratigraphic occurrence of taxa, and ghost lineages. B and C and A and B+C are sister taxa that appeared simultaneously by divergence from a common species. The ghost lineage is a differential between the time of appearance of two sister taxa known from the fossil record.

летописи) может быть вызван как недостатками самого филогенетического анализа, так и неполнотой летописи для данной группы организмов. Но позитивный результат (хорошее совпадение кладограммы и летописи) говорит, что наше представление о филогении группы достаточно адекватно. Метод скрытых интервалов позволил прояснить еще один важный вопрос, касающийся полноты геологической летописи. Хотя она далеко не полна, близкие высокие значения индексов скрытых интервалов для большого количества современных филогенетических гипотез, свидетельствуют о том, что геологическая летопись адекватна для познания филогении органического мира (Benton et al. 2000).

ИСКОПАЕМЫЕ В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОМ АНАЛИЗЕ

Неполнота геологической летописи проявляется не только в том, что далеко не все вымершие таксоны в ней представлены, но также и в том,

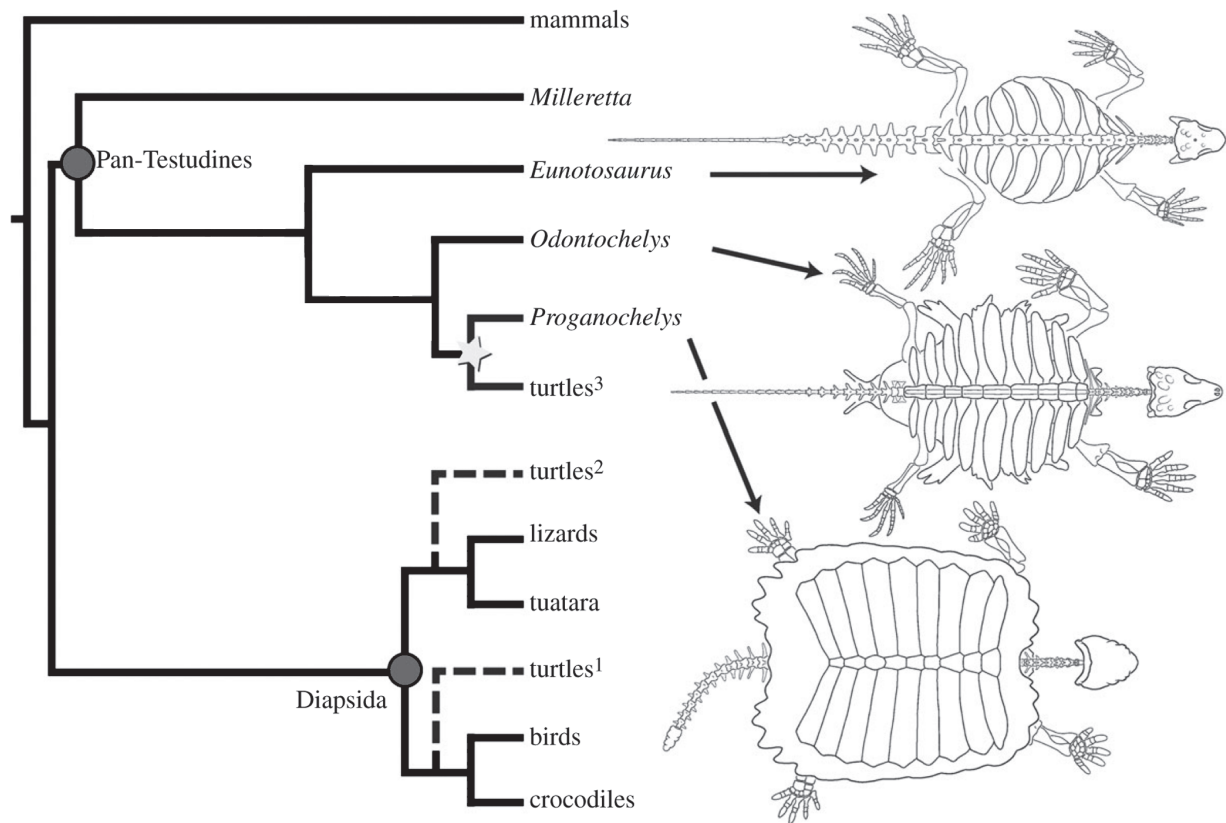


Рис. 3. Филогенетическое положение черепах (по Lyson et al. 2010), согласно молекулярным данным (1), морфологическим данным по современным группам (2) и с учетом ключевых вымерших таксонов (3).

Fig. 3. Phylogenetic relationships of turtles (after Lyson et al. 2010) according to the molecular data (1), morphological data based on modern taxa (2), and morphological data with the key fossil taxa included (3).

что информация об известных ископаемых непоставима по своей полноте с аналогичными современными таксонами. В ископаемом состоянии сохраняются, как правило, только твердые части тела (наружный или внутренний скелет), хотя в последние годы заметно возросло количество находок различных ископаемых с остатками мягких тканей, в отложениях разного возраста, от докембрия до плейстоцена. Более того, многие таксоны известны только по фрагментам скелетов. Например, большинство таксонов мезозойских млекопитающих описано по изолированным зубам или фрагментам челюстей (Luo 2007). Поэтому в филогенетических матрицах, общих для современных и вымерших таксонов, последние характеризуются большой долей неизвестных данных (missing data). Включение таксонов с большим количеством неизвестных данных обыч-

но существенно снижает разрешение итоговой кладограммы (Wiens 2003a, b; Wiens and Morrill 2011). Естественно, ископаемые не могут использоваться в работах по молекулярной филогении, кроме самых поздних находок, возрастом до 300 тыс. лет, в которых возможно сохранение некоторых фрагментов ДНК (я не рассматриваю здесь сомнительные недавние публикации о сохранении белковых молекул у меловых динозавров). Неполнота ископаемых иногда используется как аргумент против включения их в филогенетический анализ наряду с современными таксонами.

Несмотря на неполноту ископаемых, их включение в филогенетический анализ часто может кардинально изменить топологию итоговой кладограммы, поскольку они могут нести существенную информацию об утраченной эволюционной истории группы (Donoghue et al. 1989; Gauthier et

al. 1998; Wilson 1992; Cobbett et al. 2007). В частности, ископаемые могут показывать комбинации признаков, неизвестные для современных организмов. Включение ископаемых может прояснить полярность и пути преобразования конкретных признаков. Связи между современными таксонами иногда трудно установить из-за параллельного развития многих признаков и вымирания промежуточных форм. Ископаемые могут находиться в основании филогенетических линий и заполнять морфологический разрыв между крупными таксонами. В качестве примера можно привести черепа. Сравнение морфологии современных таксонов говорит в пользу их родства с лепидозаврами (*Lepidosauria*), по молекулярным данным они сближаются с архозаврами (*Archosauria*), тогда как анализ ископаемых предковых форм показывает, что они принадлежат совершенно другой группе рептилий (*Parareptilia*), из которой только черепахи дожили до современности (Lyson et al. 2010).

КАЛИБРОВКА МОЛЕКУЛЯРНЫХ ЧАСОВ

Концепция молекулярных часов основана на разной степени нуклеотидных замен конкретных генов у разных организмов. Если уровень нуклеотидных замен, выраженный в процентах, между таксонами А и В в два раза превышает уровень различия между таксонами В и С, то можно предположить, что время дивергенции таксона А и общего предка В+С в два раза больше времени дивергенции таксонов В и С (при условии, что скорость нуклеотидных замен была постоянной). Молекулярные часы сами по себе дают только относительную оценку времени дивергенции таксонов, для абсолютной датировки необходима калибровка молекулярных часов по внешним данным. В качестве таких внешних данных могут выступать только палеонтологические находки (Benton and Donoghue 2007). Применение современных методов, основанных на концепции «свободных» молекулярных часов (*relaxed molecular clock*), позволило сократить временной разрыв между молекулярными оценками дивергенции и палеонтологическими данными (Douzery et al. 2004; Lepage et al. 2007). Частично проблема несоответствия молекулярных и палеонтологических данных о дивергенции таксонов может объясняться тем, что оба метода датировают

разные дивергенции (Archibald and Deutschman 2001). Молекулярный метод дает оценку времени дивергенции генов, носители которых могут не различаться морфологически, а в геологической летописи о появлении новых групп можно судить только при наличии ископаемых остатков их уже вполне сформированных (морфологически) представителей. Ясно, что между первым и вторым событием может пройти достаточно большой промежуток времени.

ПОСЛЕСЛОВИЕ

Органическая жизнь (включая разумную жизнь) известна только на планете Земля. Эволюция жизни тесно связано с развитием Земли и Солнца, появившихся почти одновременно примерно 4.5 млрд. лет назад. Примерно 4 млрд. лет назад на Земле сложились условия, благоприятные для возникновения жизни. Возможно, происхождение жизни является закономерным процессом, неизбежно наступающим при наличии благоприятных условий. Однако, даже если жизнь существует на других планетах, времени существования цивилизации может не хватить, чтобы узнать об этом. Жизнь уже существует на Земле почти 4 млрд. лет, но эволюция Солнца делает условия невозможными для жизни в течение ближайших 2 млрд. лет. Возрастание светимости Солнца в результате термоядерных реакций в его недрах приведет постепенно к испарению океанов на земной поверхности. Примерно через 5 млрд. лет Солнце превратится в красного гиганта, звезду с радиусом, равным нынешнему расстоянию от Земли до Солнца. Еще через млрд. лет Солнце превратится в белого карлика. Земля как физическое тело может существовать в это время, но на этой планете уже никогда не возникнут условия для зарождения новой жизни. Таким образом, две трети истории жизни на Земле уже относятся к прошлому. Современное биологическое разнообразие стремительно сокращается в результате «хозяйственной» деятельности человека. Вымирание, наблюдаемое в наше время, может превысить по масштабам самые крупные массовые вымирания в прошлом. При этом возможности прогрессивной эволюции для многих групп организмов, в первую очередь позвоночных животных, резко сокращаются из-за разрушения биосферы человеком. Отмеченные факторы способствуют

тому, что роль палеонтологических данных для реконструкции филогении органического мира будет только возрастать.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен И.Г. Данилову (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) и П.П. Скучасу (Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург) за прочтение рукописи и высказанные замечания. Работа поддержана грантом Санкт-Петербургского университета (НИР 3.39.148.2011) и Министерства образования и науки РФ (контракт 16.518.11.7070).

ЛИТЕРАТУРА

- Angielczyk K.D. and Fox D.L. 2006.** Exploring new uses for measures of fit of phylogenetic hypotheses to the fossil record. *Paleobiology*, **32**: 147–165.
- Archibald J.D. and Deutschman D.H. 2001.** Quantitative analysis of the timing of the origin and diversification of extant placental orders. *Journal of Mammalian Evolution*, **8**: 107–124.
- Benton M.J. and Donoghue P.C.J. 2007.** Paleontological evidence to date the tree of life. *Molecular Biology and Evolution*, **24**: 889–891.
- Benton M.J., Wills M.A. and Hitchin R. 2000.** Quality of the fossil record through time. *Nature*, **403**: 534–537.
- Bourlat S.J., Juliusdottir T., Lowe C.J., Freeman R., Aronowicz J., Kirschner M., Lander E.S., Thorndyke M., Nakano H., Kohn A., Heyland A., Moroz L.L., Copley R.R. and Telford M.J. 2006.** Deuterostome phylogeny reveals monophyletic chordates and the new phylum Xenoturbellida. *Nature*, **444**: 85–88.
- Bryant H.N. 1995.** The threefold parallelism of Agassiz and Haeckel, and polarity determination in phylogenetic systematics. *Biology and Philosophy*, **10**: 197–217.
- Cavin L. and Forey P.L. 2007.** Using ghost lineages to identify diversification events in the fossil record. *Biology Letters*, **3**: 201–204.
- Cobbett A., Wilkinson M. and Wills M.A. 2007.** Fossils impact as hard as living taxa in parsimony analyses of morphology. *Systematic Biology*, **56**: 753–766.
- Conway Morris S. and Collins D.H. 1996.** Middle Cambrian ctenophores from the Stephen Formation, British Columbia, Canada. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **351**: 279–308.
- Donoghue M.J., Doyle J.A., Gauthier J.A., Kluge A.G. and Rowe T.B. 1989.** The importance of fossils in phylogenetic reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**: 431–460.
- Douzery E.J.P., Snell E.A., Baptiste E., Delsuc F. and Philippe H. 2004.** The timing of eukaryotic evolution: Does a relaxed molecular clock reconcile proteins and fossils? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101**: 15386–15391.
- Funch P. and Kristensen R.M. 1995.** Cycliophora is a new phylum with affinities to Entoprocta and Ectoprocta. *Nature*, **378**: 711–714.
- Gauthier J.A., Kluge A.G. and Rowe T.B. 1988.** Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, **4**: 105–209.
- Glansdorff N., Xu Y. and Labedan B. 2008.** The Last Universal Common Ancestor: emergence, constitution and genetic legacy of an elusive forerunner. *Biology Direct*, **3**: 29.
- Heard S.B. and Mooers A.O. 2000.** Phylogenetically patterned speciation rates and extinction risks change the loss of evolutionary history during extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **267**: 613–620.
- Hossfeld U. and Lennart O. 2003.** The road from Haeckel: the Jena tradition in evolutionary morphology and the origins of “Evo-Devo”. *Biology and Philosophy*, **18**: 285–307.
- Kidwell S. and Sepkoski J.J., Jr. 1999.** The nature of the fossil record. *Paleontological Society Special Publication*, **9**: 61–76.
- Lelièvre H., Bagils R.Z. and Rouget I. 2008.** Temporal information, fossil record and phylogeny. *Comptes Rendus Palevol*, **7**: 27–36.
- Lepage T., Bryant D., Philippe H. and Lartillot N. 2007.** A general comparison of relaxed molecular clock models. *Molecular Biology and Evolution*, **24**: 2669–2680.
- Luo Z.-X. 2007.** Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature*, **450**: 1011–1019.
- Lyson T.R., Bever G.S., Bhullar B.-A.S., Joyce W.G. and Gauthier J.A. 2010.** Transitional fossils and the origin of turtles. *Biology Letters*, **6**: 830–833.
- Markov A.V. and Korotayev A.V. 2007.** Phanerozoic marine biodiversity follows a hyperbolic trend. *Palaeoworld*, **16**: 311–318.
- McGowan A.J. and Smith A.B. 2008.** Are global Phanerozoic marine diversity curves truly global? A study of the relationship between regional rock records and global Phanerozoic marine diversity. *Paleobiology*, **34**: 80–103.
- Mora C., Tittensor D.P., Adl S., Simpson A.G.B. and Worm B. 2011.** How many species are there on Earth and in the Ocean? *PLoS Biol*, **9**: e1001127.
- Nee S. and May R.M. 1997.** Extinction and the loss of evolutionary history. *Science*, **278**: 692–694.
- Peters S.E. and Foote M. 2001.** Biodiversity in the Phanerozoic: a reinterpretation. *Paleobiology*, **27**: 583–601.
- Pol D., Norell M.A. and Siddall M.E. 2004.** Measures of stratigraphic fit to phylogeny and their sensitivity to tree size, tree shape, and scale. *Cladistics*, **20**: 64–75.
- Raup D.M. 1972.** Taxonomic diversity during the Phanerozoic. *Science*, **177**: 1065–1071.

- Raup D.M. and Stanley S.M. 1971.** Principles of Paleontology. San Francisco, Reading, W.H. Freeman & Co. X+388 p.
- Smith A.B. 2007.** Marine diversity through the Phanerozoic: problems and prospects. *Journal of the Geological Society*, **164**: 731–745.
- Springer M.S., Burk-Herrick A., Meredith R., Eizirik E., Teeling E.C., O'Brien S.J. and Murphy W.J. 2007.** The adequacy of morphology for reconstructing the early history of placental mammals. *Systematic Biology*, **56**: 673–684.
- Stanley G.D. and Stürmer W. 1983.** The first fossil ctenophore from the Lower Devonian of West Germany. *Nature*, **303**: 518–520.
- Stanley G.D. and Stürmer W. 1987.** A new fossil ctenophore discovered by X-rays. *Nature*, **328**: 61–63.
- Theobald D.L. 2010.** A formal test of the theory of universal common ancestry. *Nature*, **465**: 219–222.
- Wall P.D., Ivany L.C. and Wilkinson B.H. 2009.** Revisiting Raup: exploring the influence of outcrop area on diversity in light of modern sample-standardization techniques. *Paleobiology*, **35**: 146–167.
- Weishampel D.B. 1996.** Fossils, phylogeny, and discovery: a cladistic study of the history of tree topologies and ghost lineage durations. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**: 191–197.
- Wiens J.J. 2003a.** Incomplete taxa, incomplete characters, and phylogenetic accuracy: is there a missing data problem? *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**: 297–310.
- Wiens J.J. 2003b.** Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. *Systematic Biology*, **52**: 528–538.
- Wiens J.J. and Morrill M.C. 2011.** Missing data in phylogenetic analysis: Reconciling results from simulations and empirical data. *Systematic Biology*, **60**: 719–731.
- Wilson M.V.H. 1992.** Importance for phylogeny of single and multiple stem-group fossil species with examples from freshwater fishes. *Systematic Biology*, **41**: 462–470.