



## Początki królestwa zwierząt – preludium eksplozji kambryjskiej

Aleksander Majchrzyk<sup>1</sup>, Anna Żylińska<sup>1</sup>



A. Majchrzyk



A. Żylińska

**Beginnings of the animal kingdom – prelude to the Cambrian Explosion.** *Prz. Geol.*, 70: 571–580; doi: 10.7306/2022.19

*Abstract.* The Cambrian Explosion is one of the profound evolutionary events in the history of life on Earth when diverse animal phyla burst into existence almost from nowhere. However, despite this sudden appearance, the fossil record and evolutionary history of animals goes much deeper in time into the Neoproterozoic. This contribution reviews the earliest known faunas, their diversity and ecological complexity. Moreover, specimens of Ediacaran biota from the Polish museum collections are briefly presented.

**Keywords:** Cambrian Explosion, Ediacaran, origin of Metazoa

Eksplozja kambryjska jest uważana za jedno z przełomowych i doniosłych wydarzeń w ewolucji życia na Ziemi. W stosunkowo krótkim czasie pojawiły się w zapisie kopalnym niemal wszystkie znane dzisiaj typy zwierząt, a innowacje biologiczne, takie jak wytrącanie mineralnego szkieletu (Kouchinsky, 2012) czy penetrowanie osadu (m.in. Dzik, 2007; Mángano, Buatois, 2017) stały się powszechne. Nagłe i zagadkowe pojawienie się w zapisie kopalnym skamieniałości makroskopowych zostało zauważone już w XIX w., m.in. przez Karola Darwina (1859).

Ogromny wkład w poszerzenie wiedzy o eksplozji kambryjskiej i różnorodności najwcześniejszych faun fanerozoiku, bogatych w niespotykane dzisiaj formy, wniosło odkrycie wielu stanowisk z oknami tafonomicznymi (niem. *Fossilagerstätten*). Są to stanowiska paleontologiczne z dobrze zachowanymi skamieniałościami organizmów bez szkieletów (miękkociałych; ang. *soft-bodied*) lub wyposażonych w szkielet organiczny bądź słabo zmineralizowany, które nie mają szans na fosylizację w normalnych warunkach tafonomicznych (m.in. Niedźwiedzki, 2002; Butterfield, 2003).

Do najlepiej znanych okien tafonomicznych należą łupki z Burgess, odkryte na początku XX w. przez Charlesa Doolittle’a Walcotta w kanadyjskich Górach Skalistych (m.in. Whittington, 1980; Conway Morris, 1992; Śliwiński, Żylińska, 2013), łupki Maotianshan i Chengjiang oraz stanowisko Qingjiang z Chin (m.in. Gabbott i in., 2004; Zhang i in., 2008; Zhao i in., 2010; Fu i in., 2019) czy Sirius Passet na Grenlandii (m.in. Ineson, Peel, 2011; Peel, Ineson, 2011). Szerokim echem odbiło się także odkrycie ordowickiego stanowiska z zachowaną fauną typu Burgess w Maroku (łupki Fezouata, patrz m.in. Van Roy i in., 2015). W Polsce fauna typu Burgess została rozpoznana w utworach kambryjskich syneklizy perybałtyckiej (Lendzion, 1975, 1977; Dzik, Lendzion, 1988; Daley, Legg, 2015) oraz Gór Świętokrzyskich (Masiak, Żylińska, 1994; Żylińska i in., 2019; Zhu i in., 2021).

Skamieniałości organizmów makroskopowych, mimo nagłego pojawienia się zróżnicowanej fauny dopiero podczas eksplozji kambryjskiej, są obecne także we wcześniejszym zapisie kopalnym, w skałach ediakaru (m.in. Erwin i in., 2011). Organizmy ediakarskie stanowią jedną z największych zagadek współczesnej paleontologii; obecnie przypuszcza się, że przynajmniej część z nich należy do królestwa zwierząt (m.in. Xiao, Laflamme, 2009; Bobrovskiy i in., 2018). Neoproterozoiczne znaleziska pokazują, że ewolucja Metazoa zaczęła się znacząco wcześniej niż eksplozja kambryjska, a klucza do zrozumienia początków tej grupy oraz pojawienia się w świecie zwierzęcym różnych innowacji ekologicznych trzeba szukać w ediakarze lub jeszcze wcześniej. By sprostać temu wyzwaniu, we współczesnych badaniach wczesnej ewolucji zwierząt oprócz analiz paleontologicznych są wykorzystywane wysublimowane analizy geochemiczne, takie jak badania biomarkerów (m.in. Bobrovskiy i in., 2018; Zumberge i in., 2018) czy dynamicznie rozwijające się metody molekularne (m.in. Erwin i in., 2011).

W celu zarysowania ewolucyjnych początków królestwa zwierząt dokonano przeglądu najważniejszych i najbardziej reprezentatywnych prac dotyczących najwcześniejszego zapisu kopalnego tej grupy organizmów i widocznych w niej innowacji ewolucyjnych. Analizie poddano również znaleziska organizmów ediakarskich z obszaru Polski i kolekcje takich skamieniałości w krajowych placówkach muzealnych. W jednym z kolejnych numerów *Przełądu Geologicznego* powinien się ukazać artykuł będący niejako kontynuacją i uzupełnieniem niniejszej pracy, dotyczący ewolucji zwierząt w ediakarze w kontekście eksplozji kambryjskiej na tle towarzyszących tym procesom zmian środowiskowych.

### „FAUNA” EDIAKARSKA

Pierwsze skamieniałości datowane na najwyższy prekambr znajdowano już w XIX w. (patrz: Gehling i in.,

<sup>1</sup> Wydział Geologii, Uniwersytet Warszawski, ul. Żwirki i Wigury 93, 02–089 Warszawa; a.majchrzyk@uw.edu.pl; anna.zylin-ska@uw.edu.pl

2000). Najlepiej znane znaleziska skamieniałości sprzed eksplozji kambryjskiej, początkowo błędnie interpretowane jako dolnokambryjskie meduzy, pochodzą ze wzgórz Ediacara w Górach Flindersa w południowej Australii (Sprigg, 1947). Od tego klasycznego stanowiska pochodzi dzisiejsza nazwa ediakaru (ang. *Ediacaran*) – ostatniego okresu neoproterozoiku. Interpretacja znalezionych skamieniałości jako zapisu kopalnego makroskopowych organizmów przed eksplozją kambryjską musiała poczekać do drugiej połowy XX w. (m.in. Glaessner, 1959).

Prawdziwym przełomem w badaniach okazało się odkrycie bogatego w skamieniałości ediakarskich organizmów stanowiska Mistaken Point na Nowej Fundlandii (Misra, 1969). Od tego czasu opisano kilkaset ediakarskich taksonów, lecz ze względu na specyficzną morfologię tych organizmów, bardzo trudną do klasyfikacji w obrębie wyróżnianych współcześnie typów, pojawiły się różne interpretacje dotyczące ich przynależności taksonomicznej. Ze względu na tę niepewność w niniejszym artykule termin fauna, zwyczajowo używany w literaturze do opisu ediakarskich organizmów (m.in. Lendzion, 1975; Jachowicz-Zdanowska, 2014), jest pisany w cudzysłowie.

„Faunę” ediakarską klasyfikowano dotychczas jako ogromne pierwotniaki, przypuszczalnie spokrewnione ze współczesną grupą otwornic *Xenophyophorea* (m.in. Seilacher i in., 2003; Seilacher, 2007), kolonie mikrobów (Grazhdankin, Gerdes, 2007), grzyby (Peterson i in., 2003) czy nawet łądowe porosty (Retallack, 1994, 2013). Swego czasu dużą popularnością cieszyła się hipoteza klasyfikująca organizmy ediakarskie do osobnego, wymarłego królestwa Vendozoa (Seilacher, 1989). Współcześnie przeważa opinia, że „fauna” ediakarska to grupa polifiletyczna (tj. nieposiadająca wspólnego przodka i zawierająca niespokrewnione ze sobą organizmy), przynajmniej częściowo reprezentowana przez organizmy zwierzęce (m.in. Xiao, Laflamme, 2008; Erwin i in., 2011; Bobrovskiy i in., 2018), czyli najwcześniejszych przedstawicieli istniejących dzisiaj typów, lub całkowicie wygasłe linie ewolucyjne. Charakterystyczne dla „fauny” ediakarskiej morfotypy, z nielicznymi wyjątkami (patrz np. Conway Morris, 1993), znikają z zapisu kopalnego na granicy z kambrem. Taki stan rzeczy można wiązać z masowym wymieraniem, gwałtowną wymianą „fauny” na lepiej przystosowane organizmy kambryjskie bądź czynnikami tafonomicznymi (szeroki przegląd tematu, patrz: Laflamme i in., 2013).

Wiedząc, że przynajmniej część organizmów ediakarskich można zaklasyfikować jako zwierzęta, warto przyjrzeć się im bliżej, skupiając się na ich ekologii oraz wykształconych przez nie innowacjach, które odegrały kluczową rolę podczas eksplozji kambryjskiej. Wśród „fauny” ediakarskiej na podstawie morfologii i ekologii jej przedstawicieli można wyróżnić kilka głównych zespołów, które pokrótce opisano w niniejszym artykule od najmłodszego do najstarszego, stopniowo cofając się do samych początków królestwa zwierząt.

### Zespół z Nama

Ten najmłodszy zespół ediakarski jest datowany na 550–538 mln lat (N na ryc. 1). Został najlepiej rozpoznany w dzisiejszej Namibii (m.in. Xiao, Laflamme, 2009; Boag i in., 2016). Skamieniałości zespołu z Nama po raz pierwszy opisał Gürich (1933), profesor uniwersytetów Wrocławskiego i Hamburskiego, który wslawił się m.in. odkryciem kambru w Górach Świętokrzyskich (Gürich, 1892). Znale-

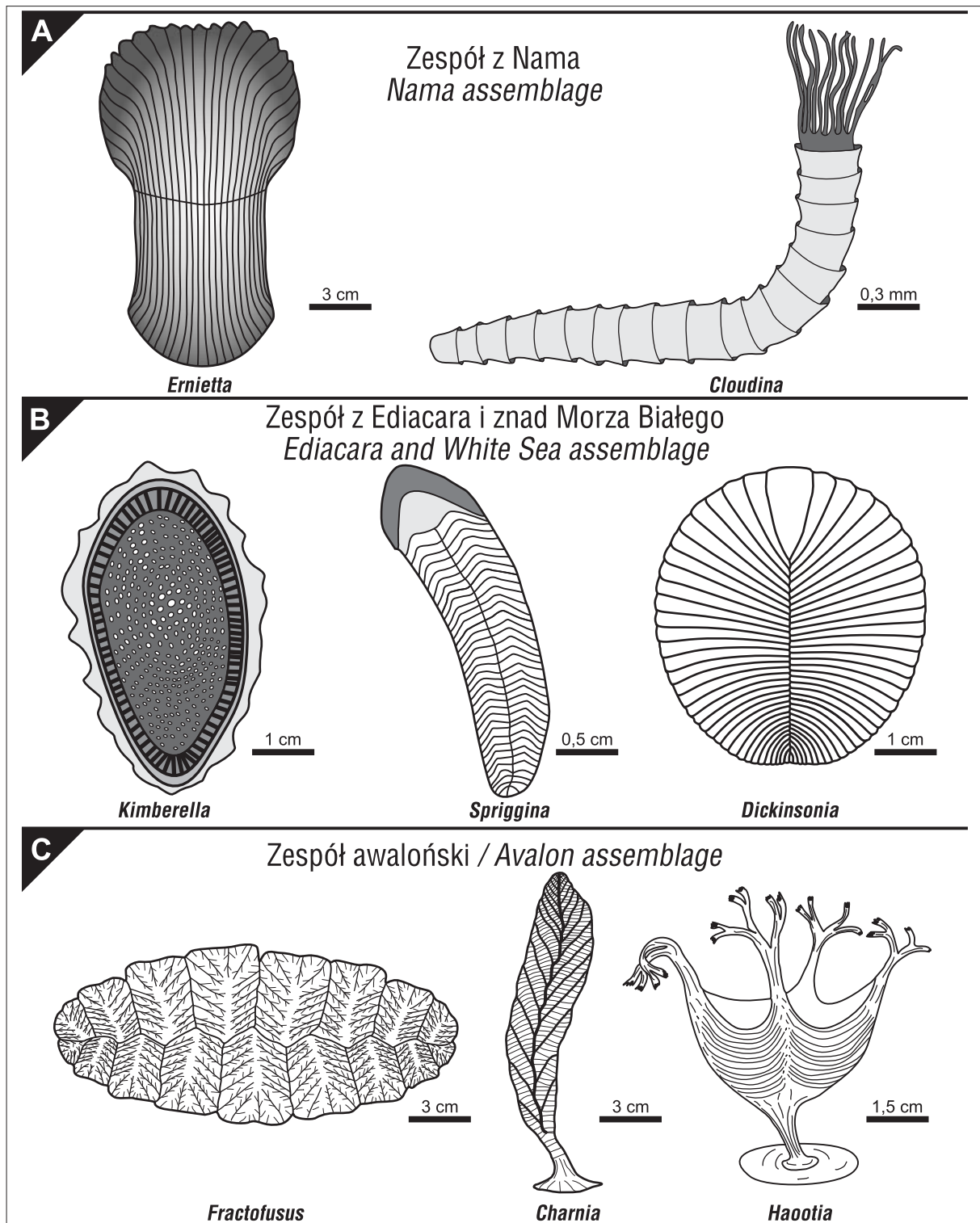
ziska najczęściej znaczące w kontekście ewolucji zwierząt pochodzą ze skał grupy Nama (stąd nazwa) i liczą około 548 mln lat (Penny i in., 2014). Są reprezentowane w szczególności przez pierwsze zwierzęta niewątpliwie wytrącające szkielet mineralny. Najbardziej powszechne są rurkowate skamieniałości organizmów z rodzaju *Cloudina* (ryc. 2A), które na podstawie zachowanych części miękkich uznaje się za spokrewnione prawdopodobnie z pierścienicami (Schiffbauer i in., 2020). Rozpoznano tu także skamieniałości organizmów podobnych do gąbek – *Namapoikia*, a także *Namacalathus* o nietypowej, przypominającej kielich morfologii. Na podstawie zachowanych części miękkich *Namacalathus* zinterpretowano ostatnio jako przedstawiciela grupy Lophotrochozoa, do której należą m.in. mięczaki, ramienionogi czy pierścienice (Shore i in., 2021). Wszystkie te organizmy wytwarzały szkielet z węglanu wapnia.

Penny i in. (2014) oraz Wood i Curtis (2015) opisali ekologię organizmów zespołu z Nama i, co niezwykle znaczące, zaobserwowali, że mogły one tworzyć budowę węglanowe. Są to najstarsze struktury, w których budowie miały udział zwierzęta (Penny i in., 2014). Podstawę tych najstarszych budowli rafowych tworzyły struktury mikrobialne: stromatolity i trombolity. Były one porastane przez liczne, gęsto rozmieszczone osobniki *Cloudina*, które wytwarzały wspólny szkielet, co bezsprzecznie świadczy o ich kolonijnym trybie życia. Oprócz osobników *Cloudina* na górnych powierzchniach struktur rafowych występowały mniej liczne *Namacalathus*. Oba te organizmy najpewniej filtrowały pokarm zawieszony w wodzie. Odmianą niszę zajmowała *Namapoikia*, która preferowała porastanie szczelin i kanałów w strukturach rafowych. W ekosystemie z Nama, mimo jego niewielkiej bioróżnorodności, jest widoczne wykształcenie nisze charakterystycznych dla raf fanerozoicznych, zamieszkiwanych przez organizmy porastające odsłonięte powierzchnie budowli, jak i tzw. organizmy kryptyczne (ang. *cryptic taxa*; Penny i in., 2014; Wood, Curtis, 2015). Podobne zespoły, o morfologii i strukturze przypominającej dzisiejsze rafy, zostały opisane także z Hiszpanii (Álvaro i in., 2020). *Cloudina* została uznana za pionierski organizm tworzący szkielet budowli węglanowej (ang. *frame-building organism*; Álvaro i in., 2020); w porównaniu do struktur z Namibii wydaje się, że nieco większe znaczenie rafotwórcze miała na terenie dzisiejszej Hiszpanii. Zespół rafowy z Hiszpanii jest ponadto wzbogacony o przedstawicieli *Sinotubulites* – jeszcze innego biomineralizującego stworzenia o rurkowanym szkielecie. Co istotne, wyniki badań geochemicznych pokazały, że wspomniane organizmy rafotwórcze i tworzone przez nie budowle rozwijały się wyłącznie w dobrze natlenionych wodach (Tostevin i in., 2016).

Zespół z Nama charakteryzuje się obecnością nie tylko zwierząt biomineralizujących, ale także nie mających szkieletu. Najpowszechniejszym z nich jest workowata *Ernietta* (ryc. 2A), która przypuszczalnie częściowo zagrzebywała się w osadzie, a odsłoniętą częścią ciała pobierała pokarm z wody (Ivantsov i in., 2015a).

W zespole z Nama są obecne także przejawy behawioru i relacji ekologicznych, charakterystycznych przede wszystkim dla późniejszych organizmów kambryjskich. Na szkieletach osobników *Cloudina* znalezionych w Chinach stwierdzono obecność drażnień, zinterpretowanych jako najstarsze przykłady drapieżnictwa (Bengston, Zhao, 1992). Według Grazhdankina i Seilachera (2002) ichnoskamieniałości z Namibii reprezentują przykłady drażnień





**Ryc. 2.** Rekonstrukcje typowych przedstawicieli poszczególnych zespołów „fauny” ediakarskiej  
**Fig. 2.** Reconstructions of typical representatives from particular Ediacaran “fauna” assemblages

odegrały maty mikrobialne. Maty te ograniczały dostęp tlenu do obumarłego ciała, spowalniając jego rozkład, a jednocześnie stabilizowały osad, umożliwiając wytworzenie się swoistej „maski”, dzięki której zachowywał się odcisk organizmu (Butterfield, 2003; szeroki opis tematu, patrz: Dzik, 2003).

Hipoteza o przynależności ediakarskich organizmów do królestwa zwierząt została w ostatnich latach niezwykle wzmocniona poprzez wyniki badań biomarkerów w zespole

„fauny” ediakarskiej znad Morza Białego (Bobrovskiy i in., 2018). Okazało się, że skamieniałości należące do dobrze rozpoznanego rodzaju *Dickinsonia* charakteryzują się bardzo wysokim stężeniem lipidów (tłuszcz) z grupy cholesteroloidów. Taki rozkład związków chemicznych jest charakterystyczny jedynie dla zwierząt, co jest cechą bezpośrednio wskazującą na przynależność *Dickinsonia* do tego królestwa. Z kolei w tle skalnym badanych sukcesji były obecne głównie biomarkery świadczące o występo-

waniu glonów. Obserwacje te dowodzą, że zwierzęta były obecne w ekosystemach już ok. 558 mln lat temu (Bobrovskiy i in., 2018), a ich początków należy szukać jeszcze wcześniej.

Warto przyrzeć się również wewnętrznemu zróżnicowaniu zespołu biotycznego z Ediacara i znad Morza Białego. Odpowiednim jego przykładem jest asocjacja organizmów z Podola (Ukraina). Dzięki dokładnym datowaniom warstw bentonitu, współwystępujących ze skamieniałościami zachowanymi na Podolu, oszacowano, że organizmy te żyły ~556,78–555,4 mln lat temu (Soldatenko i in., 2019). Interwał ten wpisuje się w przedział czasowy występowania zespołu organizmów znad Morza Białego, do którego zazwyczaj są zaliczane organizmy z Podola (m.in. Shen i in., 2008; Nesterovsky i in., 2018). Skały ediakaru z Podola są bogate w makro- i ichnoskamieniałości, a łączna liczba opisanych gatunków przekracza 200 (część z nich wymaga rewizji; Ivanstov i in., 2015b). „Fauna” z Podola, mimo podobnego wieku do zespołów biotycznych znad Morza Białego czy Australii oraz występowania wspólnych z tymi obszarami taksonów, takich jak *Kimberella* czy *Dickinsonia* (Shen i in., 2008; Nesterovsky i in., 2018), jest wyraźnie endemiczna (Ivanstov i in., 2015b; Grytsenko, 2020). Skamieniałościami charakterystycznymi dla tego obszaru są m.in. *Nemiana simplex* (dawniej interpretowana jako jamochłon, obecnie jako kolonie sinic), *Podolimirus* (blisko spokrewniony z *Dickinsonia*; Dzik, Martyshyn, 2015) czy *Finkoella* (możliwy najstarszy krewniak osłonicy; Martyshyn, Uchman, 2021). Soldatenko i in. (2019) zwracają ponadto uwagę na dominację w makrofaunie Podola nieco bardziej prymitywnych morfotypów (należących głównie do zwierząt osiadłych) niż te najczęściej pojawiające się w zespołach znad Morza Białego, a także na pewne podobieństwo taksonomiczne (m.in. częste współwystępowanie taksonów, jak *Intrites punctatus*) ze stratygraficznie wcześniejszym, awalońskim zespołem biotycznym. Analiza „faun” znad Morza Białego prowadzi do wniosku, że ediakarskie zespoły biotyczne charakteryzowały się zmiennością nie tylko w czasie, ale również ze względu na położenie paleogeograficzne i wynikające z niego warunki środowiskowe.

### Zespół awaloński

Jest to najstarszy ze wszystkich ediakarskich zespołów biotycznych, reprezentowany przez najwcześniejsze makroskamieniałości organizmów zaklasyfikowanych jako zwierzęta. Zespół awaloński (A na ryc. 1) najlepiej rozpoznano w południowo-wschodniej Nowej Fundlandii na Półwyspie Avalon (stąd nazwa zespołu). Jego wiek jest datowany na ok. 575–560 mln lat (Xiao, Laflamme, 2009; Boag i in., 2016). Skamieniałości tego typu są znane także ze stanowiska Charnwood Forest w Wielkiej Brytanii.

Wydaje się, że zespół awaloński składał się wyłącznie z organizmów sesylnych (osiadłych), gdyż odnotowano tylko nieliczne, niejednoznaczne skamieniałości śladowe, mogące świadczyć o aktywnym poruszaniu się zwierząt po dnie morskim (Liu i in., 2015). Dominowały organizmy złożone z „rurek” rozgałęziających się od centralnej „kolumny” lub dysku bazalnego na zasadzie fraktala (Narbonne, 2004; Xiao, Laflamme, 2009). Organizmy te na podstawie kształtu, przypominającego nieco współczesne pióra morskie, są łączone w grupę Rangeomorpha z najpospolitszymi przedstawicielami, takimi jak: *Charnia*, *Rangea* czy *Fractofusus* (Narbonne, 2004; ryc. 2C).

Oprócz pozornego podobieństwa nie mają nic wspólnego z jamochłonami, a ich pozycja systematyczna pozostaje niepewna (patrz np. Narbonne, 2004). Co ciekawe, w zespole awalońskim zidentyfikowano również prawdopodobne skamieniałości właściwych jamochłonów, tj. *Haootia* (ryc. 2C). Organizm ten miał czteropromienną symetrię oraz włókna mięśniowe charakterystyczne właśnie dla jamochłonów, zwłaszcza dla grupy Staurozoa (Liu i in., 2014). Jest to najstarszy przykład zachowania się tego typu tkanek w zapisie kopalnym.

Morfologia większości rangeomorfów może sugerować, że prowadziły tryb życia filtratorów, jednak w zachowanych ich szczątkach nie zaobserwowano porów umożliwiających wchłanianie pokarmu. Bardziej prawdopodobna wydaje się koncepcja, że były to organizmy osmotroficzne, tj. absorbujące substancje odżywcze przez zewnętrzną membranę na zasadzie różnicy stężeń, czyli osmozy (Liu i in., 2015).

Udało się również rozpoznać strategie rozrodcze ówczesnych organizmów – Mitchel i in. (2015) na podstawie rozkładu przestrzennego szczątków *Fractofusus* (ryc. 2C) postulują obecność dwóch strategii rozrodczych. W celu zasiedlenia nowych obszarów *Fractofusus* wypuszczał zarodniki roznoszone przez ruch wody, co może sugerować zarówno płciowy, jak i bezpłciowy sposób rozmnażania. Natomiast gdy larwa osiadała w nowym miejscu, organizm zaczynał rozmnażanie bezpłciowe poprzez pączkowanie, co umożliwiała szybkie zasiedlenie nowego obszaru.

Stanowisko Mistaken Point w południowo-wschodniej Nowej Fundlandii obfituje w skamieniałości zespołu awalońskiego, bardzo wiernie zachowane *in situ* dzięki przykryciu przez warstwy popiołów wulkanicznych. Taki stan zachowania pozwolił lepiej przyrzeć się strukturze ówczesnego ekosystemu (Clapham i in., 2003; obszerny opis zespołu awalońskiego i jego ekologii, patrz: Liu i in., 2015). Jest on zadziwiająco podobny do współczesnych ekosystemów głębokiego szelfu. Nie odbiega od nich pod względem bogactwa i zróżnicowania gatunkowego czy zagęszczenia osobników, a różni się jedynie liczbą interakcji międzygatunkowych (Clapham i in., 2003). Pokazuje to, że najwcześniejsze zespoły zwierzęce charakteryzowały się uniwersalnymi cechami, widocznymi także w dzisiejszych ekosystemach.

## KU POCZĄTKOM ZAPISU KOPALNEGO

### Zespół Doushantuo i Lantian

Do tej pory nie znaleziono pewnych makroskamieniałości zwierzęcych starszych od zespołu awalońskiego. Istnieją jednak przesłanki, że zapis kopalny Metazoa może sięgać jeszcze dalej w przeszłość. Rozpoznano bowiem mikroskamieniałości interpretowane jako zwierzęce, pochodzące z wcześniejszego interwału stratygraficznego. Znaleziono je w odsłaniającej się w południowych Chinach formacji Doushantuo (m.in. Chen J.Y. i in., 2004; Jiang i in., 2011). Datowania skał formacji dają wyniki w szerokim zakresie – od 572 do 609 mln lat (D na ryc. 1), przy czym te wskazujące na wiek ok. 600 mln lat wydają się najbardziej prawdopodobne (m.in. Cunningham i in., 2017).

Skamieniałości znajdują się w dolomitach i są sfosfatyzowane, dzięki czemu niezwykle dobrze zachowały się ich detale, nawet w skali pojedynczych komórek lub struktur wewnątrzkomórkowych (Chen J.Y. i in., 2009; Hultgren

i in., 2011; Chen L. i in., 2014). Znaczna część znalezisk jest reprezentowana przez zespoły komórek występujące w cystach przetrwalnikowych. Znaleziska te zinterpretowano jako embriony zwierzęce o różnych stadiach rozwoju (m.in. Chen J.Y. i in., 2009). Zazwyczaj zawierają one kilkadziesiąt komórek, choć zdarzają się okazy ze znacznie większą ich liczbą. Stwierdzono, że mają one wiele cech świadczących o przynależności do Metazoa, a nawet do Bilateria (Chen J.Y. i in., 2009). W zespole oprócz embrionów opisano także *Vernanimalcula*, organizm o złożonej budowie (obecność jamy ciała, elementów przewodu pokarmowego, narządów zmysłu), zinterpretowany jako zwierzę dwubocznie symetryczne (Chen J.Y. i in., 2004). Część skamieniałości przypisano bardziej zaawansowanym jamochłonom i gąbkom (Li i in., 1998; Chen J.Y. i in.; 2002; Yin i in., 2015). Warto zwrócić uwagę, że przedstawiciele zespołu Doushantuo charakteryzują się bardzo małymi rozmiarami, rzędu kilku milimetrów.

Znaleziska z formacji Doushantuo mają wielką wagę dla ewolucji Metazoa, jednak są różnie interpretowane, a ich zwierzęca afiliacja bywa podważana (m.in. Hultgren i in., 2011; Cunningham i in., 2017). Przykładem może być dyskusja na temat przynależności do zwierząt *Vernanimalcula* (Chen J.Y. i in., 2004; Bengston i in., 2012; Petryshyn i in., 2013). Według Cunninghama i in. (2017) interpretacja zespołu Doushantuo jako przedstawicieli Metazoa jest możliwa, niemniej prezentowane dowody nie są wystarczające, aby wykluczyć inne poglądy.

Niejednoznaczne znaleziska podobnego wieku do tych z Doushantuo można znaleźć w formacji Lantian, datowanej na ok. 602 mln lat, również znajdującej się w Chinach (Yang i in., 2022). Są to skamieniałości wielokomórkowych eukariontów (jądrowców), które uległy uwęgleniu i kompacji w czarnych łupkach. Zespół Lantian jest zdominowany przez makroskopowe glony (długości kilku centymetrów), jednak występują w nim także okazy o niejasnych powiązaniach, czasem interpretowane jako prawdopodobne zwierzęta (Yuan i in., 2011; Wan i in., 2016). Przykładem mogą być organizmy z rodzaju *Lantianella*, o stożkowatym pokroju, u których stwierdzono obecność takich struktur, jak czułki czy przyczepy służące do utrzymywania się na dnie (Wan i in., 2016). Cechy te zdają się wskazywać na przynależność do grupy zwierząt bliskich jamochłonom, jednak bez wnikliwych badań systematyka tych znalezisk pozostaje niepewna (Wan i in., 2016). Zespół Doushantuo i Lantian, mimo kontrowersji, obejmuje najstarsze skamieniałości strukturalne o prawdopodobnej przynależności do Metazoa.

### Biomarkery gąbek

Okazuje się, że zapis kopalny zwierząt nie kończy się na zespole Doushantuo i Lantian. Podobnie jak w opisanym w tym artykule przypadku *Dickinsonia*, z pomocą przychodzą dane biochemiczne, a konkretnie biomarkery gąbek (Love i in., 2009; Zumberge i in., 2018). Obok płaskowców (Placozoa), gąbki (Porifera) są uznawane za jedno z najprościej zorganizowanych grup zwierząt (Srivastava i in., 2008), nie wykształcających nawet tkanek. Wyniki badań genetycznych wskazują, że są one najbardziej pierwotną grupą zwierząt, tj. taką, która najwcześniej oddzieliła się od linii ewolucyjnej prowadzącej do reszty zwierząt (Erwin i in., 2011). W związku z tym jej zapis kopalny powinien sięgać najgłębiej w czasie. Z tymi obser-

wacjami są zgodne wyniki badań śladów chemicznych Porifera. W utworach nadgrupy Huqf w Omanie znaleziono wiele biomarkerów z grupy steraanów, produkowanych m.in. przez dzisiejsze gąbki z gromady Demospongiae (Love i in., 2009; Zumberge i in., 2018). Najstarsze biomarkery, które można przypisać wyłącznie do gąbek, pochodzą z kriogenu, z okresu pomiędzy zlodowaceniami Sturt i Marino – 660–635 mln lat temu (ryc. 1; Zumberge i in., 2018). Prawdopodobne, lecz dyskusyjne, ślady biochemiczne Porifera są znane z jeszcze starszych skał, liczących nawet 800 mln lat (Brocks i in., 2015).

### POZA ZAPISEM KOPALNYM

Informacji o najwcześniejszej ewolucji zwierząt nie znajdziemy, paradoksalnie, w skałach, tylko badając żyjące teraz organizmy i ich genomy. Współczesna filogenetyka, tj. nauka badająca pochodzenie ewolucyjne i pokrewieństwo organizmów, jest w dużej mierze oparta na badaniu podobieństw genomów organizmów i ich grup, gdyż jest to metoda mniej subiektywna i dokładniejsza niż analiza różnic morfologicznych. Jedną z najważniejszych metod filogenetycznych jest tzw. zegar molekularny (ang. *molecular clock*). W uproszczeniu w metodzie zegara molekularnego czas, w którym rozeszły się linie ewolucyjne prowadzące do badanych organizmów, szacuje się na podstawie liczby różnic w homologicznych odcinkach genomów tych organizmów (Wrześcińska i in., 2018). Metoda ta polega na założeniu, że tempo powstawania zmian (mutacji) w danej linii ewolucyjnej jest względnie stałe. Szacowanie owego tempa nie zawsze jest dokładne, dlatego ważną rolę w metodzie pełni kalibracja na podstawie zapisu kopalnego. Jeżeli grupa organizmów (lub dany organizm) pojawia się w zapisie kopalnym w określonym czasie, to wnioskuje się, że rozejście się linii ewolucyjnych do niej prowadzących na pewno nie mogło nastąpić później niż to wiadomo na podstawie zapisu kopalnego.

Analiza danych molekularnych prowadzi do wniosku, że oddzielenie się linii ewolucyjnej zwierząt od Protista nastąpiło między 650 a 850 mln lat temu (przegląd badań, patrz: Sharpe i in., 2015). Podobny wiek oddzielenia się linii ewolucyjnej Metazoa, oszacowany na 780 mln lat, wymieniają Erwin i in. (2011; ryc. 1).

Dane z badań metodą zegara molekularnego nie są jedynym źródłem informacji na temat pierwszego pojawienia się Metazoa. Istnieje bowiem grupa eukariontów pełniąca niezwykle ważną rolę w badaniach wczesnej ewolucji zwierząt – wiciowce kołnierzykowe, tj. Choanoflagellata (Cavalier-Smith, 2017). Są to organizmy jednokomórkowe, u których są szeroko rozpowszechnione zachowania kolonijne. Ich wygląd bardzo przypomina choanocyty gąbek (mają dobrze wykształconą wić, częściowo otoczoną kołnierzykiem), a także zdolność do aktywnego ruchu (m.in. Dayel i in., 2011; Mah i in., 2014). Ze względu na te podobieństwa istnieje pogląd o bliskim pokrewieństwie Choanoflagellata z gąbkami i całym królestwem zwierząt (Valentine, 2002; Valentine, Marshall, 2015). O tym pokrewieństwie bardzo mocno świadczą również wyniki badań genetycznych tej grupy. Otóż wiciowce kołnierzykowe mają wiele genów charakterystycznych tylko dla zwierząt, a wiele z nich jest ściśle powiązane z wielokomórkowością (Knoll, 2011; Cavalier-Smith, 2017). Są to na przykład geny odpowiedzialne za wykształcenie się sygnalizacji międzykomórkowej, adhezji komórek i ich róż-

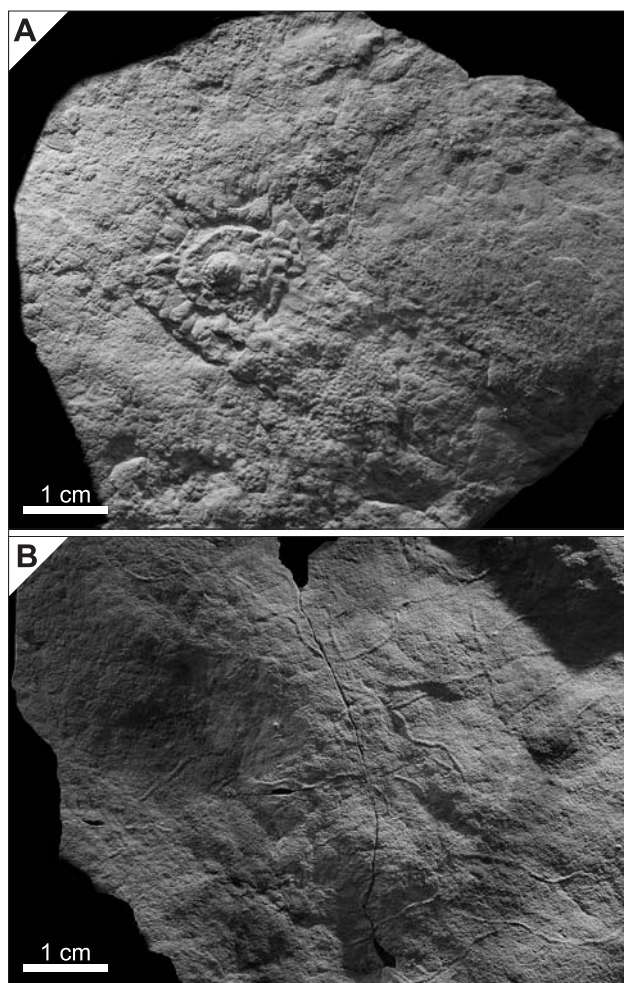
nicowania (King i in., 2008). Dane genetyczne wskazują, że wiciowce kołnierzykowe są grupą siostrzaną w stosunku do zwierząt (pochodzą z rozdzielenia się jednej linii ewolucyjnej i mają wspólnego przodka; King i in., 2008). Uznając ten pogląd za słuszny, można dojść do wniosku, że również wspólny przodek Metazoa i Choanoflagellata musiał mieć wspomniane geny, co sugeruje wykształcenie przynajmniej części genów odpowiedzialnych za wielokomórkowość zwierząt wcześniej niż pojawienie się tej cechy, natomiast za jedną z przyczyn powstania tej innowacji należy uznać zmiany w genomie (mutacje) u jednokomórkowego przodka zwierząt.

U zwierząt wielokomórkowość pojawiła się najpewniej tylko raz, chociaż ze względu na dużą odmienność gąbek od zwierząt tkankowych istnieje pogląd o oddzielnym jej wykształceniu się właśnie u gąbek (Valentine, Marschall, 2015). Sam mechanizm wykształcenia wielokomórkowości zwierząt, z racji złożonej budowy tej grupy organizmów, również musiał być skomplikowany i przebiegać w kilku etapach (Cavalier-Smith, 2017). Początkowo zapewne doszło do zacieśnienia się zachowań kolonijnych u jednokomórkowych przodków zwierząt podobnych do wiciowców kołnierzykowych. Z czasem wytworzyła się z ich komórek dwuwarstwowa struktura o workowatym kształcie, reprezentująca tzw. stadium gastruli (tworu odpowiadającego najprostszemu, dzisiejszemu zwierzętom, posiadającym tylko dwie warstwy komórek, tj. endoderme i ektoderme, np. niektórym gąbkom). Kolejnym stadium było wytworzenie trzeciej, środkowej warstwy komórek (mezodermy). W ten sposób powstał wyjściowy plan budowy ciała, który był dalej modyfikowany i rozwijany w trakcie rozdzielania się linii ewolucyjnych kolejnych, bardziej zaawansowanych grup zwierząt.

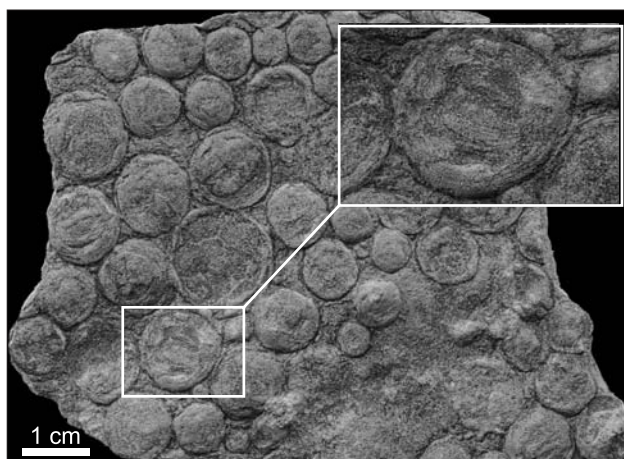
### „FAUNA” EDIAKARSKA W POLSKICH KOLEKCJACH MUZEALNYCH

Skały osadowe starsze od kambryjskich nie odślawiają się na powierzchni na terenie Polski, ale były nawiercane na obszarze kratonu wschodnioeuropejskiego, m.in. we wschodniej i południowo-wschodniej oraz północnej Polsce (Paczeńska, 1986, 1996, 2010, 2014; Jaworowski, Sikorska, 2003), a także w rejonie krakowskim (m.in. Jachowicz-Zdanowska, 2011, 2014). Z tego względu rodzimy zapis kopalny skamieniałości z ediakaru jest relatywnie ubogi. Znane są skamieniałości zaliczane do mikrofitoplanktonu (Moczydłowska, 1991, 2008; Jachowicz-Zdanowska, 2011, 2014; Moczydłowska, Yin, 2012), makroflora w postaci alg *Vendotaenia* i *Tyrasotaenia* oraz zróżnicowany ichnotaksonomicznie zespół ichnofauny ediakarskiej, różniący się zasadniczo od młodszego stratygraficznie zespołu skamieniałości śladowych z najniższego terenu (Paczeńska, 1986, 1996, 2010). Makrofauna ediakarska z obszaru Polski nie została do tej pory opisana, lecz znaleziska takie z południowo-wschodniej części kraju są w trakcie opracowywania (J. Paczeńska – informacja ustna 2022).

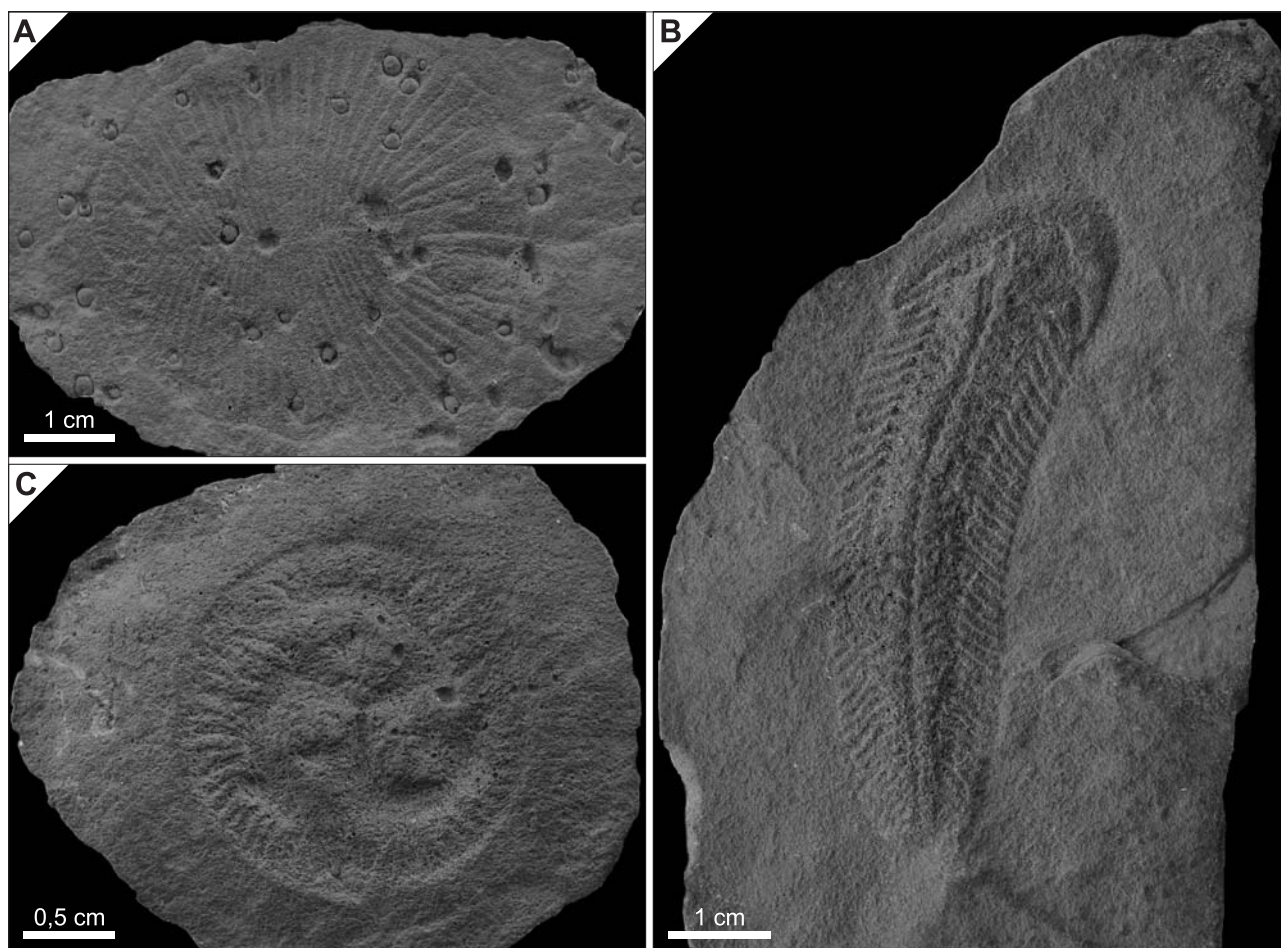
W polskich kolekcjach muzealnych przedstawiciele „fauny” ediakarskiej można obejrzeć w dwóch warszawskich placówkach, lecz niestety nie znajdziemy tam wielu okazów. W Muzeum Ewolucji PAN jest eksponowana kolekcja skamieniałości zebranych przez prof. Jerzego Dziaka na Podolu (Ukraina), północnej Syberii oraz nad Morzem Białym (Rosja). Znajdują się w niej m.in. okazy *Dickinsonia* sp. i przedstawiciele Rangeomorpha (głównie dyski



Ryc. 3. Kolekcja „fauny” ediakarskiej w Muzeum Ewolucji Polskiej Akademii Nauk: A – dysk bazalny *Petalonamae*, ZPAL V. 76/6, wybrzeże Morza Białego, Rosja; B – proste skamieniałości śladowe, ZPAL V. 76/7, wybrzeże Morza Białego, Rosja  
Fig. 3. Collection of Ediacaran “fauna” in the Museum of Evolution of the Polish Academy of Sciences: A – basal disc of *Petalonamae*, ZPAL V. 76/6, White Sea coast, Russia; B – simple trace fossils, ZPAL V. 76/7, White Sea coast, Russia



Ryc. 4. *Nemiana simplex*, MWGUW 009270, Podole, Ukraina; okaz „fauny ediakarskiej z Muzeum Geologicznego im. Stanisława Józefa Thugutta, Wydział Geologii, Uniwersytet Warszawski  
Fig. 4. *Nemiana simplex*, MWGUW 009270, Podolia, Ukraine; specimen of Ediacaran “fauna” from the collection of the Stanisław Józef Thugutt Geological Museum, Faculty of Geology, University of Warsaw



**Ryc. 5.** Odlewy „fauny” ediakarskiej z kolekcji dydaktycznej Katedry Geologii Historycznej, Regionalnej i Paleontologii, Wydział Geologii Uniwersytetu Warszawskiego: **A** – *Dickinsonia costata*, BM(NH)T.661, odlew okazu z Gór Flindersa, Australia; **B** – *Spriggina floundersi*, BM(NH)T.646, odlew okazu z Gór Flindersa, Australia; **C** – *Tribrachidium heraldicum*, BM(NH)T.649, odlew okazu z Gór Flindersa, Australia  
**Fig. 5.** Casts of Ediacaran “fauna” from the teaching collection of the Department of Historical Geology, Regional Geology and Palaeontology, Faculty of Geology, University of Warsaw: **A** – *Dickinsonia costata*, BM(NH)T.661, cast of specimen from the Flinders Ranges, Australia; **B** – *Spriggina floundersi*, BM(NH)T.646, cast of specimen from the Flinders Ranges, Australia; **C** – *Tribrachidium heraldicum*, BM(NH)T.649, cast of specimen from the Flinders Ranges, Australia

bazalne; ryc. 3A), skamieniałości śladowe wytworzone z udziałem bezkręgowców (ryc. 3B) lub niegdyś mylnie przypisywane zwierzętom okazy kolonii sinic *Nemiana simplex*. Dobrze zachowane okazy tego ostatniego taksonu znajdują się również w Muzeum Geologicznym im. Stanisława Józefa Thugutta na Wydziale Geologii Uniwersytetu Warszawskiego (ryc. 4). Ponadto, w kolekcji dydaktycznej Katedry Geologii Historycznej, Regionalnej i Paleontologii znajdują się niezwykle dobrze wykonane odlewy najbardziej charakterystycznych przedstawicieli „fauny” ediakarskiej z Australii (zespół z Ediacara), m.in. *Dickinsonia*, *Spriggina*, *Tribrachidium*, *Parvancorina* czy *Mawsonites* (ryc. 5 i zdjęcie na okładce). Odlewy zostały pozyskane w latach 70. XX w. przez prof. Stanisława Orłowskiego i są kopiami okazów z Australii, przechowywanych w Muzeum Historii Naturalnej w Londynie.

Ze względu na tak ubogą reprezentację skamieniałości najwcześniejszych zwierząt w polskich placówkach muzealnych wydaje się, że warto dołożyć starań w celu pozyskania do tych kolekcji kolejnych okazów przedstawicieli „fauny” ediakarskiej. Byłoby to niezwykle pożyteczne dla badaczy i wiązałoby się z ogromnymi walorami edukacyjnymi w przedstawianiu wydarzeń, takich jak początki ewolucji zwierząt i eksplozja kambryjska, kluczowych dla zrozumienia dzisiejszego bogactwa życia na Ziemi.

## PODSUMOWANIE

Korzenie królestwa zwierząt sięgają znacznie głębiej niż sama eksplozja kambryjska – do neoproterozoiku. Wyniki badań najwcześniejszych zespołów organizmów wskazują, że ewolucyjne innowacje, leżące u podstawy dzisiejszego, niezwykle zróżnicowania świata zwierzęcego i mnogości zależności ekologicznych, pojawiały się stopniowo przez miliony lat w ediakarze, znacznie wcześniej niż nastąpił wybuch bioróżnorodności zwierzęcej z początkiem kambru. Dzięki nowoczesnym, interdyscyplinarnym metodom badawczym możliwe jest sięgnięcie w jeszcze starszy zapis kopalny i dokładniejsze niż kiedykolwiek przyjrzenie się początkom ewolucji zwierząt. Wiele pytań wciąż jednak pozostaje otwartych.

Serdeczne podziękowania składamy Pani Agnieszce Kapuścińskiej (Muzeum Ewolucji PAN), Pani Jolancie Kobylińskiej (Instytut Paleobiologii PAN) oraz Panu dr. Mariuszowi Niechwełowiczowi (Muzeum Geologiczne im. Stanisława Józefa Thugutta, Wydział Geologii UW) za pomoc w dostępie do kolekcji ediakarskich skamieniałości. Dziękujemy również Panu Profesorowi Jerzemu Dzikowi za informacje i dyskusję na temat pochodzenia okazów z kolekcji Muzeum Ewolucji PAN. Składamy wyrazy wdzięczności Pani dr hab. Jolancie Paczeńskiej (PIG-PIB) i Anonimowemu Recenzentowi za wartościowe komentarze do wcześniejszej wersji niniejszej pracy.



## LITERATURA

- ÁLVARO J.J., CORTIJ I., JENSEN S., MUS M.M., PALACIOS T. 2020 – *Cloudina*-microbial reef resilience to substrate instability in a Cadomian retro-arc basin of the Iberian Peninsula. *Precambrian Res.*, 336: 105479.
- BENGTSON S., CUNNINGHAM J.A., YIN C., DONOGHUE P.C.J. 2012 – A merciful death for the “earliest bilaterian” *Vernanimalcula*. *Evolution & Development*, 14 (5): 421–427.
- BENGTSON S., ZHAO Y. 1992 – Predatorial borings in late Precambrian mineralized exoskeletons. *Science*, 25: 367–369.
- BOAG T.H., DARROCH S.A., LAFLAMME M. 2016 – Ediacaran distributions in space and time: testing assemblage concepts of earliest macroscopic body fossils. *Paleobiology*, 42 (4): 574–594.
- BOBROVSKIY I., HOPE J.M., IVANTSOV A., NETTERSHEIM B.J., HALLMANN C., BROCKS J.J. 2018 – Ancient steroids establish the Ediacaran fossil *Dickinsonia* as one of the earliest animals. *Science*, 361: 1246–1249.
- BROCKS J.J., JARRETT A.J.M., SIRANTOINE E., KENIG F., MOCZYDŁOWSKA M., PORTER S., HOPE J. 2015 – Early sponges and toxic protists: possible sources of cryostane, an age diagnostic biomarker antedating Sturtian Snowball Earth. *Geobiology*, 14: 129–149.
- BUTTERFIELD N.J. 2003 – Exceptional fossil preservation and the Cambrian explosion. *Integrat. Comparat. Biol.*, 43: 166–177.
- CAVALIER-SMITH T. 2017 – Origin of animal multicellularity: Precursors, causes, consequences – the choanoflagellate/sponge transition, neurogenesis and the Cambrian explosion. *Philosoph. Transac. Royal Soc. B: Biol. Sci.*, 372 (1713): 1–15.
- CHEN J.Y., OLIVERI P., GAO F., DORNBOS S.Q., LI C., BOTTJER D.J., DAVIDSON E.H. 2002 – Precambrian animal life: Probable developmental and adult cnidarian forms from southwest China. *Developmental Biol.*, 248: 182–196.
- CHEN J.Y., BOTTJER D.J., OLIVERI P., DORNBOS S.Q., GAO F., RUFFINS S., CHI H., LI C.W., DAVIDSON E.H. 2004 – Small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian. *Science*, 305: 218–222.
- CHEN J.Y., BOTTJER D.J., LI G., HADFIELD M.G., GAO F., CAMERON A.R., ZHANG C.Y., XIAN D.C., TAFFOREAU P., LIAO X., YIN Z.J. 2009 – Complex embryos displaying bilaterian characters from Precambrian Doushantuo phosphate deposits, Weng’an, Guizhou, China. *PNAS*, 106: 19056–19060.
- CHEN L., XIAO S., PANG K., ZHOU C., YUAN X. 2014 – Cell differentiation and germ-soma separation in Ediacaran animal embryo-like fossils. *Nature*, 516: 238–241.
- CHEN Z., ZHOU C., MEYER M., XIANG K., SCHIFFBAUER J.D., YUAN X., XIAO S. 2013 – Trace fossil evidence for Ediacaran bilaterian animals with complex behaviors. *Precambrian Res.*, 224: 690–701.
- CLAPHAM M.E., NARBONNE G.M., GEHLING J.G. 2003 – Paleocology of the oldest known animal communities: Ediacaran assemblages at Mistaken Point, Newfoundland. *Paleobiology*, 29 (4): 527–544.
- CONWAY MORRIS S. 1992 – Burgess Shale-type faunas in the context of the “Cambrian explosion”: a review. *J. Geol. Soc., London*, 149: 631–636.
- CONWAY MORRIS S. 1993 – Ediacaran-like fossils in Cambrian Burgess Shale-type faunas of North America. *Palaeontology*, 36 (3): 593–635.
- CUNNINGHAM J.A., VARGAS K., YIN Z., BENGTSON S., DONOGHUE P.C. 2017 – The Weng’an Biota (Doushantuo Formation): an Ediacaran window on soft-bodied and multicellular microorganisms. *J. Geol. Soc.*, 174 (5): 793–802.
- DALEY A.C., LEGG D.A. 2015 – A morphological and taxonomic appraisal of the oldest anomalocaridid from the Lower Cambrian of Poland. *Geol. Mag.*, 152: 949–955.
- DARWIN C. 1859 – On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. John Murray, London.
- DAYEL M.J., ALEGADO R.A., FAIRCLOUGH S.R., LEVIN T.C., NICHOLS S.A., MCDONALD K., KING N. 2011 – Cell differentiation and morphogenesis in the colony-forming choanoflagellate *Salpingoeca rosetta*. *Develop. Biol.*, 357 (1): 73–82.
- DZIK J. 2003 – Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities. *Integrat. Comparat. Biol.*, 43: 114–126.
- DZIK J. 2007 – The Verdun Syndrome: simultaneous origin of protective armour and infaunal shelters at the Precambrian–Cambrian transition. *Geol. Soc. London, Sp. Publ.*, 286: 405–414.
- DZIK J., LENDZION K. 1988 – The oldest arthropods of the East European Platform. *Lethaia*, 21: 29–38.
- DZIK J., MARTYSHYN A. 2015 – Taphonomy of the Ediacaran *Podolimirus* and associated diplozoans from the Vendian of Ukraine. *Precambrian Res.*, 269: 139–146.
- ERWIN D.H., LAFLAMME M., TWEEDT S.M., SPERLING E.A., PISANI D., PETERSON K.J. 2011 – The Cambrian conundrum: early divergence and later ecological success in the early history of animals. *Science*, 334: 1091–1097.
- FU D., TONG G., DAI T., LIU W., YANG Y., ZHANG Y., CUI L., LI L., YUN H., WU Y., SUN A., LIU C., PEI W., GAINES R.R., ZHANG X. 2019 – The Qingjiang biota – a Burgess Shale-type fossil Lagerstätte from the early Cambrian of South China. *Science*, 363 (6433): 1338–1342.
- GABBOTT S.E., HOU X.G., NORRY M.J., SIVETER D.J. 2004 – Preservation of Early Cambrian animals of the Chengjiang biota. *Geology*, 32: 901–904.
- GEHLING J.G., NARBONNE G.M., ANDERSON M.M. 2000 – The first named Ediacaran body fossil, *Aspidella terranovica*. *Palaeontology*, 43: 427–456.
- GLAESSNER M.F. 1959 – The oldest fossil faunas of South Australia. *Geol. Rundschau*, 47 (2): 522–531.
- GRAZHDANKIN D., GERDES G. 2007 – Ediacaran microbial colonies. *Lethaia*, 40: 201–210.
- GRAZHDANKIN D., SEILACHER A. 2002 – Underground Vendobionta from Namibia. *Palaeontology*, 45: 57–78.
- GRYTSENKO V. 2020 – Diversity of the Vendian fossils of Podillia (Western Ukraine). *Geo&Bio*, 19: 3–19.
- GÜRICH G. 1892 – Über eine cambrische Fauna von Sandomir in Russisch-Polen. *Neues Jahrb. Mineral.*, 1 (1): 69–70.
- GÜRICH G. 1933 – Die Kiubis-Fossilien der Nama-Formation von Südwestafrika. *Paläont. Zeitschr.*, 15: 137–154.
- HULDGTGREN T., CUNNINGHAM J.A., YIN C., STAMPANONI M., MARONE F., DONOGHUE P.C.J., BENGTSON S. 2011 – Fossilized nuclei and germination structures identify Ediacaran ‘animal embryos’ as encysting protists. *Science*, 334: 1696–1699.
- INSON J.R., PEEL J.S. 2011 – Geological and depositional setting of the Sirius Passet Lagerstätte (Early Cambrian), North Greenland. *Canadian J. Earth Sci.*, 48 (8): 1259–1281.
- IVANTSOV A.Y. 2013 – Trace fossils of Precambrian metazoans “Vendobionta” and “Mollusks”. *Stratigr. Geol. Correl.*, 21: 252–264.
- IVANTSOV A.Y., GRITSSENKO, V.M., PALIY, V.M., VELIKANOV, V.A., KONSTANTINENKO, L.I., MENASOVA, A.S., FEDONKIN, M.A., ZAKREVSAYA, M.A., SEREZHNIKOVA, E.A. 2015b – Upper Vendian macrofossils of Eastern Europe. Middle Dniester area and Volhynia. PIN RAS, Moskwa.
- IVANTSOV A.Y., NARBONNE G.M., TRUSLER P.W., GREENTREE C., VICKERS-RICH P. 2015a – Elucidating *Ernieetta*: new insights from exceptional specimens in the Ediacaran of Namibia. *Lethaia*, 49 (4): 540–554.
- JACHOWICZ-ZDANOWSKA M. 2011 – Organic microfossil assemblages from the late Ediacaran rocks of the Małopolska Block, southeastern Poland. *Geol. Quart.*, 55: 85–94.
- JACHOWICZ-ZDANOWSKA M. 2014 – Mikroskamieniałości organiczne terenów (kambryj) i późnego ediakaru (neoproterozoik) okolic Krakowa. *Biul. Państw. Inst. Geol.*, 459: 61–82.
- JAWOROWSKI K., SIKORSKA M. 2003 – Composition and provenance of clastic material in the Vendian-lowermost Cambrian from northern Poland: geotectonic implications. *Polish Geol. Inst. Sp. Papers*, 8: 5–59.
- JIANG G., SHI X., ZHANG S., WANG Y., XIAO S. 2011 – Stratigraphy and paleogeography of the Ediacaran Doushantuo Formation (ca. 635–551 Ma) in south China. *Gondwana Res.*, 19 (4): 831–849.
- KING N., WESTBROOK M.J., YOUNG S.L., KUO A., ABEDIN M., CHAPMAN J., FAIRCLOUGH S., HELLSÉN U., ISOGAI Y., LETUNIC I., MARR M., PINCUS D., PUTNAM N., ROKAS A., WRIGHT K.J., ZUZOW R., DIRKS W., GOOD M., GOODSTEIN D., LEMONS D., LI W.Q., LYONS J.B., MORRIS A., NICHOLS S., RICHTER D.J., SALAMOV A., JGI SEQUENCING, BORK P., LIM W.A., MANNING G., MILLER W.T., MCGINNIS W., SHAPIRO H., TJIAN R., GRIGORIEV I.V., ROKHSAR D. 2008 – The genome of the choanoflagellate *Monosiga brevicollis* and the origin of metazoans. *Nature*, 451: 783–788.
- KNOLL A.H. 2011 – The multiple origins of complex multicellularity. *Ann. Rev. Earth and Planetary Sci.*, 39: 217–239.
- KOUCHINSKY A., BENGTSON S., RUNNEGAR B., SKOVSTED C., STEINER M., VENDRASCO M. 2012 – Chronology of early Cambrian biomineralization. *Geol. Mag.*, 149: 221–251.
- LAFLAMME M., DARROCH S.A., TWEEDT S.M., PETERSON K.J., ERWIN D.H. 2013 – The end of the Ediacara biota: Extinction, biotic replacement, or Cheshire Cat?. *Gondwana Res.*, 23 (2): 558–573.
- LENDZION K. 1975 – Fauna of the *Mobergella* zone in the Polish Lower Cambrian. *Kwart. Geol.*, 19: 237–242.
- LENDZION K. 1977 – *Cassubia*, a new generic name for *Pomerania* Lendzion, 1975. *Kwart. Geol.*, 21: 211–212.
- LI C., CHEN J., HUA T. 1998 – Precambrian sponges with cellular structures. *Science*, 279: 879–882.
- LIU A.G., KENCHINGTON C.G., MITCHELL E.G. 2015 – Remarkable insights into the paleoecology of the Avalonian Ediacaran macrobiota. *Gondwana Res.*, 27 (4): 1355–1380.
- LIU A.G., MATTHEWS J.J., MENON L.R., MCILROY D., BRASIER M.D. 2014 – *Haootia quadriformis* n. gen., n. sp., interpreted as a muscular

- cnidarian impression from the Late Ediacaran period (approx. 560 Ma). Proc. Royal Soc. B: Biol. Sci., 281: 20141202.
- LOVE G.D., GROSJEAN E., STALVIES C., FIKE D.A., GROTZINGER J.P., BRADLEY A.S., KELLY A.E., BHATIA M., MEREDITH W., SNAPE C.E., BOWRING S.A., CONDON D.J., SUMMONS R.E. 2009 – Fossil steroids record the appearance of Demospongiae during the Cryogenian period. Nature, 457: 718–721.
- MAH J.L., CHRISTENSEN-DALSGAARD K.K., LEYS S.P. 2014 – Choanoflagellate and choanocyte collar-flagellar systems and the assumption of homology. Evolution & Development, 16 (1): 25–37.
- MÁNGANO M.G., BUATOIS L.A. 2017 – The Cambrian revolutions: Trace-fossil record, timing, links and geobiological impact. Earth-Sci. Rev., 173: 96–108.
- MARTYSHYN A., UCHMAN A. 2021 – New Ediacaran fossils from the Ukraine, some with a putative tunicate relationship. PalZ, 95 (4): 623–639.
- MASIAK M., ŻYLIŃSKA A. 1994 – Burgess Shale-type fossils in Cambrian sandstones of the Holy Cross Mountains. Acta Palaeont. Pol., 39 (4): 329–340.
- MISRA S.B. 1969 – Late Precambrian (?) fossils from southeastern Newfoundland. Geol. Soc. Amer. Bull., 80 (11): 2133–2140.
- MITCHELL E.G., KENCHINGTON C.G., LIU A.G., MATTHEWS J.J., BUTTERFIELD N.J. 2015 – Reconstructing the reproductive mode of an Ediacaran macro-organism. Nature, 524 (7565): 343–346.
- MOCZYDŁOWSKA M. 1991 – Acritarch biostratigraphy of the Lower Cambrian and the Precambrian–Cambrian boundary in southeastern Poland. Fossils and Strata, 29: 1–127.
- MOCZYDŁOWSKA M. 2008 – The Ediacaran microbiota and the survival of Snowball Earth conditions. Precambrian Res., 167 (1–2): 1–15.
- MOCZYDŁOWSKA M., YIN L. 2012 – Phytoplanktic microfossils in the lower Cambrian and their contribution to stage chronostratigraphy. J. Guizhou University (Natural Sciences), 29: 49–58.
- NARBONNE G.M. 2004 – Modular construction of early Ediacaran complex life forms. Science, 305: 1141–1144.
- NARBONNE G.M. 2005 – The Ediacara biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems. Ann. Rev. Earth and Planetary Sci., 33: 421–442.
- NESTEROVSKY V.A., MARTYSHYN A.I., CHUPRYNA A.M. 2018 – New biocenosis model of Vendian (Ediacaran) sedimentation basin of Podilia (Ukraine). J. Geol. Geogr. Geocol., 27 (1): 95–107.
- NIEDZWIEDZKI R. 2002 – Zespól skamieniałości a biocenoza – reprezentatywność zapisu paleontologicznego. Prz. Geol., 50: 899–904.
- PACZEŚNA J. 1986 – Upper Vendian and Lower Cambrian ichnocoenoses of Lublin region. Biul. Inst. Geol., 355: 31–47.
- PACZEŚNA J. 1996 – The Vendian and Cambrian ichnocoenoses from the Polish part of the East-European Platform. Pr. Państw. Inst. Geol., 152: 1–77.
- PACZEŚNA J. 2010 – The evolution of late Ediacaran riverine-estuarine system in the Lublin-Podlasie slope of the East European Craton, southeastern Poland. Polish Geol. Inst. Sp. Papers, 27: 1–96.
- PACZEŚNA J. 2014 – Litostratygrafia utworów ediakaru w lubelsko-podlaskim basenie sedimentacyjnym (wschodnia i południowo-wschodnia Polska). Biul. Państw. Inst. Geol., 460: 1–24.
- PEEL J.S., INESON J.R. 2011 – The extent of the Sirius Passet Lagerstätte (early Cambrian) of North Greenland. Bull. Geosci., 86: 535–543.
- PENNY A.M., WOOD R., CURTIS A., BOWYER F., TOSTEVIN R., HOFFMAN K.H. 2014 – Ediacaran metazoan reefs from the Nama Group, Namibia. Science, 344: 1504–1506.
- PETRYSHYN V.A., BOTTJER D.J., CHEN J.Y., GAO F. 2013 – Petrographic analysis of new specimens of the putative microfossil *Vernanialcula guizhouena* (Doushantuo Formation, South China). Precambrian Res., 225: 58–66.
- PETERSON K.J., WAGGONER B., HAGADORN J.W. 2003 – A fungal analog for Newfoundland Ediacaran fossils? Integrative and Comparative Biol., 43 (1): 127–136.
- RETALLACK G.J. 1994 – Were the Ediacaran fossils lichens? Paleobiology, 20 (4): 523–544.
- RETALLACK G.J. 2013 – Ediacaran life on land. Nature, 493: 89–92.
- SCHIFFBAUER J.D., SELLY T., JACQUET S.M., MERZ R.A., NELSON L.L., STRANGE M.A., CAI Y., SMITH E.F. 2020 – Discovery of bilaterian-type through-guts in cloudinomorpha from the terminal Ediacaran Period. Nature Communications, 11: 205.
- SEILACHER A. 1989 – Vendozoa: organismic construction in the Proterozoic biosphere. Lethaia, 22 (3): 229–239.
- SEILACHER A. 2007 – The nature of vendobionts. Geol. Soc. London, Sp. Publ., 286 (1): 387–397.
- SEILACHER A., GRAZHDANKIN D., LEGOUTA A. 2003 – Ediacaran biota: The dawn of animal life in the shadow of giant protists. Paleontological Res., 7 (1): 43–54.
- SHARPE S.C., EME L., BROWN M.W., ROGER A.J. 2015 – Timing the Origins of Multicellular Eukaryotes Through Phylogenomics and Relaxed Molecular Clock Analyses. Advances in Marine Genomics, 2: 3–29.
- SHEN B., DONG L., XIAO S., KOWALEWSKI M. 2008 – The Avalon explosion: Evolution of Ediacara morphospace. Science, 319 (5859): 81–84.
- SHORE A.J., WOOD R.A., BUTLER I.B., ZHURAVLEV A.Y., MCMAHON S., CURTIS A., BOWYER F.T. 2021 – Ediacaran metazoan reveals lophotrochozoan affinity and deepens root of Cambrian Explosion. Sci. Advances, 7 (1): eabf2933.
- SOLDATENKO Y., EL ALBANI A., RUZINA M., FONTAINE C., NESTEROVSKY V., PAQUETTE J.L., MEUNIER A., OVTCHAROVA M. 2019 – Precise U-Pb age constrains on the Ediacaran biota in Podolia, East European Platform, Ukraine. Scientific Rep., 9 (1): 1–13.
- SPRIGG R.C. 1947 – Early Cambrian (?) jellyfishes from the Flinders Ranges, South Australia. Transactions of the Royal Soc. South Australia, 71 (2): 212–224.
- SRIVASTAVA M., BEGOVIC E., CHAPMAN J., PUTNAM N.H., HELLSTEN U., KAWASHIMA T., KUO A., MITROS T., SALAMOV A., CARPENTER M.L., SIGNOROVITCH A.Y., MORENO M.A., KAMM K., GRIMWOOD J., SCHMUTZ J., SHAPIRO H., GRIGORIEV I.V., BUSS L.W., SCHIERWATER B., DELLAPORTA S.L., ROKHSAR D.S. 2008 – The *Trichoplax* genome and the nature of placozoans. Nature, 454: 955–960.
- ŚLIWIŃSKI M.G., ŻYLIŃSKA A. 2013 – Fenomen kambryjskich łupków z Burgess w Górach Skalistych (Kanada) – przegląd fauny, środowiska sedimentacji i zjawisk tafonomicznych. Prz. Geol., 61: 746–754.
- TOSTEVIN R., WOOD R.A., SHIELDS G.A., POULTON S.W., GUILBAUD R., BOWYER F., CLARKSON M.O. 2016 – Low-oxygen waters limited habitable space for early animals. Nature Communications, 7 (1): 1–9.
- VALENTINE J.W. 2002 – Prelude to the Cambrian Explosion. Ann. Rev. Earth and Planetary Sci., 30: 285–306.
- VALENTINE J.W., MARSHALL C.R. 2015 – Fossil and transcriptomic perspectives on the origins and success of metazoan multicellularity. [W:] Ruiz-Trillo I., Nedelcu A. (red.), Evolutionary transitions to multicellular life. Springer Dordrecht, Advances in Marine Genomics, 2: 31–46.
- VAN ROY P., BRIGGS D.E., GAINES R.R. 2015 – The Fezouata fossils of Morocco: an extraordinary record of marine life in the Early Ordovician. J. Geol. Soc., 172 (5): 541–549.
- WAN B., YUAN X., CHEN Z., GUAN C., PANG K., TANG Q., XIAO S. 2016 – Systematic description of putative animal fossils from the early Ediacaran Lantian Formation of South China. Palaeontology, 59: 515–532.
- WHITTINGTON H.B. 1980 – The significance of the fauna of the Burgess Shale, Middle Cambrian, British Columbia. Proc. Geol. Assoc., 91: 127–148.
- WOOD R., CURTIS A. 2015 – Extensive metazoan reefs from the Ediacaran Nama Group, Namibia: the rise of benthic suspension feeding. Geobiology, 13 (2): 112–122.
- WRZESIŃSKA W., MAMOS T., GRABOWSKI M. 2018 – Zegar molekularny w teorii i praktyce: przewodnik dla początkujących. Kosmos, 67 (3): 475–493.
- YANG C., LI Y., SELBY D., WAN B., GUAN C., ZHOU C., LI X.H. 2022 – Implications for Ediacaran biological evolution from the ca. 602 Ma Lantian biota in China. Geology, 50 (5): 562–566.
- YIN Z.J., ZHU M.Y., DAVIDSON E.H., BOTTJER D.J., ZHAO F.C., TAFFOREAU P. 2015 – Sponge grade body fossil with cellular resolution dating 60 Myr before the Cambrian. PNAS, 112: E1453–E1460.
- YUAN X., CHEN Z., XIAO S., ZHOU C., HUA H. 2011 – An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes. Nature, 470 (7334): 390–393.
- XIAO S., LAFLAMME M. 2009 – On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota. Trends in Ecology & Evolution, 24 (1): 31–40.
- ZHANG X., LIU W., ZHAO Y. 2008 – Cambrian Burgess Shale-type Lagerstätten in south China: distribution and significance. Gondwana Res., 14 (1–2): 255–262.
- ZHAO F., ZHU M., HU S. 2010 – Community structure and composition of the Cambrian Chengjiang biota. Science China Earth Sciences, 53 (12): 1784–1799.
- ZHU X.J., LEROSEY-AUBRIL R., ORTEGA-HERNÁNDEZ J. 2021 – Furongian (Jiangshanian) occurrences of radiodonts in Poland and South China and the fossil record of the Hurdidiada. PeerJ, 9: e11800.
- ZUMBERGE J.A., LOVE G.D., CÁRDENAS P., SPERLING E.A., GUNASEKERA S., ROHRSSSEN M., GROSJEAN E., GROTZINGER J.P., SUMMONS R.E. 2018 – Demosponge steroid biomarker 26-methylstigmastane provides evidence for Neoproterozoic animals. Nature Ecology & Evolution, 2 (11): 1709–1714.
- ŻYLIŃSKA A., ŚWIERCZEWSKA-GLADYSZ E., BOJANOWSKI M.J., OLEMPKA E., LEONOWICZ P., SZCZEPANIK Z. 2019 – An exceptionally preserved fossil assemblage from the Terreneuvian (Cambrian) of the Holy Cross Mountains, Poland. [W:] Żylińska A. (red.), 20<sup>th</sup> Czech–Polish–Slovak Palaeontological Conference, 20–23 October 2019, Chęciny, Poland, Abstracts of oral and poster presentations, 43.

Praca wpłynęła do redakcji 5.05.2022 r.  
Akceptowano do druku 8.08.2022 r.

PRZEGLĄD

# GEOLOGICZNY



Ministerstwo  
Klimatu i Środowiska

Cena 12,60 zł (w tym 8% VAT)

TOM 70 Nr 8 (SIERPIEŃ) 2022

Indeks 370908 ISSN-0033-2151



*Polityka Surowcowa Państwa 2050*  
Posadawianie budowli  
w iłach mioceńskich – zagrożenia  
Początki królestwa zwierząt  
– preludium eksplozji kambryjskiej

**Zdjęcie na okładce:** *Mawsonites spriggi*, BM(NH)T.654 – odlew okazu „fauny” ediacarskiej z Gór Flindersa, Australia średnica okazu ok. 11 cm); kolekcja dydaktyczna Katedry Geologii Historycznej, Regionalnej i Paleontologii, Wydział Geologii Uniwersytetu Warszawskiego (zobacz artykuł A. Majchrzyka i A. Żylińskiej na str. 571). Fot. A. Majchrzyk

**Cover photo:** *Mawsonites spriggi*, BM(NH)T.654 – cast a specimen of Ediacaran “fauna” from the Flinders Ranges, Australia (specimen diameter c. 11 cm); teaching collection of the Department of Historical Geology, Regional Geology and Palaeontology, Faculty of Geology, University of Warsaw (see article by A. Majchrzyk and A. Żylińska on p. 571). Photo by A. Majchrzyk