

УДК 591

## ИЗ ВЕНДА В КЕМБРИЙ: СТАНОВЛЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ СОВРЕМЕННЫХ ТИПОВ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ<sup>1</sup>

© 2010 г. С. В. Рожнов

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

117997 Москва, ул. Профсоюзная, д. 123

E-mail: Rozhnov@paleo.ru

Поступила в редакцию 25.02.10 г.

Окончательный вариант получен 01.03.10 г.

Рассмотрена преемственность докембрийской и фанерозойской фауны на уровне типов многоклеточных животных. Показано, что дискретные следы выедания бактериально-водорослевых пленок *Dickinsonia* и сходными организмами объясняются внеорганизменным пищеварением, характерным для плакозойного уровня организации, которым обладает современный *Trichoplax*. Отсутствие морфологически выраженного переднего конца тела, любых пищеворных и двигательных выростов подтверждает такой уровень организации для этих животных. Выдвинуто предположение о том, что расширенный плакозойный уровень организации можно перенести на большинство вендских животных. На таком общем фоне появлялись отдельные признаки, которые в кембрии уже были включены в планы строения ныне живущих типов. Проанализировано соотношение морфологического архетипа (плана строения) и морфогенетического архетипа. Показано, что узловы моменты морфогенетического архетипа, как и план строения, могли сохраняться с момента формирования таксона.

**Ключевые слова:** Metazoa, высшие таксоны, план строения, морфогенез, происхождение, венд, кембрий.

Значительная часть из 31–36 ныне существующих типов Metazoa известна в ископаемом состоянии (Valentine, 2004; Nielsen, 2006). Это не только те типы, представители которых имеют минерализованный, обычно кальцитовый или арагонитовый, скелет, но и не имеющие его. Бескелетные формы найдены в немногочисленных лагерштеттах-местонахождениях с уникальной сохранностью останков организмов, позволяющих выявить многие черты их строения, в том числе и мягких тканей. Хорошо изученные останки многоклеточных животных среднекембрийской фауны Берджес шелл (Briggs et al., 1994), найденные в кембрийских лагерштеттах на территории Канады, и нижнекембрийской фауны Ченьдзянь (Xian-Guang et al., 2004) Южного Китая позволяют заключить, что все современные типы появились не позже кембрия (не позже 520–540 млн. лет назад). Такое заключение следует как из непосредственных находок кембрийских представителей ныне живущих ти-

пов, так и из анализа и сравнения с ними уровня организации неизвестных в ископаемом состоянии типов. В более древних докембрийских отложениях (>540 млн. лет) достоверные представители современных типов не обнаружены, но в нескольких уникальных местонахождениях позднекембрийской, вендской, фауны найдены отпечатки бескелетных организмов необычного строения, которые не удастся убедительно отнести к какому-либо современному типу. Из этого вытекают проблемы преемственности вендской и кембрийской фауны, геологического времени становления современных типов, скорости и механизма формирования их планов строения и особенностей онтогенеза. Прежде чем перейти к непосредственному их рассмотрению, следует обосновать применяемый здесь подход, согласно которому при сравнении высших таксонов мы оперируем не случайным набором бесчисленного множества признаков, постепенно, шаг за шагом накопившийся в эволюции таксона за длительное время, а неким быстро сформировавшимся комплексом неразрывно связанных признаков, характеризующих планы строения сравниваемых таксонов (Рожнов, 2009).

<sup>1</sup> Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 08-04-01347), а также Программами Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем” и “Биологическое разнообразие”.

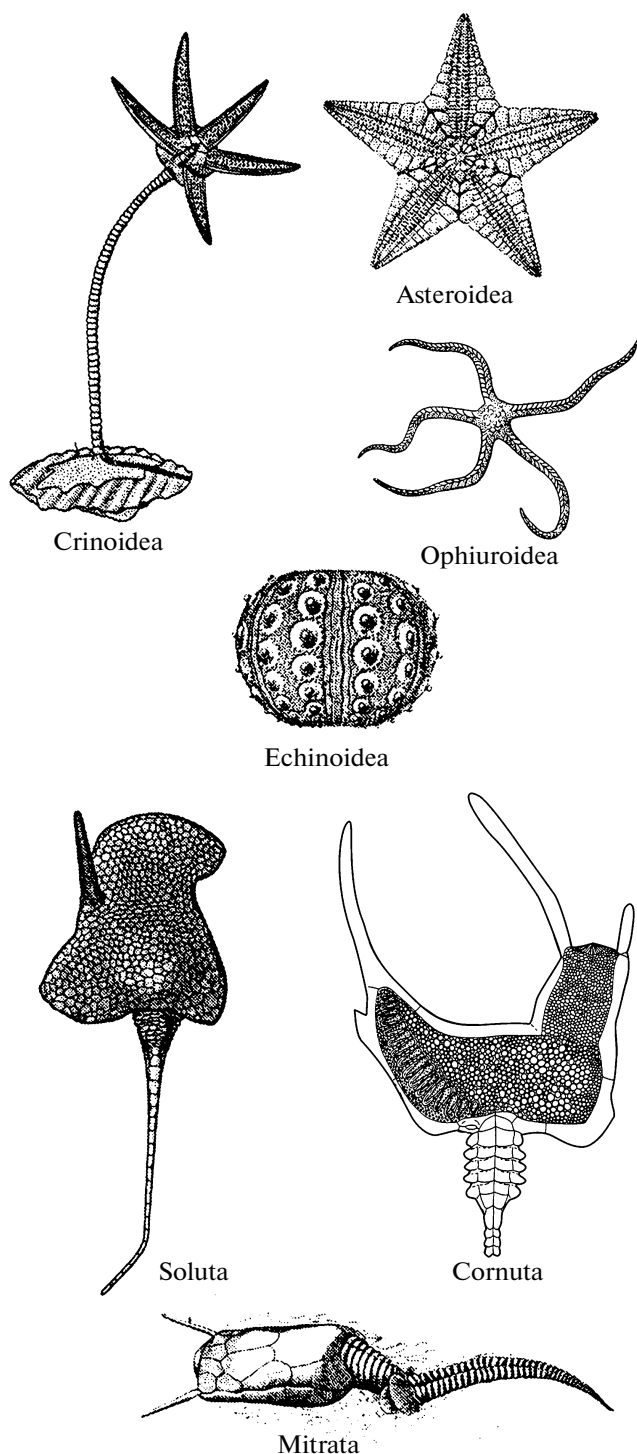


Рис. 1. Современные пятилучевые и раннепалеозойские двусторонне-асимметричные иглокожие.

### МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ПЛАН СТРОЕНИЯ И МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АРХЕТИП

Каждый организм с морфологической точки зрения можно представить как некий набор разнообразных признаков. Эти признаки имеют разное распро-

странение среди организмов. Одни из них являются уникальными для данного организма или небольшой группы очень сходных по многим признакам организмов. Другие признаки распространены шире и характеризуют группу менее сходных организмов. Все их можно упорядочить, выявив среди организмов иерархическую систему распространения, которой соответствует иерархия соответствующих таксонов. В результате такой процедуры каждому высшему таксону соответствует комплекс неразрывно связанных признаков, который можно называть планом строения или морфологическим архетипом. Морфологическое разнообразие многоклеточных животных столь же велико, как и пути их онтогенетического развития. Если нет двух одинаковых животных, то нет и двух полностью одинаковых онтогенезов. Поэтому если есть иерархия морфологических архетипов, то должна существовать соответствующая ей иерархия морфогенетических архетипов. Если под морфологическим архетипом подразумевается комплекс неразрывно связанных признаков взрослого животного, то под морфогенетическим архетипом — главные особенности появления этих признаков в онтогенезе. Морфогенетический архетип позволяет уточнить морфологический архетип и понять возможности его изменений.

Можно пояснить это на примере иглокожих. Их план строения, основанный на изучении только современных представителей, включает пятилучевую симметрию, как наиболее характерную (рис. 1). Но среди раннепалеозойских иглокожих, живших 400–540 млн. лет назад, встречаются билатерально-асимметричные формы, первично не имевшие радиальной симметрии (рис. 1). Билатерально-асимметричному строению таких форм в онтогенезе современных пятилучевых иглокожих соответствует асимметричное развитие целомов, которое приводит к закручиванию и замыканию их формирующейся метамерии в радиальную симметрию (Рожнов, 2008). Поэтому вместо пятилучевой симметрии плана строения современных иглокожих в морфогенетический архетип всех иглокожих должно входить билатерально-асимметричное развитие личинки, в конечном счете приводящее к замыканию асимметричной метамерии в цикломерию. Впрочем, такой архетип может соответствовать более высокому таксономическому рангу чем тип, так как у этих билатерально-асимметричных животных имеются черты сходства с хордовыми и полухордовыми (Jefferies, 1986).

У высших таксонов план строения, или морфологический архетип, хорошо очерчивается для основного ствола таксона — “крупной группы”, но в период становления он становится менее четким, обрастает особенностями мелких короткоживущих таксонов из-за проявления эффекта “архаического многообразия” (Мамкаев, 1968, 1991; Рожнов, 2005, 2006, 2009; Rozhnov, 2002). Правильно очертить и понять его на этой стадии развития помогает выявление морфогенетического архетипа, характеризую-

шего основные принципы формирования плана строения, но за морфогенетическим архетипом стоят особенности регуляторной генетической сети и всего генома. Очевидное наличие у типов животных морфологического плана строения влечет за собой поиск отвечающего за его существование некоего генетического “ядра”, генетического архетипа, который определяет план строения и включает в себе комплекс регуляторных генов (Valentine, 2004; Davidson, Erwin, 2006). У многих исследователей существование таких ядер вызывает большие сомнения, а раз такие генетические ядра отсутствуют, то и план строения является фикцией. Поэтому план строения нередко называют “застывшей музыкой”, подразумевая под этим временный, короткоживущий характер плана строения, вычленение его в данный момент из непрерывно изменяющегося сочетания признаков. Но палеонтология ясно свидетельствует, что эта “застывшая музыка” заморозилась у типов более 0.5 млрд. лет назад, в кембрии. Поэтому разгадать механизм, обеспечивающий стабильность планов строения в течение столь длительного времени, является насущной задачей эволюционной биологии развития.

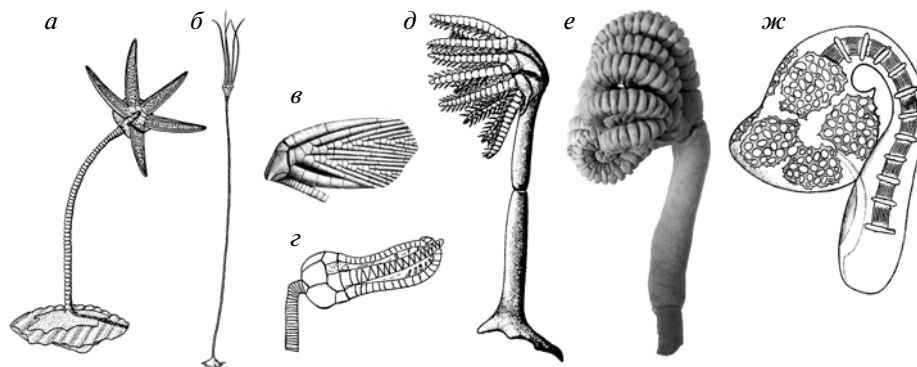
Так как каждый тип животных, как и любой высший таксон, характеризуется планом строения, то и вопрос о происхождении высшего таксона сводится к исторической последовательности формирования его плана строения. Представление о формировании планов строения высших таксонов путем непрерывного последовательного появления и изменения признаков, приводящим сначала к небольшой дивергенции и дальнейшему все большему расхождению таксонов, является наиболее распространенным. Согласно этому мнению, небольшие различия между группами особей при их изоляции превращаются в межвидовые различия, которые при дальнейшем расхождении видов увеличиваются, превращаясь в родовые, семейственные, отрядные, а затем преобразуются различия между классами и типами. Соответственно увеличиваются и молекулярно-генетические различия. Палеонтологические данные, описывая реальную картину формирования планов строения высших таксонов в геологическом времени, не подтверждают такие представления.

### ОСОБЕННОСТИ ПОЯВЛЕНИЯ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ И ИХ ПЛАНОВ СТРОЕНИЯ В ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ

Распространение высших таксонов в геологическом времени, уходя в древность, всегда упирается в какую-либо границу. Например, современные типы животных, встречаемые в ископаемом состоянии, прослеживаются в течение 500–540 млн. лет вплоть до самого древнего периода фанерозоя — кембрия (Valentine, 2004). В более древних отложениях, до кембрийских, их достоверные находки неизвестны. Стабильность планов строения в течение столь длительного времени подчеркивается тем, что ископае-

мые находки относят к современным типам по идентичности плана строения, т.е. по наличию стабильного неразрывного комплекса признаков, а вовсе не потому, что удастся проследить их постепенное развитие от кембрия донныне.

Морфогенетический архетип также сохраняется в истории таксона с момента появления плана строения. Это можно утверждать на основе реконструкции ключевых моментов онтогенеза у ископаемых организмов. Конечно, данные по онтогенезу ископаемых организмов скудны и связаны в основном с самыми поздними стадиями развития, отраженными на скелете. Тем не менее, некоторые особенности даже раннего развития можно реконструировать по анализу морфологии aberrантных индивидуумов и таксонов с необычной морфологией. Не только редкие морфологические особенности aberrантных особей, но и многие важные адаптивные признаки появляются периодически в геологической истории у взрослых животных в результате гетерохроний, смещающих во времени процесс их становления относительно других морфогенетических процессов, в результате чего изменяется морфология взрослых форм. Это позволяет по таким необычным взрослым формам проследить время формирования соответствующего морфогенетического процесса в геологической истории. Хорошим примером этого является искривление стебля и кроны, наблюдаемое у некоторых взрослых морских лилий, основанное на задержке или переразвитии онтогенетического процесса элевации (рис. 2). Элевация представляет собой выпрямление стебля и теки и обретение ими единой оси тела в онтогенезе (Иванова-Казас, 1978). Этот процесс необходим для морских лилий и всех других вымерших прикрепленных иглокожих, так как личинка прикрепляется к субстрату передним концом, близ которого закладывается будущий рот, а у взрослых животных рот должен оказаться на противоположном заднем конце, направленном вверх. Это необходимо функционально, поэтому рот со связанными с ним структурами перемещается на задний, верхний конец личинки. У современных морских лилий этот детально изученный онтогенетический процесс хорошо маркируется изменением расположения скелетных элементов и происходит в четко фиксированной плоскости симметрии (Rozhnov, 1998). При типичном развитии это приводит к появлению единой вертикальной оси тела морской лилии. В некоторых случаях элевация не завершается, и формируется aberrантная искривленная морская лилия, обычно не доживающая до взрослой стадии (рис. 2, *ж*). Вместе с тем взрослые стебельчатые морские лилии при питании изгибаются вниз по течению, что улучшает эффективность сбора пищи из турбулентных завихрений вокруг рук (рис. 2, *а*). Поэтому в некоторых случаях в филогенезе морских лилий возникают таксоны, у которых характерным признаком является искривленность стебля и теки у взрослых форм. Эта искривленность может возни-



**Рис. 2.** Проявление обычного (*a, б*) и аномального (*в–ж*), с характерным расположением кроны под углом к стеблю, процесса элевации у современных и ископаемых морских лилий: *a, б* – палеозойская морская лилия *Pisocrinus* в позе питания (*a*) и в покое (*б*) (по: Rozhnov, 2002); *в* – *Cremacrinus*, типичный раннеордовикский (460 млн. лет назад) представитель специализированного семейства кальциокринид (по: Springer, 1926); *г* – специализированный представитель отряда кладид *Jimbacrinus*, пермский период (270 млн. лет назад) (по: Rozhnov, 2002); *д, е* – меловой (100 млн. лет назад) *Hemicrinus* (*д*; по: Арендт, 1974) и современный *Gymnocrinus* (*е*; по: Rozhnov, 2002) представители подкласса артикуляты; *ж* – поздняя стадия aberrантного развития *Antedon* (современная) (по: Barrois, 1888).

как в результате как остановки процесса элевации, так и его перерастания (Rozhnov, 1998). Так как процесс элевации происходит в четко фиксируемой плоскости, то искривленность может возникать в двух противоположных направлениях. Периодическое появление таких aberrантных форм и таксонов, у которых эта aberrация стала нормой, наблюдается со времени первого появления морских лилий 480 млн. лет назад в ордовике до настоящего времени (рис. 2). Это свидетельствует о том, что такой важный элемент онтогенеза современных морских лилий существовал у них с момента возникновения и сохранялся в своих основных чертах в течение 480 млн. лет. Соответствует ли стабильности таких узловых морфогенетических процессов в течение столь длительного времени стабильность обеспечивающих их генетических регуляторных систем, является важной нерешенной проблемой эволюционной биологии развития.

#### ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ВРЕМЯ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ТИПОВ ЖИВОТНЫХ

Планы строения и основные особенности их формирования у всех современных типов многоклеточных животных, по данным палеонтологи, сохранились с кембрия. Поэтому все теоретические схемы происхождения типов и их филогенетических взаимоотношений приходится помещать в докембрий. Но в докембрийских отложениях встречаются только отпечатки мягкого тела и в отличие от кембрия и более молодых геологических эпох отсутствуют скелетные остатки. Сравнение скелетных кембрийских организмов и бесскелетных докембрийских создает трудности при сопоставлении их морфологии и построении единых филогенетических схем, нередко давая простор фантазии. Отсутствие скелетных остатков в докембрии наводит на мысль, что планы строения таксонов этого периода существенно отли-

чались от посткембрийских типов, так как минерализованный скелет входит в план строения современных типов. Присутствие современных типов в кембрии показывает, что все они должны были либо быстро сформироваться в самом начале кембрия (взрывная модель формирования планов строения), либо, если придерживаться взглядов о постепенном последовательном формировании планов строения, следует опускать их филогенетические линии глубоко в докембрий (Conway Morris, 2000). Действительно, постепенное формирование плана строения путем случайных изменений от самого примитивного до самого совершенного типа должно потребовать значительно больше времени, чем их последующая более чем полумиллиардная фанерозойская история, за которую их план строения не изменился.

#### ДОКЕМБРИЙСКИЕ ОСТАТКИ ВЕНДСКИХ ЖИВОТНЫХ

В настоящее время известны четыре основных сообщества позднедокембрийской биоты. Ее часто называют вендской или эдиакарской по названию позднедокембрийской системы, выделенной первоначально в России (вендская), а затем в Австралии (эдиакарская) для геологических отложений, подстилающих кембрийскую систему и содержащих только бесскелетные организмы (Соколов, 1964; Cloud, Glaessner, 1982). Самое древнее сообщество вендской биоты представлено фауной формации Доушаньгоу (600–570 млн.) в провинции Гуанчжоу юго-западного Китая. В фосфоритах этой формации обнаружены водоросли, микроскопические яйца и эмбрионы неясного систематического положения, возможные кишечнополостные и губки, а также весьма проблематичная микроскопическая билатерия *Vernanimalcula* (Bottjer, Clapham, 2006). Авалонское сообщество (575–560 млн.), обитавшее в морях

палеоконтинента Авалония (современные Ньюфаундленд, Англия, Уэльс, южная часть Ирландии и часть Западной Европы), представлено наиболее древними мегаскопическими организмами. Большинство из них имеет характерную фрактальную организацию (например, *Charnia*, *Bradgatia*) и большие размеры, позволявшие им создавать ярусность над дном обычно до 30–35 см, но иногда и до метра (Narbonne, 2004). Беломорский комплекс (560–550 млн.) – наиболее разнообразный и включает фауну из местонахождений близ Белого моря в России и хребта Флиндерс в Южной Австралии. Он объединяет несколько сообществ, приуроченных к разным зонам мелководного эпиконтинентального моря (Grazhdankin, Ivantsov, 2006). Наиболее молодым является комплекс Нама, объединяющий наиболее мелководные ископаемые остатки из Намибии (Grazhdankin, Seilacher, 2002).

### ПРИНЦИПЫ РЕКОНСТРУКЦИИ ВЕНДСКИХ ЖИВОТНЫХ

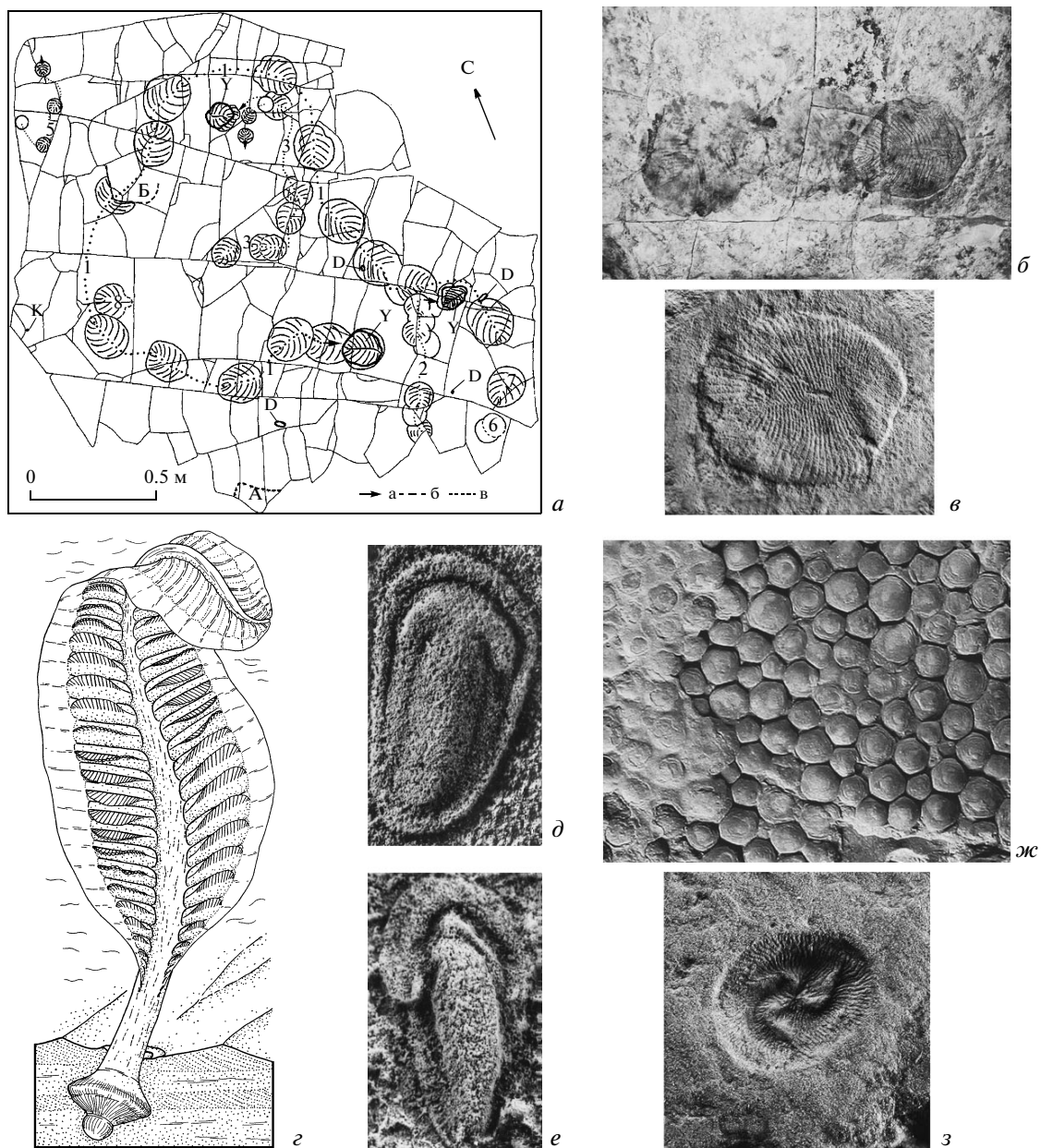
Необычность вендских организмов затрудняет определение их таксономической принадлежности (рис. 3). Все мнения по поводу таксономической принадлежности вендских организмов можно условно разделить на две неравные группы. Первая, идущая от работ Глеснера (Glaessner, 1984), Федонкина (1987), Гелинга (Gehling, 1987) и многих других, основана на стремлении отнести вендские организмы к одному из ныне существующих типов. Это стремление понятно, так как в кембрии уже существуют все современные типы многоклеточных животных и необходимо найти их возможных предков в венде. Но своеобычность вендских животных такова, что сразу же возникает несколько интерпретаций их морфологии и соответственно таксономической принадлежности, часто противоположных друг другу, как из-за неоднозначности многих признаков, так и из-за их необычных сочетаний. Поэтому Зейлахер (Seilacher, 1989) предположил, что большинство вендских животных не имеют прямого отношения к современным типам животного мира, а представляют собой тупиковую ветвь развития многоклеточных. Он назвал этих животных *Vendozoa*. Они были устроены по принципу надувных матрацев и имели, по его мнению, необычную физиологию питания, связанную с симбиотическими хемотрофными бактериями и осмотическим усвоением растворенной в воде органики. Чтобы понять, могут ли иметь известные вендские организмы прямое отношение к предкам кембрийских типов животных, следует, хотя бы в общем виде, очертить тот возможный круг ископаемых остатков, среди которых этих предков можно искать.

### МОГЛИ ЛИ БЫТЬ ПРЕДКИ ФАНЕРОЗОЙСКИХ ТИПОВ В ДОКЕМБРИИ МИКРОСКОПИЧЕСКИМИ?

Вендская биота достаточно хорошо изучена, и после раскопок вендских отложений на Зимнем берегу Белого моря, проведенных М.А. Федонкиным, А.Ю. Иванцовым и другими сотрудниками Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН, трудно ожидать обнаружения новой фауны, значительно отличающейся от уже известной и содержащей ясно выраженных предков современных типов. Можно предположить, что эти предки были микроскопическими животными, размером значительно меньше миллиметра, и поэтому не сохранившиеся в виде отпечатков на мелкопесчанистой породе, в которой обычно находят остатки вендских организмов. Такое предположение убивает сразу двух зайцев: объясняет отсутствие остатков предковых для кембрийской биоты форм и позволяет продолжить историю последовательного формирования современных типов сколь угодно глубоко в докембрии. Это предположение детально обосновали известные исследователи эволюционной биологии развития Петерсон и Дэвидсон (Peterson, Davidson, 2000).

Согласно утверждениям этих исследователей, появлению позднекембрийских билатеральных многоклеточных большого размера с включением в их механизм региональной спецификации *Hox*-генов предшествовала длительная история развития билатеральных многоклеточных, сходных по уровню организации с первичными личинками большинства современных морских билатеральных животных. Такие личинки имеют свой особый план строения, отличный от взрослого животного. Развитие этого типа личинок называется непрямым, так как осуществляется в два этапа. На первом в результате эмбриогенеза “примитивного типа” с ранней спецификацией клеточных линий формируется личинка, сравнительно просто устроенная, но способная к самостоятельному активному движению и питанию. На втором этапе формируется план строения взрослого животного в процессе постэмбрионального развития, на котором региональная спецификация приобретает исключительно важную роль. Согласно этой теории, современные билатерии возникли в результате надстройки онтогенеза личинкоподобных древних первично-билатеральных животных благодаря формированию генетической системы, способной осуществлять региональную спецификацию, и появлению резервных клеток. Пролиферация резервных недифференцированных клеток обеспечивала возможность значительного роста животных при одновременном контроле формирования переднезадней оси кластером *Hox*-генов. В результате древнейшие микроскопические билатерии смогли быстро достичь крупных размеров.

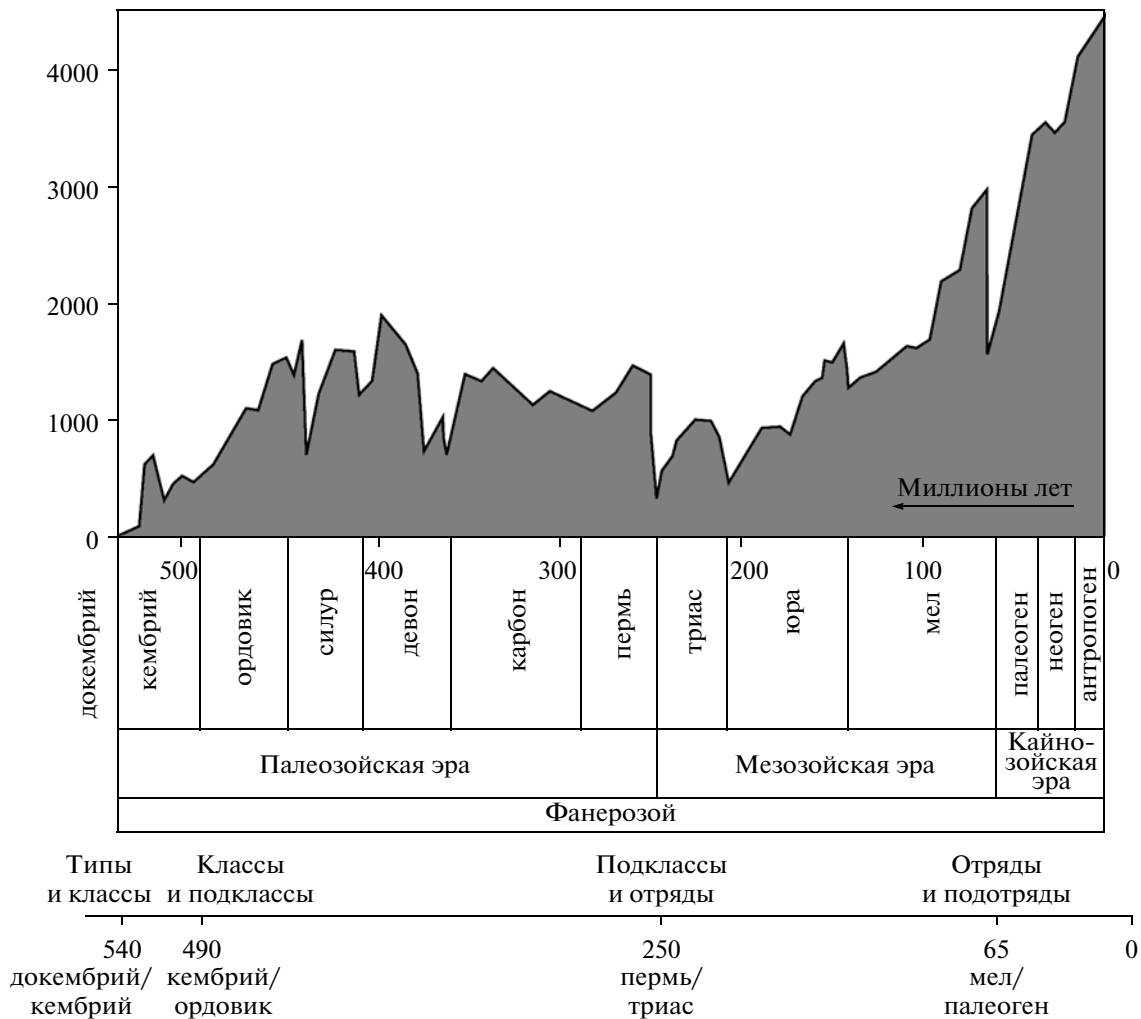
Конечно, первые многоклеточные животные, возникшие от одноклеточных, должны были иметь



**Рис. 3.** Некоторые представители вендской биоты; образцы происходят из вендских отложений Зимнего Берега Белого моря: *a, б* – дискретные следы выедания мата, оставленные *Yorgia* и *Dickinsonia*: *a* – прорисовка плиты (по: Иванцов, Малаховская, 2002), *б* – фотография детали цепочки следов; *в* – отпечаток *Dickinsonia* (витрина Музея ПИН РАН); *г* – реконструкция *Charniadicus* (по: Jenkins, Gehling, 1978); *д* – *Parvancorina sagitta*, латексный слепок, ПИН № 4852/89; *е* – *Temnoxa molliuskula*, ПИН № 4852/104; *ж* – поселение *Nemiana*, ПИН № 3993-5610; *з* – *Tibraichidium*, ПИН № 3993-5250.

микроскопический размер и примитивный эмбриогенез. Тем не менее эта теория вызывает несколько возражений. Во-первых, даже примитивный эмбриогенез вряд ли мог ограничить размеры всех животных в микроскопических рамках. Ведь известны даже гигантские одноклеточные. Во-вторых, важные билатеральные черты, по данным палеонтологии, вырабатывались при достаточно больших размерах и, как будет видно дальше, на более примитивном уровне организации, чем тот, который должны были

бы иметь первые билатерии с хорошо развитой региональной спецификацией развития. Об этом как раз свидетельствуют, как мы попытаемся показать дальше, некоторые представители вендской фауны. Поэтому, вслед за Конвей Моррисом (Conway Morris, 2000), трудно согласиться с тем, что все основные черты билатерий сформировались за длительный период эволюции микроскопических (< 1 мм) животных.



**Рис. 4.** Развитие биологического разнообразия в фанерозое: сверху — изменение числа родов морских животных (Sepkoski, 1995), внизу — максимальный ранг новых таксонов, возникавших на основных рубежах фанерозоя (Rozhnov, 2001).

Если это так, то все известные вендские организмы должны иметь какое-либо отношение к формированию современных типов и среди них необходимо выявить те черты в строении, которые позволили бы связать вендские организмы с их прямыми или косвенными кембрийскими потомками. Для этого нужно представить, прежде всего, что мы ожидаем встретить в докембрии в качестве предков современных типов.

### ЧТО МОГУТ ПРЕДСТАВЛЯТЬ СОБОЙ ДОКЕМБРИЙСКИЕ ПРЕДКИ СОВРЕМЕННЫХ METAZOA?

Для ответа на этот вопрос необходимо реконструировать не какую-то обобщенную форму, обладающую всеми необходимыми чертами строения современных типов многоклеточных животных, а скорее, обобщенную модель некоего предкового таксона, вписывающегося в трофическую структуру возможной на то время биоты. Как же правильно подойти к

этой проблеме? Начнем с аналогии появления современных и других палеозойских классов иглокожих в ордовике, потому что сравнивать скелетные формы кембрийских типов с бесскелетными представителями докембрийской фауны трудно из-за разной сохранности материала. Сравнить становление ордовикских “скелетных” классов с кембрийскими “скелетными” предками методологически проще. Такое сравнение показывает, что классы морских беспозвоночных последний раз возникают в ордовике и после ордовика появляются лишь таксоны меньшего порядка. Это отражает общую тенденцию уменьшения максимального ранга появляющихся таксонов с течением геологического времени (рис. 4). Классы, дожившие с ордовика до современности, возникли в геологической летописи внезапно с уже сформированным планом строения. В ордовике вокруг стволов этих больших классов появились многочисленные линии малых и средних классов. В этом выражается архаическое многообразие. Кембрийские классы, предковые для возникших в ордо-

вике, с морфогенетической точки зрения представляют собой не разделенные на классы подтипы: признаки, входившие в ордовике в план строения классов, составляя единый неразделимый комплекс, в кембрии могли комбинироваться в самых необычных нестабильных сочетаниях. Например, монотипические в кембрии подтипы иглокожих пельматозоа (с единственным в кембрии классом эокриноидей) и элевтерозоа (с единственным в кембрии классом эдриоастероидей) являлись предками для всех появившихся в ордовике классов иглокожих, распределявшихся среди этих подтипов. Фактически в ордовике произошло разделение этих подтипов на классы. Все классы третьего подтипа билатерально-асимметричных карпозойных иглокожих появились в кембрии. Этот подтип уже был разделен на классы, но, с морфогенетической точки зрения, по существу и уровню организации таксономический уровень этого подтипа был выше (надподтип), а входившие в него классы были собственно подтипами, не разделенными на классы. Это следует из того, что в морфологии представителей карпозойных иглокожих комбинируются признаки иглокожих и хордовых (Jefferies, 1986; Rozhnov, 2002). Карпозойные иглокожие отражают разделение предкового надтипа на типы иглокожих, хордовых и полухордовых, но они не являются предками ни для иглокожих, ни для других типов, а лишь отражают архаическое многообразие, возникавшее при разделении некоего предкового надтипа на таксоны меньшего ранга. Таким образом, в раннем палеозое мы фактически фиксируем разделение надтипа на типы, а типы — на подтипы и классы. В геологическом масштабе это происходит крайне быстро. Интерполируя полученные данные на вендскую биоту, мы можем представить многоклеточных животных этого периода как некий таксон очень высокого ранга, как многоклеточных, еще не разделенных даже на надтипы или только начинающих разделяться. Это может объяснить достаточно простую организацию вендских животных, у которых начинают появляться признаки, характерные для более сложной организации. Эти появляющиеся признаки могли в дальнейшем модифицироваться и комбинироваться, формируя планы строения появляющихся типов.

Возникновение разнообразия новых таксонов не только с появлением новых признаков, но и их последующей комбинаторикой показано Розановым (1973) на примере раннекембрийских археоциат — ископаемого типа животных, близкого к губкам. Он сравнил распределение в геологическом времени (по векам раннего кембрия) число появляющихся новых признаков с числом родов правильных археоциат. Оказалось, что на первом этапе становления археоциат число новых признаков сначала постепенно растет, а в конце атдабанского века быстро увеличивается (рис. 5). На втором этапе происходит бурный расцвет группы за счет появления небольшого количества новых усложненных признаков при исчезно-

вании части старых и при быстром росте числа родов. На третьем, самом длинном, если верить точности современных методов определения абсолютного возраста, этапе “остаточного перераспределения” новых признаков не появляется вовсе, небольшое их число исчезает, а число родов достигает своего максимума за счет перекомбинации уже выработанных признаков. На четвертом этапе происходит резкое вымирание группы при доживании небольшого числа ранее возникших родов.

Таким образом, в докембрии мы можем ожидать встретить не предковые линии современных типов, а более высокие таксономические категории, надтипы и выше, не разделенные на типы. Признаки, входящие в план строения фанерозойских типов, в докембрии могли только формироваться и не быть соединенными еще в неразрывно связанные комплексы планов строения сформированных в кембрии типов. Этому состоянию развития биоты должно соответствовать и архаическое многообразие, определяющее уровень организации вендских многоклеточных животных.

#### РЕПЕРНЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ВЕНДСКИХ METAZOA

Для определения преобладающего морфологического, морфогенетического и таксономического уровня организации вендских животных мы должны четко и достоверно определить некий репер — условную точку отсчета среди них. Для этого мы используем два важных факта. Во-первых, описанные в литературе следы выедания водорослево-бактериальных матов. Во-вторых, бросающееся в глаза отсутствие конечностей и щупалец почти у всех вендских животных и присутствие у некоторых из них следов поперечной сегментации.

Следы выедания водорослево-бактериального мата дают нам четкий репер организации пищеварительной системы у некоторых вендских организмов. Основным первичным пищевым ресурсом для бентосных организмов в венде были, видимо, хорошо развитые тогда на мелководье бактериально-водорослевые маты и пленки. Некоторые из вендских животных, несомненно, выедали их, что видно по следам жизнедеятельности (рис. 3, а, б). Таким способом питания можно объяснить следы их дискретного перемещения у *Dickinsonia costata*, *D. cf. tenuis*, *Yorgia waggoneri*, *Epibaion axiferus* (Иванцов, Малаховская, 2002). Мы предполагаем, что в этом случае имело место внеорганизменное, или кожное, пищеварение (Rozhnov, 2009). Эти животные закрывали своим телом участок пленки, что приводило к разрушению ее системы, гибели бактерий и водорослей, их разрушению, перевариванию энзимами, выделявшимися нижней поверхностью тела, и усвоению через ту же поверхность. Для этого им было необходимо сравнительно длительное время находиться на поверхности пленки без движения, а, закончив трапезу, перебраться на соседний участок пленки. Это, по нашему



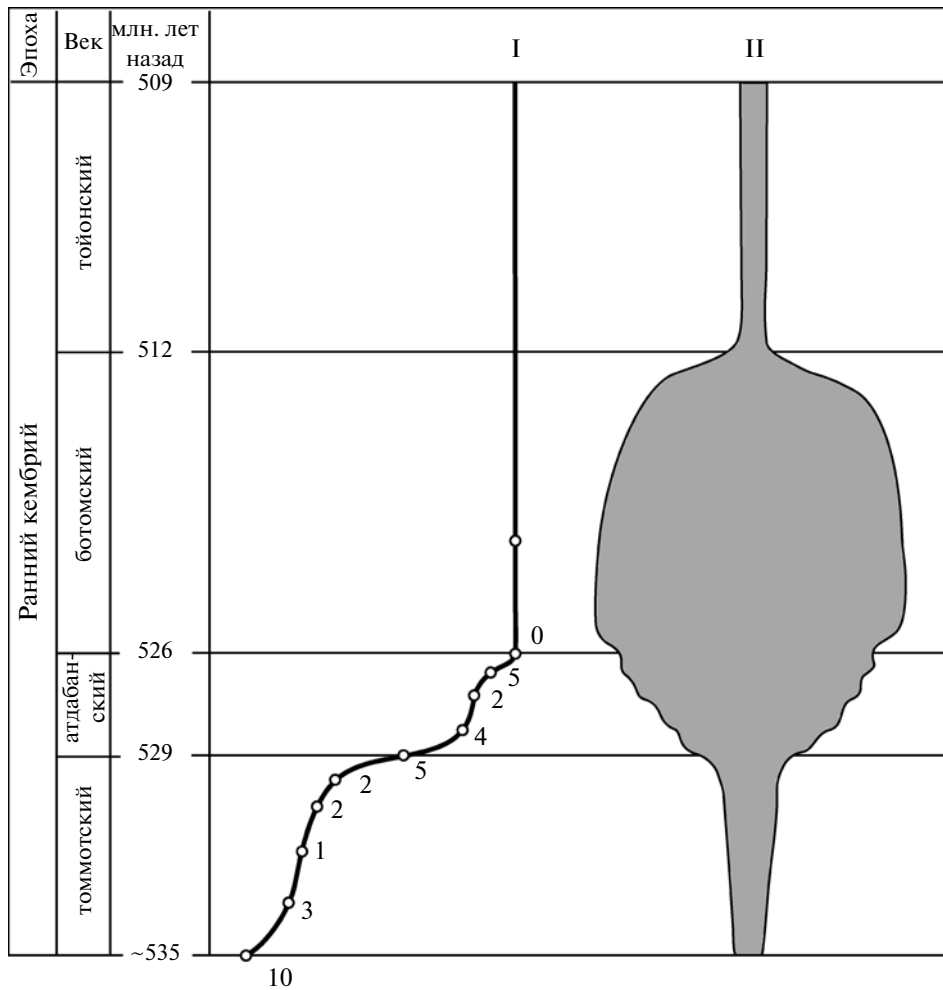


Рис. 5. Схема соотношения числа появления новых признаков (I) правильных археоциат с числом их родов (II) (по: Розанов, 1973).

мнению, и привело к появлению дискретных следов выедания вендских пленок (рис. 3, а, б). Дискретность следов и хорошее отражение ими морфологии нижней поверхности тела указывают на наличие у этих животных именно наружного, так называемого внеорганизменного пищеварения, или “кожного пищеварения”. Такое пищеварение описано у некоторых современных иглокожих и медуз. Но особенно большую роль оно играло у *Trichoplax adhaerens*, загадочного современного животного, из-за простоты своего строения выделенного в монотипический тип Placozoa Grell, 1971 и которого иногда сравнивают с гипотетическим предком многоклеточных — фагоцителлой (Иванов, 1973).

### ТРИХОПЛАКС КАК СОВРЕМЕННЫЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЬ ВЕНДСКИХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ

Трихоплакс представляет собой мелкое, округленное в покое, диаметром 2–3 мм, плоское, толщиной 20–40 мкм животное, живущее на стеклах морских аквариумов и на талломах находящихся там во-

дорослей. По краю этой маленькой “лепешки” проходит валик, образованный заворотом обращенного к субстрату “вентрального эпителия” на верхнюю “дорсальную сторону” (Иванов и др., 1980). Движущийся по субстрату трихоплакс постоянно образует псевдоподииподобные выросты, благодаря чему его форма может меняться от округлой до амёбоподобной и нитевидной (Окштейн, 1987). Тело трихоплакса состоит из трех слоев клеток: дорсального и вентрального эпителиев, а также срединного слоя звездчатых фибриллярных клеток, объединенных в единый синцитий. Эпителиальные клетки несут жгутики, расположенные более тесно на вентральной стороне. Среди вентрального эпителия встречаются безжгутиковые секреторные клетки, секрет которых обеспечивает внеорганизменное пищеварение трихоплакса (Серавин, Гудков, 2005). У трихоплакса отсутствует характерный для других Metazoa экстрацеллюлярный матрикс, благодаря чему жидкость и питательные вещества, образующиеся в результате внеорганизменного пищеварения, могут поступать внутрь трихоплакса и там усваиваться.

Мелкие органические частицы стимулируют открытие проходов между дорсальными клетками, попадают внутрь тела и там фагоцитируются фибриллярными клетками (Wenderoth, 1986).

Тем не менее питание трихоплакса осуществляется в основном с помощью внеорганизменного пищеварения (Серавин, Герасимова, 1998; Серавин, Гудков, 2005). Как показали эксперименты с его кормлением жгутиконосцами *Cryptomonas*, последние захватываются и обезвреживаются как на дорсальной, так и на вентральной стороне тела (Grell, Bentwitz, 1981), но переваривание происходит только на вентральной стороне тела, поэтому жгутиконосцы, захваченные клетками дорсальной стороны, перемещаются биением ресничек на вентральную сторону, где оказываются под плотно прижатым к субстрату телом изолированными от окружающей среды в “пищеварительной сумке”. Вентральные клетки вместе со специальными секреторными выделяют в образовавшуюся полость различные пищеварительные ферменты (Grell, Bentwitz, 1981). Образование этих пищеварительных полостей иногда называют “временной гастрულიей” (Behrend, Ruthmann, 1986). Трихоплаксы способны к коллективному питанию, образуя плотные полосовидные скопления на стенках аквариума и на талломах зеленых водорослей. Медленно передвигаясь, они выделяют пищеварительные соки и переваривают находящиеся под ними водоросли.

Мы привели подробное описание механизма питания современного трихоплакса для того, чтобы показать большую вероятность существования сходного механизма питания путем внеорганизменного пищеварения у вендских животных, оставивших следы выедания водорослево-бактериального мата. Внеорганизменное пищеварение частично сохранилось и у других современных животных. Так у сцифоидной медузы *Cyanea capillata* ротовая лопасть охватывает добычу и формирует временную пищеварительную камеру. Эпителиальные клетки лопасти выделяют пищеварительные ферменты в камеру, где и происходит переваривание захваченной добычи (Серавин, 1991). Таким образом, внеорганизменное пищеварение, происходящее не в специальной пищеварительной полости тела, а снаружи, известно не только у трихоплакса, но и у сцифоидных медуз. Под именем “кожного пищеварения” внеорганизменное пищеварение известно у морских звезд и морских ежей (Requignat, 1972).

#### БОЛЬШИНСТВО ВЕНДСКИХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ МОГЛИ ИМЕТЬ ПЛАКОЗОЙНЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ, НА ФОНЕ КОТОРОГО ПОЯВЛЯЛИСЬ ОТДЕЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ ПЛАНОВ СТРОЕНИЯ ФАНЕРОЗОЙСКИХ ТИПОВ

При сравнении *Dickinsonia*, *Yorgia* и других вендских животных, оставивших следы выедания водорослево-бактериальных матов, с *Trichoplax* можно

видеть черты сходства не только во внеорганизменном пищеварении, но и в отсутствии морфологически выраженного переднего конца тела и общей округлой формы животного (рис. 3, в). При этом функционально передний конец у этих вендских животных мог быть выражен в преобладающем направлении их движения. Такой же функционально передний конец тела мог быть выражен у трихоплакса, когда он принимал нитевидную форму и двигался. Отсутствие морфологически выраженного переднего конца и любых постоянных выростов тела у трихоплакса хорошо сопоставляются с низким разнообразием гомеобоксных генов, которые у большинства других многоклеточных определяют в онтогенезе расположение многих структур вдоль переднезадней оси тела. Поэтому можно предположить, что и у сравниваемых вендских животных регуляция формообразования с помощью гомеобоксных генов находилась на начальной стадии становления. Таким образом, для этих вендских животных мы можем определить уровень организации, характеризующийся отсутствием морфологически выраженного переднего конца тела, отсутствием полостной пищеварительной системы при хорошо развитом внеорганизменном пищеварении и начальной стадии развития гомеобоксной системы регуляции морфогенеза. Этот уровень организации можно условно назвать плакозойным, по названию типа животных Placozoa, основанном на трихоплаксе. Но, как будет видно из дальнейшего, мы понимаем этот уровень шире организации трихоплакса, в котором он определяет, скорее, его нижнюю границу.

Определив такой плакозойный репер уровня организации вендских животных, оставивших следы выедания водорослево-бактериальных матов, мы можем распространить его и на многих других вендских животных. Основанием для такого расширения может служить отсутствие у них щупалец, ног и любых пищеварительных придатков, а также следов рта и ануса. Обычно на отсутствие этих признаков не обращают внимания, так как считают это результатом дефектной сохранности. Но достаточно сравнить останки вендских животных с кембрийскими в подобных по сохранности местонахождениях, как станет ясно, что отсутствие у животных этих структур в венде — реальный факт. Этот факт делает преобладание внеорганизменного пищеварения у большинства вендских животных весьма возможным и даже наиболее вероятным, так как внутреннее пищеварение без эффективного пищеварительного аппарата у крупных животных нерационально. Многие структуры, обычно интерпретируемые как внутренние каналы, могут в действительности являться желобками на внешней поверхности, служившими для транспортировки органических частиц в места обильного выделения энзимов и для увеличения наружной поверхности тела для более эффективного использования растворенной органики.

Например, полушаровидная *Nemiana simplex*, обычно относимая ко жгутиконосцам, не имеет никаких следов щупалец (рис. 3, ж), и поэтому могла иметь лишь плакозойный уровень организации с усовершенствованным “внеорганизменным пищеварением”, отражающим начальный этап становления гастральной полости, которая направлена входным отверстием вверх. Совместное тесное, фактически ковровое, расположение немиян могло быть аналогично “коллективному питанию” трихоплаксов, которое давало ряд преимуществ.

Плакозойный уровень организации могли иметь и другие вендские животные, имитирующие, по нашему мнению, облик представителей фанерозойских типов. Например, *Tribrachidium* (рис. 3, з) и *Arkarua* нередко относят к иглокожим или к кишечнополостным, но, по нашему мнению, у них сочетаются признаки кишечнополостных (примитивная гастральная полость) и примитивные ресниччатые структуры, служащие для транспортировки пищи и известные у личинок многих групп и у некоторых взрослых животных разного таксономического положения (Rozhnov, Ivantsov, 2007).

С точки зрения становления трофической структуры, вендские консументы первого порядка, тем более такие крупные как диккинсония, представляли собой пищевой ресурс, доступный после смерти и разложения деструкторами для питания консументов второго порядка. Этим последним необходимо было передвигаться, собирая детрит или перемещаясь от одного такого трупа к другому. При отсутствии ног, следов которых у вендских животных не найдено, они могли передвигаться с помощью ресничек, или ундулирующих движений тела. Последний способ был менее распространен из-за выпуклой срединной части и слабой сегментации тела, слабого развития мускулатуры и, видимо, нервной системы. У *Trichopax* передвижение с помощью ресничек является обычным, а возможность ундулирующих движений находится в зачаточном состоянии. Для энергетически выгодного передвижения такие животные должны были бы выявить передний и задний концы и приобрести двустороннюю симметрию. Таким образом, *Parvacorina* и сходные формы могли иметь достаточно простую плакозойную организацию, но имитировать более сложные формы благодаря приспособлению к питанию трупами или собиранию детрита (рис. 3, д, е). Наличие у них хорошо выраженной переднезадней оси могло обеспечиваться еще спецификацией клеточных линий, как это имеет место у личинок многих билатерий (Peterson, Davidson, 2000), без участия или частичным участием позднее возникшей региональной спецификации с помощью комплекса *Нох*-генов. Мускулатура и нервная система у них, по-видимому, были развиты слабо, что могло быть наиболее существенным отличием этих животных от настоящих Bilateria, в том числе и от Acoela.

Таким образом, в рамках плакозойной организации могли появляться признаки более высокоорганизованных животных: появление сначала временной, а потом и постоянной гастральной полости, а также билатеральной симметрии и сегментации тела, сначала поверхностной. Для некоторых вендских остатков, прежде всего для *Kimberella*, можно предположить более высокий уровень организации, судя по ее более сложному строению и следам ее питания (Fedonkin et al., 2007). Хотя и в этом достаточно исключительном случае не все так однозначно. Анатомически они могли быть устроены значительно проще, чем требует предполагаемая для них моллюсковая организация.

Значительно сложнее охарактеризовать способы питания петалонам, вытянутые тела которых поднимались в толщу воды при помощи стебля, отходившего от тонкого дисковидного прикрепительного образования большого диаметра, лежащего на грунте (рис. 3, з). Возможно, что они вообще не были многоклеточными животными (Seilacher, 2007) или были чистыми симбиотрофами (Serezhnikova, 2007, 2008) — во всяком случае они не могут быть восьмилучевыми кораллами, с которыми их нередко сравнивают, из-за совершенно иного типа роста (Narbonne, 2004).

Предполагаемый нами фоновый, достаточно широко понимаемый, плакозойный уровень организации большинства вендских многоклеточных организмов хорошо вписывается в консументальную структуру вендской биоты. Отличительной особенностью ее было отсутствие среди многоклеточных фильтраторов и хищников (Rozhnov, 2009).

Таким образом, на наш взгляд, вендские многоклеточные животные имели в основном плакозойный уровень организации, в рамках которого появились признаки будущих надтипов и типов. Само же обособление типов, соединение ранее появившихся признаков в единый неразрывный комплекс, образовавший план строения современных типов, произошло очень быстро в раннем кембрии.

#### ВОЗМОЖНЫЕ ФАНЕРОЗОЙСКИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ ВЕНДСКИХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ

Многоклеточные животные типичного вендского облика почти полностью исчезли в кембрии. Часть из них дала начало типичным кембрийским животным нового облика, активно участвовавшим в “кембрийской агрономической революции” (Seilacher, Pfluger, 1994). Другая часть вымерла в основном из-за исчезновения их основного ресурса питания — водорослево-бактериальных матов, которые не смогли больше развиваться в результате биотурбации осадка потомками вендских многоклеточных (Droser et al., 2002). Из других трофических ниш они также были вытеснены более совершенными потомками. Но некоторые из них, с внеорганизменным пищеварением, видимо, смогли приспособиться к новой биоте. Это не только трихоплакс, о котором уже говори-

лось, но и, возможно, некоторые современные паразитические группы. Прежде всего, это представители класса Dicyemida и Orthonectida, которых традиционно включают в состав типа Mesozoa (Иванов, 1983; Малахов, 1990). При этом ортонектиды имеют несколько более высокий уровень организации, чем дициемиды, и несут некоторые черты строения эуметазойных многоклеточных (Слюсарев, 2008).

Таким образом, выявленные по палеонтологическим данным особенности становления типов многоклеточных животных и формирования их планов строения ставят ряд вопросов к биологии развития. Среди этих вопросов – причины и конкретные механизмы не только быстрого, взрывного характера их возникновения, но и последующей столь длительной стабильности планов строения. Требуется своего объяснения прекращение возникновения новых типов после кембрия. Возникает вопрос: почему одни таксоны способны давать огромное количество жизненных форм, а другие – минимальное. Поиски ответов на эти вопросы приводят к выводу о том, что палеонтология и эволюционная биология развития должны обращать больше внимания друг на друга, находить взаимопонимание, больше задавать друг другу вопросов и совместно находить на них правительные ответы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арендт Ю.А. Морские лилии циртокриниды. М.: Наука, 1974. 251 с.
- Иванов А.В. *Trichoplax adhaerens* – фагоцителлообразное животное // Зоол. журн. 1973. Т. 52. Вып. 8. С. 1117–1130.
- Иванов А.В. О систематическом положении Mesozoa // Тр. ЗИН АН СССР. 1983. Т. 109. С. 76–89.
- Иванов Д. Л., Малахов В.В., Цетлин А.Б. Тонкая морфология и ультраструктура примитивного многоклеточного организма *Trichoplax* sp. 1. Морфология взрослых особей и бродяжек по данным растровой электронной микроскопии // Зоол. журн. 1980. Т. 59. Вып. 12. С. 1765–1767.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и полухордовые. М.: Наука, 1978. 166 с.
- Иванцов А.Ю., Малаховская Я.Е. Гигантские следы вендских животных // Докл. АН. 2002. Т. 385. С. 328–386.
- Малахов В.В. Загадочные группы морских беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1990. 144 с.
- Малахов В.В., Незлин Л.П. Трихоплакс – живая модель происхождения многоклеточных // Природа. 1983. № 3. С. 32–41.
- Мамкаев Ю.В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биологии. 1968. Т. 21. № 1. С. 48–56.
- Мамкаев Ю.В. Методы и закономерности эволюционной морфологии // Современная эволюционная биология. Киев: Наук. думка, 1991. С. 33–56.
- Окштейн И.Л. К биологии *Trichoplax* sp. (Placozoa) // Зоол. журн. 1987. Т. 66. Вып. 3. С. 339–347.
- Рожнов С.В. Морфологические закономерности становления и эволюции высших таксонов иглокожих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Изд-во КМК, 2005. С. 157–172.
- Рожнов С.В. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и архаическое многообразие по данным палеонтологии // Эволюция биосферы и биоразнообразие. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2006. С. 134–146.
- Рожнов С.В. Симметрия и морфогенез: становление пентамерии у иглокожих // Проблемы эволюционной морфологии животных. Ч. 1. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2008. С. 69–89.
- Рожнов С.В. Роль гетерохроний в становлении планов строения высших таксонов иглокожих // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 2. С. 155–166.
- Розанов А.Ю. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука, 1973. 164 с.
- Серавин Л.Н. Роль ротовых лопастей в питании и пищеварении сцифоидной медузы *Cyanea capillata* (L.) // Докл. АН СССР. 1991. Т. 321. С. 1301–1303.
- Серавин Л.Н., Герасимова З.П. Особенности тонкого строения трихоплакса *Trichoplax adhaerens*, питающегося на плотных растительных субстратах // Цитология. 1998. Т. 30. С. 1188–1193.
- Серавин Л.Н., Гудков А.В. *Trichoplax adhaerens* (тип Placozoa) – одно из самых примитивных многоклеточных животных. СПб.: Тесса, 2005. 69 с.
- Слюсарев Г.С. Тип ортонектиды (Orthonectida): строение, биология, положение в системе многоклеточных животных // Журн. общ. биологии. 2008. Т. 69. № 6. С. 403–427.
- Соколов Б.С. Вендский комплекс (венд) и проблема границы докембрия и палеозойской группы // Геология докембрия. М.: Наука, 1964. С. 135–150.
- Федонкин М.А. Бесскелетная фауна венда и ее место в эволюции Metazoa. М.: Наука, 1987. 176 с.
- Barrois J. Development de comatule (*C. mediterranea*) // Recueil Zool. Suisse. 1888. V. 4. P. 544–551.
- Behrendt G., Ruthmann A. The cytoskeleton of the fiber cells of *Trichoplax adhaerens* (Placozoa) // Zoomorphology. 1986. V. 106. P. 123–130.
- Bottjer D.J., Clapham M.E. Evolutionary paleoecology of Ediacaran benthic marine animals // Neoproterozoic geobiology and paleobiology / Ed. Xiao S., Kaufman A.J. N.Y.: Springer, 2006. P. 91–114.
- Briggs D.E., Erwin D.H., Collier F.J. The fossils of the Burgess Shale. Washington : Smithsonian. Inst. Press, 1994. 238 p.
- Cloud P., Glaessner M.F. The Ediacarian period and system: Metazoa inherit the Earth // Science. 1982. V. 217. № 4562. P. 783–792.
- Conway Morris S. The Cambrian “explosion”: Slow-fuse or megatonnage? // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2000. V. 97. P. 4430–4433.
- Davidson E.H., Erwin D.H. Gene regulatory networks and the evolution of animal body plans // Science. 2006. V. 311. P. 796–800.
- Droser M.L., Jensen S., Gehling J.G. Trace fossils and substrates of the terminal Proterozoic-Cambrian transition: implications for the record of early bilaterians and sediment mixing // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2002. V. 99. P. 12572–12576.

- Fedonkin M.A., Simonetta A., Ivantsov A.Y.* New data on *Kimberella*, the Vendian mollusk-like organism (White Sea region, Russia): palaeoecological and evolutionary implications // The rise and fall of the Ediacaran biota / Ed. Vickers-Rich P., Komarower P. L.: Geolog. Soc., 2007. P. 157–179.
- Gehling J.G.* Earliest known echinoderm — a new Ediacaran fossil from the Pound Subgroup of South Australia // *Alcheringa*. 1987. V. 11. P. 337–345.
- Glaessner M.F.* The Dawn of animal life: A biohistorical study. Cambridge: Univ. Press, 1984. 244 p.
- Grazhdankin D.V., Ivantsov A.Y.* Reconstructions of biotopes of ancient Metazoa of the Late Vendian White Sea biota // *Palaentol. J.* 1996. V. 30. P. 674–678.
- Grazhdankin D.V., Seilacher A.* Underground Vendobionta from Namibia // *Palaentology*. 2002. V. 45. P. 57–78.
- Grell K.G., Benwitz G.* Ergänzende Untersuchungen zur Ultrastruktur von *Trichoplax adhaerens* F.E. Schulze (Placozoa) // *Zoomorphology*. 1981. V. 98. P. 47–67.
- Jefferies R.P.S.* The ancestry of the vertebrates. L.: British Museum (Natural History), 1986. 376 p.
- Jenkins G.* A review of the frond-like fossils of the Ediacara assemblage // *Rec. South Austral. Museum*. 1978. V. 17. № 23. P. 347–359.
- Narbonne G.M.* Modular construction of early Ediacaran complex life forms // *Science*. 2004. V. 305. P. 1141–1144.
- Nielsen C.* Animal evolution: interrelationships of the living phyla. Oxford: Univ. Press, 2006. 563 p.
- Pequignat E.* Some new data on skin-digestion and absorption in urchins and sea stars (*Asterias* and *Henricia*) // *Marine Biol.* 1972. V. 12. P. 28–41.
- Peterson K.J., Davidson E.H.* Regulatory evolution and the origin of the bilaterians // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2000. V. 97. P. 4430–4433.
- Rozhnov S.V.* Crookedness of the stem and crown of pelmatozoan echinoderms as resulting from different kinds of heterochrony // *Proc. European Conf. on echinoderms*. Milan: Balkema, 1998. P. 385–390.
- Rozhnov S.V.* Evolution of the hardground community // The ecology of the Cambrian radiation / Eds. Zhuravlev A.Yu., Riding R. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2001. P. 238–253.
- Rozhnov S.V.* Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // *Palaentol. J.* 2002. V. 36. Suppl. 6. P. S525–S674.
- Rozhnov S.V.* Development of the trophic structure of Vendian and Early Paleozoic marine communities // *Palaentol. J.* 2009. V. 43. P. 1364–1367.
- Rozhnov S.V., Ivantsov A.Yu.* Problems of identification of the Vendian echinoderms // *Trans. Int. Conf. "The rise and fall of the Vendian (Ediacaran) biota. Origin of the modern biosphere"*. M.: Geos, 2007. P. 21–27.
- Seilacher A.* Vendozoa: organismic construction in the Proterozoic biosphere // *Lethaia*. 1989. V. 22. P. 229–239.
- Seilacher A.* The nature of vendobionts // The rise and fall of the Ediacaran biota / Eds. Vickers-Rich P., Komarower P. L.: Geol. Soc., 2007. P. 387–397.
- Seilacher A., Pflugger F.* From biomats to benthic agriculture: a biohistoric revolution // *Biostabilization of Sediments / Eds. Krumbein W.E. et al.* Oldenburg: Univ. Bibliot. Informationssystem, 1994. P. 97–105.
- Sepkoski J.J., Jr.* The Ordovician radiations: diversification and extinction shown by global genus-level taxonomic data // 7th Int. Symp. Ordovician system "Ordovician Odyssey". Fullerton, California: SEPM, 1995. P. 393–396.
- Serezhnikova E.A.* Vendian attachment disks as symbiotrophic structures // *Trans. Int. Conf. "The rise and fall of the Vendian (Ediacaran) biota. Origin of the modern biosphere"*. M.: Geos, 2007. P. 28–33.
- Serezhnikova E.* Bacterial symbiosis: The driver for morphological peculiarities of the Vendian organisms? // *Abstr. Int. Geol. Congress. Oslo*, 2008. P. 183.
- Springer F.* American Silurian crinoids. Washington: Smithsonian. Inst. Publ., 1926. 239 p.
- Valentine J.W.* On the Origin of Phyla. Chicago: Univ. Press, 2004. 614 c.
- Wenderoth H.* Transepithelial cytophagy by *Trichoplax adhaerens* F.E. Schulze (Placozoa) feeding on yeast // *Z. Naturforsch.* 1986. V. 41. P. 343–347.
- Xian-Guang H., Aldridge R.J., Bergstrom J. et al.* The Cambrian fossils of Chengjiang, China. The flowering of early animal life. Oxford: Blackwell Publ., 2004. 233 p.

## From Vendian to Cambrian: the Beginning of Morphological Disparity of Modern Metazoan Phyla

S. V. Rozhnov

*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Profsoyuznaya 123, Moscow, 117997 Russia*

*e-mail: Rozhnov@paleo.ru*

**Abstract**—Continuity of the transition from Precambrian to the Phanerozoic metazoan fauna at the phylum level is analyzed. The discrete traces of feeding on bacterial mats by *Dickinsonia* and similar organisms are explained by extracorporeal digestion, characteristic of a placozoan level of organization, as in the extant *Trichoplax*. The absence of a morphologically developed anterior end of the body, of food-gathering appendages of any kind, and of appendages responsible for movement suggest that these animals were at this level of organization. Probably, an expanded placozoan level of organization can be assumed for most Vendian animals. Against this background, new characters emerged in the Cambrian to be included in the body plan of extant animal phyla. The relationships between the morphological archetype (body plan) and morphogenetic archetype are considered. It is shown that major features of a morphogenetic archetype could be retained from the time the taxon was formed.

**Keywords:** Metazoa, higher taxa, body plan, morphogenesis, origin, Vendian, Cambrian