

УДК 573

РАННЯЯ ИСТОРИЯ МЕТАЗОА – ВЗГЛЯД ПАЛЕОНТОЛОГА

© 2014 г. А. Ю. Журавлев

Геологический институт РАН
119017 Москва, Пыжевский пер., 7
e-mail: ayzhur@mail.ru

Поступила в редакцию 21.01.2014 г.

Успехи молекулярной биологии, заставившие переосмыслить базовые представления о родстве и путях эволюции крупных групп (“типов”) многоклеточных животных, с большим вниманием были встречены палеонтологами, чем неонтологами. Это неудивительно: именно ископаемая летопись является надежным проверочным тестом для молекулярно-биологических гипотез. Палеонтологическая летопись показывает, что между различными “типами”, объединяемыми ныне в ветвь Ecdysozoa, – членистоногими, онихофорами, тихоходками, приапулидами, волосатиками – существовало множество переходных форм, вымерших еще в раннем палеозое. Облик этих организмов вполне соответствует гипотетическим исходным формам, которые должны были существовать, судя по онтогенезу онихофор. Остатки каких-либо животных, которые даже с очень большой настяжкой можно было бы рассматривать как промежуточные формы между членистоногими и кольчечами, в ископаемой летописи полностью отсутствуют. Древнейшие Deuterostomia – единственной ветви Bilateria, не оспариваемой ни одной из дисциплин, – хотя и в меньших подробностях, позволяют воссоздать их раннюю историю и указывают на наличие подвижных двусторонне-симметричных форм в начале становления как хордовых, так и гемихордовых и иглокожих. Сложнее понять раннюю эволюцию Lophotrochozoa, поскольку в отличие от других ветвей Bilateria их древнейшие остатки представлены исключительно скелетными ископаемыми. Однако именно общность скелетных микроструктур у моллюсков, брахиопод и мшанок, не встречающихся у других Metazoa, указывает на то, что среди древнейших Lophotrochozoa были близкородственные формы, часть которых являлась сидячими сестрофагами, часть – подвижными эпифентосными детритофагами. В совокупности современные данные молекулярной биологии, палеонтологии и сравнительной эмбриологии/анатомии, вышедшие на новый уровень с внедрением новых методов микроскопии, позволяют из всех предположений о происхождении Metazoa наименее вероятными считать гипотезы организма, подобного гастре, или иного планктонного предка. Более вероятно, что общий предок Bilateria был подвижным эпифентосным животным, а стремительная диверсификация Metazoa, охватившая конец эдиакарского – начало кембрийского периодов (около 40 млн лет) являлось реальным событием, которому предшествовала длившаяся более миллиарда лет сборка метазойного генома у общих предков Opisthokonta и Unikonta в целом.

Когда сто лет назад американский геолог Уолкотт открыл первый из кембрийских лагерштеттов (нем. Lagerstätte – “залежь”) – сланец Бёрджесс (Burgess Shale) на западе Канады, все казалось довольно просто: червевидные формы – кольчечцы, организмы с членистыми конечностями – членистоногие, округлые отпечатки с радиальными лопастями – медузы (Walcott, 1911a, b; 1912). В конце 1970-х годов пришло время переизучения старых коллекций из сланца Бёрджесс, сбора дополнительных образцов и открытия новых лагерштеттов. Среди них следует назвать нижнекембрийские Ченцзян на юге Китая, Сириус-Пассет на севере Гренландии, Синские местонахождения в Центральной Якутии, Эму-Бей на о. Кенгуру в Австралии, а также среднекембрийский

комплекс Муреро в испанском Арагоне, откуда происходит львиная доля наиболее интересных находок. Одновременно пришло понимание, что эти наиболее интересные находки никак не вписываются в классические представления сравнительной анатомии о предковых планах строения. Их стали выделять, иногда всего по нескольким экземплярам, в отдельные, давно и полностью вымершие типы. Особенно отстаивал эту позицию создатель теории прерывистого равновесия Гулд (Gould, 1989), предполагавший, что ископаемые формы, подобные *Orobiniella* с пятью фасеточными глазами, плавательными лопастями и членистым хоботком или *Hallucigenia* с парными шипами вместо ходных конечностей и гибкими непарными придатками вдоль спины, – все это

ранние варианты становления Metazoa, не имевшие отношения к истории современных типов и в конкурентной борьбе быстро уступившие им место под тусклым раннепалеозойским солнцем.

В этот же период молекулярные биологи на основе сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей гомологичных участков ДНК, сопоставления порядка экспрессии гомеобоксных комплексов, а позднее и сравнения полных геномов начали свою конкисту против постулаторов классической сравнительной анатомии. Получилось, что членистоногие – совсем не родственники кольчецов, а вместе с приапулидами и круглыми червями составляют ветвь Ecdysozoa (линяющие животные); а брахиоподы не занимают промежуточное положение между первично- и вторичноротыми, но вместе с кольчечами, моллюсками, мшанками и прочими щупальцевыми образуют другую большую ветвь беспозвоночных – Lophotrochozoa (Halanych et al., 1995; Aguinaldo et al., 1997; Aleshin et al., 1998). Лишь Deuterostomia остались незыблеблемым бастионом сравнительной анатомии, хотя к ним примостились некая *Xenoturbella*, которую раньше помещали среди плоских червей. На первых порах казалось, что это фронда, а не революция, игра больших, но не выверенных чисел (Wägele, Misof, 2001; Nielsen, 2003; Philip et al., 2005). Но время шло, а странные образы не растаяли, а лишь обрели четкость (Baguñà et al., 2008; Colgan et al., 2008; Helmkampf et al., 2008; Hejnol et al., 2009; Paps et al., 2009; Braband et al., 2010; Ogino et al., 2010; Edgecombe et al., 2011; Telford, Copley, 2011). Более того, идеи молекулярных биологов встретили неподдельный интерес и твердокаменные (в прямом смысле) свидетельства со стороны палеонтологов, изучавших строение кембрийских ископаемых.

Именно успехи молекулярной биологии, давшие новые параметры филогенетических деревьев, позволили найти правильное место среди Ecdysozoa, Lophotrochozoa и Deuterostomia для ряда кембрийских групп (например, палеосколециды, ксенузии, аномалокариды) и понять, куда относятся неопознанные кембрийские объекты, представленные всевозможными мелкоразмерными ракушками. Всего 10–15 лет назад эти 20–30 крупных групп (тоттиди, халькиериды, хадимопанеллы и многие другие) представляли значительную часть кембрийского разнообразия и, казалось, никогда не найдут “своего” места в филогении Metazoa.

Молекулярные деревья Metazoa, по современным представлениям, разделяются на ветви

Porifera (шестилучевые, обыкновенные и известковые губки, а также Homoscleromorpha), Placozoa (трихоплаки), Cnidaria (включая микрозоа), Ctenophora, Acoelomorpha (немертодерматиды и бескишечные турбеллярии, иногда вместе с *Xenoturbella*), Deuterostomia (иглокожие, гемихордовые и хордовые, иногда вместе с *Xenoturbella*), Chaetognatha, Ecdysozoa (круглые черви, волосатики, приапулиды, лорициферы, киноринхи, тихоходки, онихофоры, членистоногие, включая пятиусток), Lophotrochozoa (мшанки, камптозои, циклиофоры, ортонектиды, брахиоподы, форониды, моллюски, немертины и кольчечцы, в том числе мизостомиды, эхиуриды, сипункулиды и погонофоры/вестиментиферы, а также дициемиды) и Platyzoa (прочие плоские черви, брюхоресничные, скребни, микрогнатозои и коловратки); Lophotrochozoa и Platyzoa иногда объединяются вместе как Spiralia (Passamanek, Halanych, 2006; Bleidorn et al., 2007; Jiménez-Guri et al., 2007; Sperling et al., 2007; Dunn et al., 2008; Jenner, Littlewood, 2008; Marlétaz et al., 2008; Struck, Fisse, 2008; Yokobori et al., 2008; Egger et al., 2009; Struck et al., 2011 и выше названные работы). Если исходить из сугубо молекулярных данных, положение некоторых организмов (*Xenoturbella*) и состав ряда групп (Acoelomorpha, Platyzoa) остаются спорными: *Xenoturbella*, например, объединяется с Acoelomorpha в составе Deuterostomia (Philippe et al., 2011; Nakano et al., 2013) (рис. 1). Также не выяснены взаимоотношения отдельных подразделений в пределах Ecdysozoa, Lophotrochozoa и Deuterostomia. Однако умножение секвенированных генов и видов помогает найти в каждой из этих групп место для прежних типов, более согласующееся с классическими представлениями сравнительной анатомии. Скажем, данные по 196 генам для 58 видов Lophotrochozoa выявили сестринские отношения между мшанками, форонидами и брахиоподами в пределах Lophophorata и между последними и Kamptozoa+Cycliophora (Nesnidal et al., 2013), тогда как прежняя недостаточная выборка связала брахиопод, форонид и немертин в довольно странную группу Kryptochozoa (Dunn et al., 2008; Giribet et al., 2009).

Гораздо сложнее обстоит дело с базальными группами – губки, книдарии, трихоплаки и трехслойные гребневики – это именно тот узел в эволюции Metazoa, который в настоящее время не удается окончательно распутать. После обнаружения у Homoscleromorpha, прежде считавшихся семейством или подотрядом в классе Demospongiae, базальной мембрани из коллагена IV и ламина, подстилающей хоано- и пинакодерму

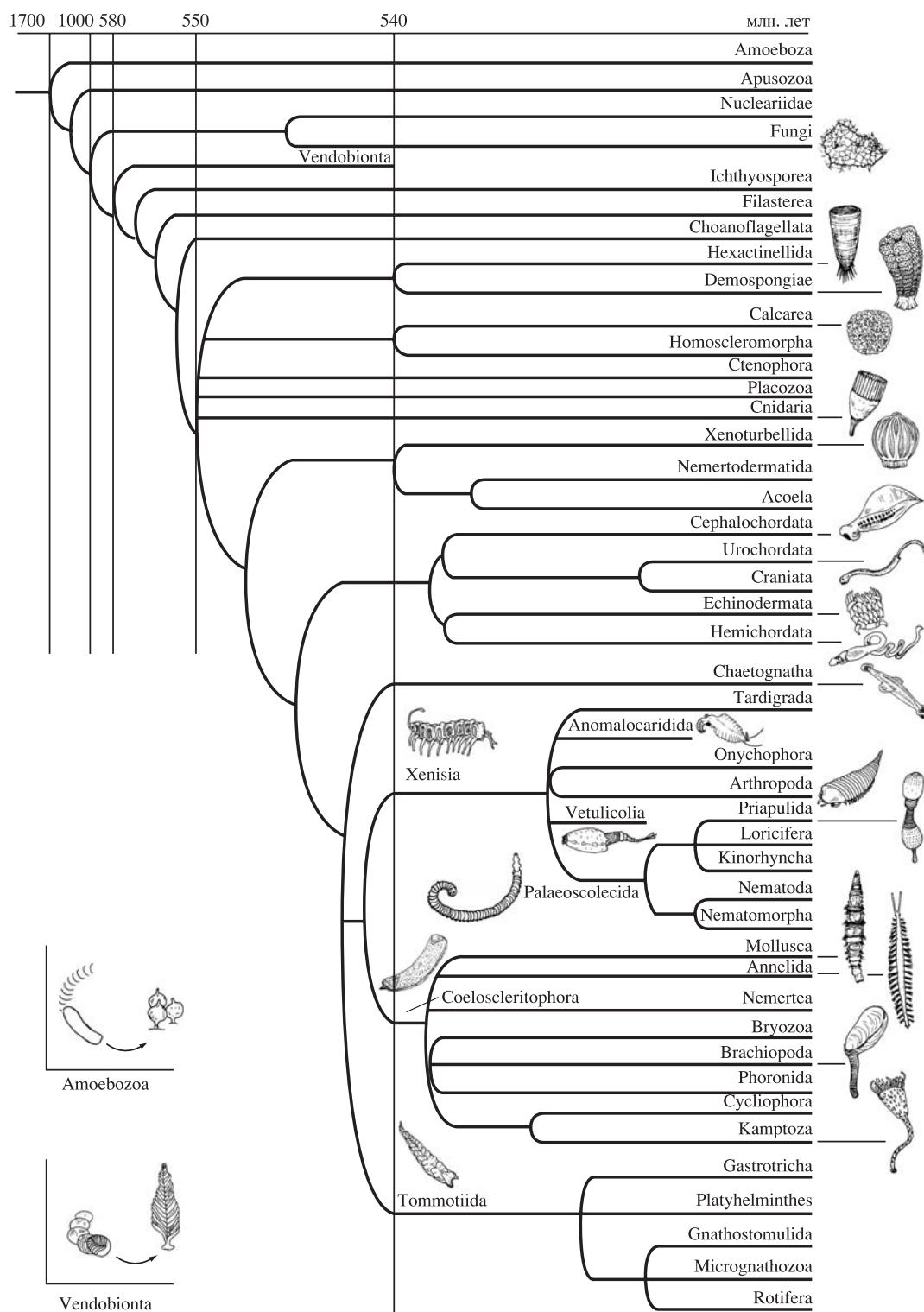


Рис. 1. Молекулярная филогенетия Unikonta по Edgecombe et al. (2011); Nesnidal et al. (2013); Sebé-Pedrós et al. (2013) с наложением палеонтологических данных (изображены только древнейшие ископаемые представители различных групп). Вверху – радиометрическая шкала в млн лет (вне масштаба), рубеж 540 млн лет примерно отвечает границе эдиакарского и кембрийского периодов. Амоеобоза (жизненный цикл эдиакарского слизевика *Gaojishanina*), Annelida (кембрийская *Burgessochaeta*), Annelida (кембрийская *Eiffelia*), Anomalocaridida (кембрийская *Amplectobelua*), Brachiopoda (кембрийская *Fuxianhuia*), Coeloscleritophora (кембрийская *Halkieria*), Crinata (ордивикский конолионт), Ctenophora (кембрийская *Ctenomimbrica*), Echinodermata (кембрийская *Ctenoscyathus*), Fungi (криотермальный гриб “*Tappania*”), Hemichordata (кембрийский *Protospongia*), Kamptozoa (*Spartobranchus*), Nemertea (кембрийский *Coyleldion*), Mollusca (кембрийская *Camella*), Tommotiida (кембрийский *Yunnanpriapulus*), Tommotiida (кембрийская *Microdictyon*), Tommotiida (кембрийская *Vetulicola*), Xenusia (кембрийская *Vetulicola*), Vendobionta (жизненный цикл vendobionта *Fractofusus*+*Charnia*), Vetulicola (кембрийская *Vetulicola*). © Художник Всеволод Абрамов.

и жгутиковый эпителий у личинки цинктобластулы, а также сперматозоидов с акросомами – особенностей, неизвестных у других губок и характеризующих трехслойных Metazoa; их выделили в отдельный класс губок, что подтвердили и молекулярные данные (Ereskovsky et al., 2009; Gazave et al., 2012). Рабочие гипотезы о последовательности возникновения и взаимосвязи различных губок, книдарий, ктенофор и трихоплакса сильно разнятся вплоть до диаметрально противоположных мнений (Borchiellini et al., 2001; Малахов, 2004, 2010; Wallberg et al., 2004; Schierwater et al., 2009; Pick et al., 2010; Ryan et al., 2010; Martindale, 2013). По всей видимости, для того, чтобы уловить молекулярный “сигнал” рано разошедшихся в филогенезе ветвей, недостаточно простого накопления молекулярных данных, пусть даже все они получены на основе анализа ортологов. Необходим поиск тех групп генов, анализ которых наиболее ярко выделяет именно ранние развики на пути формирования базальных ветвей Metazoa, например, таких как рибосомные гены (Pick et al., 2010; Philippe et al., 2011; Nosenko et al., 2013). Кроме того, нужно представлять, что все современные группы проходили и, возможно, не раз сквозь игольное ушко массовых вымираний, что не могло не сказаться на существенном обеднении их генетического разнообразия. Подобное явление наблюдается, например, у гребневиков (Podar et al., 2001). И если добавление в банк молекулярных данных сведений об одной единственной группе Monoplacophora резко меняет всю архитектонику молекулярных деревьев моллюсков (см. ниже), то можно ли утверждать, что молекулярные деревья самодостаточны без учета палеонтологических данных по десяткам таких ключевых групп?

СЕДИМЕНТОЛОГИЯ И ТАФОНОМИЯ – ОСНОВЫ СОВРЕМЕННОЙ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Прежде чем перейти к дальнейшему изложению, обязан напомнить читателям, что конец криптозойского – начало фанерозойского эонов/эонотем Международной хроностратиграфической шкалы подразделяются на криогеновый (850–635 млн лет), эдиакарский (в России его аналогом считается венд) (635–541 млн лет), кембрийский (541–485 млн лет) и ордовикский (485–443 млн лет) периоды/системы (в скобках приведены радиометрические датировки). Кембрийский период/система до недавнего времени включал три эпохи/отдела: раннюю/нижний (541–509 млн лет), среднюю/средний (509–495 млн лет)

и позднюю/верхний (495–485 млн лет); для простоты – так здесь и оставим. Отчетливый рубеж между эонотемами, отмеченный еще в XIX веке и проходящий в основании кембрийской системы, связан с массовым появлением организмов, обладающих минеральным скелетом и последующим распространением местонахождений с обильным захоронением “мягкотелых” животных.

Собственно “мягкотелые” организмы сохраняются в строго определенных условиях, которые и называются лагерштеттами. Кембрийские лагерштетты представляют собой тонкие (сложенные частицами глинистой размерности, ≤ 4 мкм) осадочные породы, обычно образовывавшиеся в морских условиях с ограниченным доступом кислорода, куда сами организмы попадали, будучи захваченными мутьевыми потоками, подводными оползнями или в результате иных быстротекущих событий (Ivantsov et al., 2005; Caron, Jackson, 2006; Gaines et al., 2012). Поверхности пластов с комплексами таких ископаемых организмов поэтому представляют собой единомоментные слепки древних сообществ, а не усредненные комплексы, как в отложениях, накапливавшихся в обычных условиях, где происходила быстрая переработка органических останков падальщиками и деструкторами, растворение раковин, лишенных защитных органических оболочек, и перемешивание самого донного осадка под действием биотурбаторов (роющих животных), в результате чего слой ракушняка всего 1 см мощностью может содержать ископаемые остатки, копившиеся 15000 лет. Низкий уровень кислорода в кембрийских бассейнах (Saltzman, 2005; Gill et al., 2011) был одним из важных условий формирования лагерштеттов, поскольку препятствовал проникновению в осадок биотурбаторов. В отсутствии последних организмы сохранялись целиком, а не рассыпались на отдельные членики, спикулы или склериты, и при наличии жесткой кутикулы скорость минерализации некоторых мягких тканей (их замещение глинистыми минералами, кремнеземом, пиритом или фосфатом) могла опережать темпы их разложения.

Именно поэтому в кембрийских лагерштетах типа “Бёрджесс” сохранились прежде всего минерализованные слепки относительно крупных животных с развитым кутикулярным покровом. Среди них кутикулярные остатки Ecdysozoa в виде отдельных линочных шкурок или, реже, слепков организмов с некоторыми минерализованными мягкими тканями составляют 70% и более от общей численности видов и индивидов в ископаемом комплексе, а также его суммарного биообъема (в палеоэкологии этот

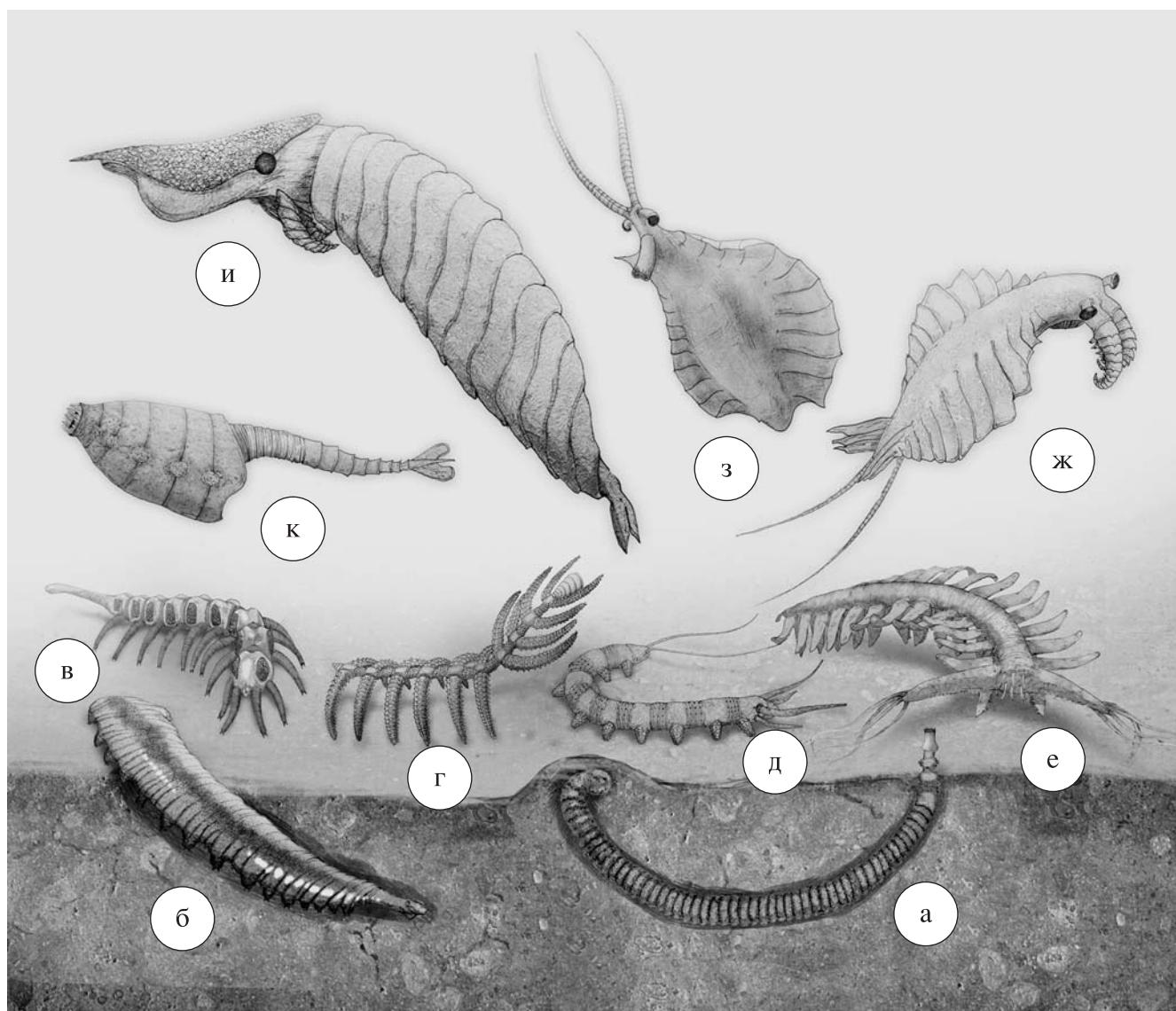


Рис. 2. Кембрийские Ecdysozoa: *а* – палеосколецидный червь, (*б–е*) – ксенузии: *б* – *Mureropodia*, *в* – *Microdictyon*, *г* – *Diania*, *д* – *Antennacanthopodia*, *е* – *Pambdelurion*, (*ж–к*) – аномалокариды: *ж* – *Amplectobelua*, *з* – *Nectocaris*, *и* – *Hurdia*, *к* – ветуликолия (*Vetulicola*). Реконструкции животных с изменениями даны по Budd (1998); Hou et al. (1999); Aldridge et al. (2007); Daley et al. (2009); Smith, Caron (2010); Gámez Vintaned et al. (2011); Liu et al. (2011); Ou et al. (2011); Zhuravlev et al. (2011b); Ma et al. (2014). ©Художник Всеволод Абрамов.

количественный показатель используется вместо биомассы) (Conway Morris, 1986; Ivantsov et al., 2005; Caron, Jackson, 2006; Dornbos, Chen, 2008; Zhao et al., 2013). Собственно и само “тафономическое окно” – так называют интервал, к которому приурочено наибольшее количество кембрийских лагерштеттов, открылось, когда у Ecdysozoa появились жесткие кутикулы, и закрылось, когда уровень кислорода в относительно глубоководных морских бассейнах повысился, и туда проникли биотурбаторы, в свою очередь усиливая аэрацию осадка. К кембрийским Ecdysozoa относятся членистоногие, головохоботные черви,

а также вымершие группы ранга самостоятельного класса (или стволовые группы в терминах кладистики) – ксенузии (с червеобразным кольчатым телом, лобоподными, втягивающимися конечностями и длинным ротовым хоботком), аномалокариды (с фасеточными стебельчатыми глазами, членистыми предротовыми конечностями, трехлучевым ротовым конусом, несущим зубные пластины, и плавательными лопастями) и, возможно, ветуликолии (Hou, Bergström, 1995; Budd, 1998; Hou et al., 2006; Ma et al., 2009; Harvey et al., 2010; Gámez Vintaned et al., 2011; Zhuravlev et al., 2011b) (рис. 2). Еще 5% составляют щетинкочелюстные,

гемихордовые и хордовые с достаточно плотными эпителиальными покровами (Shu et al., 2003b; Chen, Huang, 2002; Caron et al., 2013a), книдарии с хитинизированными трубками и гребневики (Conway Morris, Collins, 1996; Hou et al., 1999). Остальные 25% приходятся на губок, иглокожих, а также моллюсков, кольчатых червей и других Lophotrochozoa, сохранность которых в лагерштеттах от таковой в обычных отложениях отличается только тем, что их скелетные элементы, в том числе неминерализированные, остаются в прижизненном положении; изредка у брахиопод, моллюсков и кольчецов присутствуют первично хитиновые щетинки или, при фосфатизации, отпечатки клеток, даже микроворсинок, на поверхности раковины (Ушатинская, Пархаев, 2005). Кроме того, у брахиопод и некоторых других щупальцевых с сильно хитинизированными покровными тканями бывают различимы ножка, кишечный тракт и лоффор с мерцательными щупальцами (Zhang et al., 2004, 2009). Можно оперировать здесь и другими экологическими величинами, например, видовым богатством или обилием, сумма слагаемых от этого практически не изменится: Ecdysozoa доминируют по всем количественным показателям (Zhao et al., 2013). “Тела” моллюсков исключительно редко сохраняются в совершенно иных условиях, таких как силурийский лагерштетт Херефордшир (425 млн лет), где они “узели” в виде полостей в вулканическом пепле, заполненных раннедиагенетическим мозаичным кальцитом (Sutton et al., 2001, 2012).

В лагерштеттах типа “Эрстен” (*Örsten*), названных по типовому позднекембрийскому местонахождению в Швеции, в отличие от “Бёрджесс”, сохраняются исключительно мелкие фосфатизированные остатки – эмбрионы, личинки и фрагменты крупных организмов, но и это все за редчайшим исключением принадлежит Ecdysozoa (Müller, 1979; Maas et al., 2006). Среди фосфатизированных эмбрионов, из которых можно выстраивать полные ряды от начальных стадий дробления до гастроуляции и формирования взрослого организма, иногда описываются гребневики, книдарии и некоторые организмы неясного систематического положения, подобные *Pseudoooides*, а какие-либо Lophotrochozoa полностью отсутствуют (Bengtson, Yue, 1997; Kouchinsky et al., 1999; Chen et al., 2007), хотя принадлежность некоторых эмбрионов “книдарий” и “гребневиков” все к тем же Ecdysozoa не исключается (Liu et al., 2014; Steiner et al., 2014).

Лагерштетты “Эрстен” в большинстве приурочены к эдиакарским и кембрийским отложениям, а формировались они, вероятно, в результате апвеллинга глубинных бескислородных водных масс на шельф или повышения гидротермальной активности (Donoghue et al., 2006; Yin et al., 2014). Наиболее известный эдиакарский лагерштетт такого типа находится в горах китайской провинции Гуйчжоу и представляет собой мощную, с десяток метров, пачку фосфоритов Веньян (возрастом 630–620 млн лет), относящуюся к формации Доушантуо. Здесь были обнаружены гигантские акритархи, водоросли, предполагаемые эмбрионы, губки, кораллы и древнейшие Bilateria – *Vernanimalcula* с кровеносной системой, парными целомами, кишечником и т. п. (Li et al., 1998; Chen et al., 2004; Liu et al., 2008). Особенno большой резонанс вызвала статья о *Vernanimalcula*, появившаяся в “Science”: Бенгтсон с коллегами (Bengtson et al., 2012) подсчитали, что за неполные десять лет на нее сослались более 160 раз, в том числе в далеко ушедших в своих выводах публикациях о происхождении двусторонней симметрии, циркуляторных систем, глаз, даже раковых заболеваний. Впрочем, статья С. Бенгтсона с соавторами неслучайно называлась «Мирная смерть “первого билатерия” *Vernanimalcula*» – в ней на основе исследований кристаллографических особенностей фторапата, образующего это ископаемое, определено, что все его “тканевые слои” и “органы” являются не более чем сочетанием фосфатизированных слоев, образовавшихся на разных стадиях диагенетических (вторичных абиогенных) преобразований органического вещества неясной природы и осложненных микротрецинами. Сходную, неорганическую природу имеют и “спикульные губки” из фосфоритов Веньян: ни микроструктура, ни химический состав игольчатых образований микронной размерности не соответствуют какому-либо типу спикул (Yin et al., 2001). А “кораллы”, судя по их микроскопическим размерам (диаметр < 100 мкм), оченьциальному дихотомическому ветвлению и расположению “дниш”, а также отсутствию перегородок, представляют собой обычные для эдиакарского–кембрийского периодов ренальциды – организмы неясного происхождения, по микроструктуре скелета напоминающие некоторые водоросли из группы Viridiplantae, а также Rhizaria (Liu et al., 2010; Zhuravlev et al., 2011a).

С фосфатизированными эмбрионами все тоже оказалось очень непросто. Эмбрионами были названы сферические микрофоссилии (в среднем 300–650 мкм в поперечнике) с отчетливым

полигональным орнаментом на поверхности, состоящие из еще более мелких сфер (Xiao et al., 1998). Однако внешне так могли бы выглядеть и цисты одноклеточных Holozoa (Huldtgren et al., 2011), и вольвоиды (Viridiplanteae), и гигантские серные бактерии (Bailey et al., 2007), и даже естественные стяжения фосфатного минерала (Bengtson, Budd, 2004). Изучение минералогии этих микрофоссилий и распределения в них химических элементов (C, Ca, P, и F) показало, что слоистая текстура не является подобием первичных клеточных слоев и в основном сформировалась на поздней стадии диагенеза, что исключает принадлежность этих ископаемых к колониальным бактериям или к сложным эмбрионам, подобным гаструле (Cunningham et al., 2012a, b). Благодаря фазово-контрастной синхротронной микротомографии некоторых веньянских микрообъектов в рентгеновском спектре излучения удалось увидеть, что неправильно-эллипсоидные 32-клеточные формы напоминают эмбрионы со следами дробления на микромеры, сосредоточенные у одного полюса, и макромеры, цепочкой расположенные у противоположного полюса, ближе к “брюшной” стороне; в гаструлах двустороннесимметричных животных такая цепочка предшествует закладке кишечника, тогда как микромеры дают начало покровным клеткам (Chen et al., 2009; Yin et al., 2013, 2014). Правда, располагая миллионами фосфатизированных микрофоссилий, среди них можно найти объекты любой формы и сложности, так же как на обширном галечном пляже отыскать камушек, удивительно похожий, скажем, на куриную кость. Так что пока фосфориты Доушанту свидетельствуют о существовании в начале эдиакарского периода многоклеточных водорослей (Viridiplanteae или Stramenopiles) – но они появились раньше (Butterfield, 2009) – и, возможно, простых эмбрионов на ранней стадии дробления.

Возвращаясь к кембрийским лагерштеттам, стоит заметить, что преобладание Ecdysozoa во всех этих комплексах может быть связано не только с повышенной сохранностью их покровных тканей, но и с особенностями геохимии эдиакарского–раннекембрийского океана, который еще не полностью вышел из состояния стратифицированного океана Кан菲尔да, названного так по имени геохимика, предложившего эту модель (Canfield, 1998). В глубинах такого океана, а во время регрессий – и на мелководье, преобладали восстановительные эуксинные до закисных условия, что выявляется по седimentологическому, минералогическому, изотопному анализу ($^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) и повышенному содержанию

таких химических элементов как Mo, U и V (Li et al., 2010; Gill et al., 2011; Pi et al., 2013). К подробным условиям приспособлен ряд Ecdysozoa: среди лорицифер, благодаря гидрогеносомоподобным клеточным органеллам, есть облигатные анаэробы, выживающие в условиях сероводородного заражения (Danovaro et al., 2010), приапулиды и круглые черви выдерживают длительные аноксии (Oeschger, 1990; Vanreusel et al., 2010), да и анализ наиболее глубоководных кембрийских сообществ (сублитораль) в целом показывает, что они состояли из видов, имевших различные адаптации для жизни в среде с пониженным содержанием кислорода (Ivantsov et al., 2005).

Этот тафономический экскурс понадобился потому, что об облике древнейших организмов и их роли в палеосообществах мы судим в значительной степени именно по анализу лагерштеттов. А подобный анализ невозможен без базовых знаний о законах седиментологии – науки об образовании осадочных отложений – и тафономии – науки о превращении мертвых тел в ископаемые остатки. Современная палеонтология на таких знаниях и основывается.

Именно по тафономическим параметрам выводы авторов статей, недавно появившиеся на страницах сразу двух серьезных журналов – “Nature” и “Paleobiology” (Smith, Caron, 2010; Smith, 2013), представляются слабо обоснованными. В публикациях рассказывается о находке в кембрийских отложениях довольно многочисленных образцов с отпечатками мягкотелого головоногого моллюска *Nectocaris pteryx* (ранее этот организм пыталась привязать к членистоногим или хордовым) (рис. 2, з). Столь древнее головоногое, по мнению авторов, обладающее парными стебельчатыми глазами камерного типа, боковыми плавниками и развитыми жабрами, а также воронкой, пригодной для пропульсивного движения в толще воды, буквально перевернуло с ног на голову все представления об эволюции головоногих. До сих пор по палеонтологическим данным считалось, что мягкотелые головоногие в девонском периоде (около 400 млн лет назад) произошли от наружнораковинных головоногих, а те в кембрийском периоде от каких-то моноплакофор или гастрапод... И вот: все не так? Неудивительно, что малакологи критически отнеслись к авторским интерпретациям: отметили, что если хорошо различимая в ископаемых отпечатках осевая полость являлась мантийной, то у животного не было кишечного тракта, а если это кишечный тракт, то в нем не могут находиться жабры; что воронка лишена замыкательного мантийно-вороночного аппарата,

развернута раструбом наружу и, таким образом, вряд ли пригодна для создания импульсной струи, обеспечивающей движение; и что щупальца всего одна пара (Kröger et al., 2011; Mazurek, Zatón, 2011; Runnegar, 2011). Сама по себе выборка из почти сотни экземпляров моллюсков, если таковым считать *Nectocaris*, у которых даже нет раковины, уже вызывает сомнение. Причем автор указывает, что в покрывах этого ископаемого, замещенных глинистым минералом хлоритом, наблюдается повышенное содержание кальция (Smith, 2013). Хлорит подобного состава образуется в процессе замещения глинистыми минералами либо первично сильно минерализованных тканей, либо известкового скелета (Zhuravlev et al., 2011b). Жабры у *Nectocaris*, как считает Смит (Smith, 2013), заместились фосфатом. Однако положение этого комплекса органов – вдоль осевой полости, рельефность и фосфатный состав указывают на то, что это были кишечные дивертикулы (Butterfield, 2002; Zhang, Briggs, 2007; Zhuravlev et al., 2011b). Наоборот, собственно жабры в кембрийских глинистых лагерштеттах фосфатом не замещаются. (Фосфатизированные жабры встречаются в бескислородных отложениях мезозойских морских бассейнов, но в этом случае фосфатизации подвергаются и другие мягкие ткани.) Поэтому осевая полость *Nectocaris* является прямым кишечным трактом с терминальным анусом и ротовым отверстием на конце “воронки”, с которой кишечник напрямую стыкуется. Тогда сама “воронка” – это ротовой хоботок, щупальца – парные предротовые придатки, а гребенчатые пластины, расположенные вдоль плавников, – наружные жаберные филаменты. Весь этот комплекс органов типичен для распространенных в кембрийских лагерштеттах Ecdysozoa – аномалокарид (Budd, 2001; Daley et al., 2009) (рис. 2, ж, и). Наличие глаз камерного типа такому выводу не противоречит: подобные глаза встречаются и среди Ecdysozoa – у современных членистононогих (Land, 2005) и онихофор (Mayer, 2006), а также у кембрийских ксенузий (Schoenemann et al., 2009) – близких родственников все тех же аномалокарид.

Разбор работы Смита необходим потому, что выводы подобных публикаций порой слишком буквально воспринимаются неонтологами. И если они опубликованы в рейтинговых журналах, то им уготовлена долгая жизнь и, как правило, что верно подмечено Бенгтсоном и коллегами, ни кем незамеченная “мирная смерть”. Всю это отнюдь не значит, что палеонтологические данные никуда не годны, негожими бывают их интерпретации.

КАК МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЮ ВСТРЕТИЛА, И ЧТО ИЗ ЭТОГО ДЛЯ СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ ВЫШЛО

Трихоплакс и вендобионты

Изучение полного митохондриального генома *Trichoplax* показало, что он состоит из участков уникальных для Metazoa, а также включает интроны, сходные с таковыми у воротничковых жгутиконосцев и грибов; кроме того, этот геном крупнее, чем митохондриальный геном любых других Metazoa – 43079 пар нуклеотидов – за счет больших некодирующих участков (спейсеров) и генов, кодирующих белки с неизвестными функциями (Dellaporta et al., 2006). И хотя прочитанный позднее полный геном этого организма оказался сложнее, чем предполагалось, указывая на вторичное упрощение самого животного (Srivastava et al., 2008), трихоплакс был воспринят как идеальная модель “исходника” для всех многоклеточных животных (Рожнов, 2010; Sperling, Vinther, 2010). Последние авторы пришли к такому выводу, изучив локомоцию трихоплакса и проведя детальное сравнение его следов питания с таковыми вендобионтов. Однако маловероятно, что тип локомоции миллиметрового трихоплакса – с помощью жгутиков брюшного эпителия – мог использоваться организмами, которые были на три порядка его крупнее.

Вендобиотами Зейлахер (Seilacher, 1989, 1992) назвал крупные (до 1 м длиной или высотой) эдиакарские ископаемые формы, состоящие из сегментоподобных единиц – фрондлетов, которые, в отличие от настоящих сегментов, располагаются вдоль любой оси организма асимметрично и создают рельефную поверхность, напоминающую стеганое одеяло (рис. 3, а–з). Прежде эти ископаемые были распределены среди медуз, моллюсков, кольчевцов, иглокожих и т.д., хотя похожи они на этих животных разве что на художественных реконструкциях (Glaessner, 1984; Jenkins, 1992; Dzik, 2011). Авторы, порой, даже не замечают, что ископаемый организм, отнесенный к Proarticulata, лишь чуть менее выраженным спиральным расположением фрондлетов отличается от слепка, рассматриваемого как двуслойное животное [сравните, например, *Paravendia janae* (Иванцов, 2004) и *Eoandromeda octobrachiata* (Zhu et al., 2008)] (рис. 3, ж, з).

Согласно радиометрическим датировкам, вендобионты встречаются в отложениях возрастом 579–543 млн лет (Martin et al., 2000; Laflamme

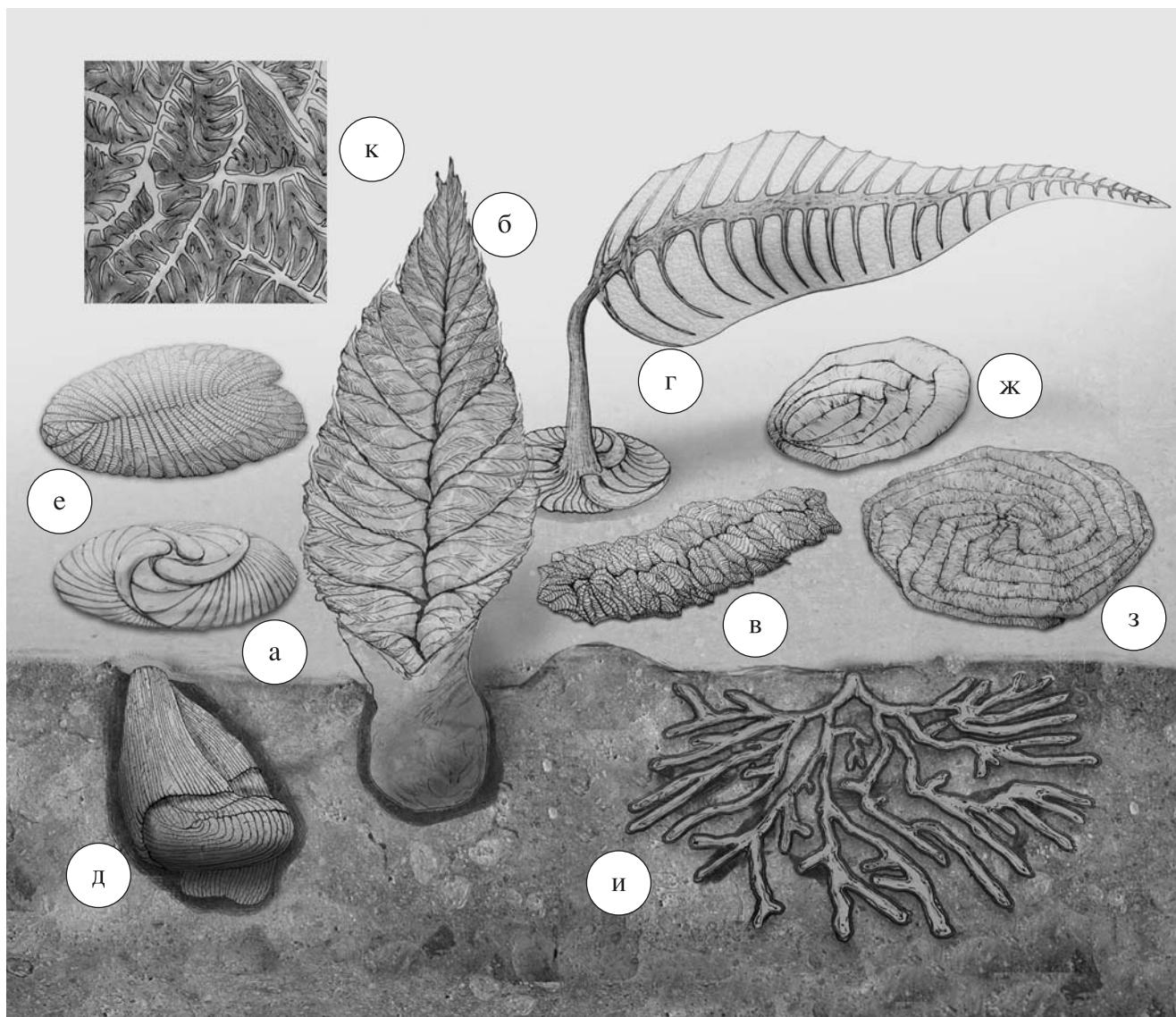


Рис. 3. Эдиакарские Vendobionta: *a* – *Trirachidium* (Triradiolomorpha), *б*, *к* – *Beothukis* (Rangeomorpha), *в* – *Fractofusus* (Rangeomorpha), *г* – *Charniodiscus* (Arboreomorpha), *д* – *Pteridinium* (Petalonamae), *е* – *Dickinsonia* (Proarticulata), *ж* – *Paravendia* (Proarticulata), *з* – *Eoandromeda*, *и* – *Nilpenia*. Реконструкции животных с изменениями даны по Иванцов (2004); Сережникова (2007); Grazhdankin, Seilacher (2002); Brasier, Antcliffe (2008); Zhu et al. (2008); Brasier et al. (2012); Droser et al. (2014). ©Художник Всеволод Абрамов.

et al., 2013). М.А. Федонкин (1983, 1987) был первым, кто обратил внимание на то, что многие из них имеют сходный тип членения – симметрию скользящего отражения (с полушаговым смещением условно левых фрондлетов относительно правых вдоль оси тела), не характерный для каких-либо многоклеточных животных (рис. 3, *б–ж*). Такие формы часто и принимаются за древнейших червей и членистоногих. Помимо особого типа симметрии, сходство основных групп вендобионтов [Triradiolomorpha (рис. 3, *а*), Rangeomorpha (рис. 3, *б*, *в*), Arboreomorpha (рис. 3, *г*), Petalonamae (рис. 3, *д*), Proarticulata

(рис. 3, *е*, *ж*), Bilateralomorpha] между собой и их разница с Metazoa определяются отсутствием ротового и анального отверстий, кишечника, каких-либо зооидов, щупалец или конечностей, а также неограниченным, неизометричным типом роста тела с терминальным, в том числе биполярным, асимметричным заложением новых фрондлетов (Zhuravlev, 1993a; Grazhdankin, Seilacher, 2002; Peterson et al., 2003; Antcliffe, Brasier, 2008; Наймарк, Иванцов, 2009). Кроме того, вендобионты часто и в большом числе прекрасно сохраняются в грубозернистых песчаниках, не утрачивая ни малейшей детали строения, что совершенно

невозможно даже для захоронений организмов с минеральным скелетом; и чем грубее осадок, тем рельефнее вендобионты выглядят; а если те же самые формы захораниваются в тонкозернистом осадке, то у них на поверхности остается жесткая органическая пленка, как у грибов или водорослей, присутствующих в тех же слоях (Grazhdankin, Seilacher, 2002; Grazhdankin, 2004; Zhu et al., 2008).

Но главное отличие проявляется во внутреннем строении – в наличии пронизывающей все тело системы трубчатых камер квадратного сечения (длина которых на один-два порядка превышает размер поперечника) [Petalonamae (рис. 3, *d*), Proarticulata (рис. 3, *e*), Bilateralomorpha] или расположенных в одной плоскости тонких бифуркирующих каналов [Rangeomorpha (рис. 3, *b*, *v*, *k*), Arboreomorpha (рис. 3, *z*)], выявленных с помощью лазерного сканирования высокого разрешения и цифрового картирования; эта система и придает поверхности вендобионтов облик “стеганого одеяла” (Xiao et al., 2005; Brasier, Antcliffe, 2008; Brasier et al., 2012). Обе системы – закрытого типа, т.е. не имеют связи с окружающей средой через какие-либо поры. Трубчатые камеры по всей длине соприкасаются своими стенками (Grazhdankin, Seilacher, 2002; Brasier, Antcliffe, 2008). Каналы равномерно заполняют все тело, включая “головной отдел” у Proarticulata и Bilateralomorpha (Иванцов, 2004, рис. 4–6); по мере приближения к поверхности бифуркируют от трех до пяти раз, постоянно уменьшаясь в диаметре; и создают картину, напоминающую фрактальный орнамент на гравюрах Морица Эшера из серии “Бесконечность: правильное членение плоскости”. У некоторых Proarticulata, например *Dickinsonia*, система трубок сочетается с каналами (Иванцов, 2004, табл. I, фиг. 7).

Все это свидетельствует об обособленном положении вендобионтов среди многоклеточных форм – о том, что они не имеют прямого отношения к эволюции Metazoa. В свою очередь распространение вендобионтов в афотическую зону океана или существование под поверхностью осадка исключает их водорослевую *sensu lato* природу, а также наличие фотосимбионтов (Grazhdankin, Seilacher, 2002; Peterson et al., 2003). Равно не имели они прямого отношения и к грибам или лишайникам, с которыми их иногда сравнивают (Retallack, 1994; Peterson et al., 2003), поскольку напоминающая фракталы сплошная система каналов разного сечения и тем более трубчатых камер, характерная для вендобионтов, не имеет ничего общего с цилиндрическими гифами

грибов, которые при сопоставимой протяженности подразделяются септами. Эта разветвленная система каналов/камер позволяла вендобионтам осмотренно всасывать растворенное органическое вещество, создавая плотные многоярусные донные сообщества (верхний ярус достигал 2-метровой высоты) при очень низких скоростях придонных течений, не более 1–5 см/с (Burzin et al., 1998; Sperling et al., 2007; Laflamme et al., 2013; Ghisalbert et al., 2014) (рис. 3, *b*, *z*). Именно система каналов/камер и фрондлетов, за счет увеличения которой происходил рост этих организмов, позволяла вендобионтам сохранять отношение площади тела к его объему на уровне $1 \cdot 10^0$ – $1 \cdot 10^2$ мм⁻¹, при том что у осмотрофных мегабактерий это соотношение достигает $1 \cdot 10^1$ мм⁻¹ и более, хотя их размер не превышает 0.75 мм (Laflamme et al., 2009). Биомеханические опыты с пластиковыми моделями лопастевидных стебельчатых вендобионтов в аквариумах показали, что “стеганый” рельеф направлял водный поток вдоль поверхности тела, а возникавшая при этом вибрация лопасти, выгибающейся параллельно течению, снижала нагрузку потока и одновременно усиливала обмен флюидами с окружающей средой, способствуя диффузии растворенных веществ: скорость течения за счет рельефа лопасти снижалась, а перемешивание водной массы вдоль нее усиливалось (Singer et al., 2013). Фильтрация требует наличия постоянных, достаточно сильных (более 5 см/с) течений и/или объемной системы органов фильтрации (жгутиковые камеры губок, лоффор брахиопод, жабры и сифоны двусторчатых моллюсков), причем сам фильтратор должен располагаться перпендикулярно течению (Vogel, 1988), а не ложиться вдоль него, уподобляясь талломам лентовидных водорослей, как вендобионты.

Осмотрофами, вероятно, были и свободно лежащие на поверхности дна вендобионты, и те, которые жили под поверхностью, прорастая сквозь грунт или даже сквозь соседние (уже отмершие?) особи (Grazhdankin, Seilacher, 2002; Droser et al., 2014), поскольку устроены они точно также как и стебельчатые формы (рис. 3, *a*, *v*, *d–u*). Следы вендобионтов – это именно следы всасывания, абсорбции, на которых просматриваются отпечатки все той же разветвленной системы каналов (Иванцов, 2011, табл. II, фиг. 4). Они могли появиться лишь в том случае, если организм очень плотно всей поверхностью присосался к грунту. Необычное, дискретное, перемещение вендобионтов на расстояние, не превышающее треть их длины (Иванцов, Малаховская, 2002; Иванцов, 2011), также как некоторое сокращение поверхности

(Brasier, Antcliffe, 2008), вероятно, осуществлялись за счет все той же системы каналов. Изменение в ней осмотического давления позволило бы и сократить площадь поверхности, и оторвать организм от грунта; для его дальнейшего смещения при соотношениях поверхности к объему, указанных выше, было достаточно даже небольшого течения или волнения. Сейчас похожий механизм используют хищные грибы, способные за счет изменения осмотического давления в гифах быстро – всего за 0.1 с – всосать в клетки дополнительную воду и, увеличив их объем, поймать и обездвижить круглого червя или тихоходку (Heintz, Pramer, 1972; Chen et al., 2001). Сигналом к действию гриба служит изменение соотношения некоторых элементов, например C/N, во внешней среде. При истощении ресурса – осевшей органической взвеси или бактериального мата – такой сигнал и уловил бы вендобионт.

Содержание растворенного, коллоидного и взвешенного органического вещества в эдиакарском океане в 2–3 раза превышало нынешний уровень, что определяется по соотношению изотопов Ca, N и органического углерода (Fike et al., 2004; Shields-Zhou, Zhu, 2013; Kikumoto et al., 2014). Не случайно для эдиакарских отложений характерны и другие гиганты-осмотрофы: колонии бактерий, грибы (Марусин и др., 2011). В современном океане самые крупные осмотрофы – мегабактерии – сосредоточены в зонах апвеллинга, т.е. в условиях стабильного притока биогенов (Schulz H.N., Schulz H.D., 2005). И диверсификация вендобионтов началась именно в зоне контурных течений и апвеллинга приполлярных морей (Федонкин, 2000; Laflamme et al., 2013), и продолжалась в условиях повышенного содержания в океане органического вещества, при частых падениях уровня кислорода и без давления биотурбаторов и хищников. Снижение значимости первого из этих факторов и резкий рост влияния последних из них привели к полному исчезновению вендобионтов на рубеже эдиакарского и кембрийского периодов. Изотопные аномалии углерода, приуроченные к отложениям этого времени, как раз свидетельствуют о крупной перестройке углеродного цикла, не имеющей аналогов во всей последующей истории Земли. Хотя находки вендобионтов из более поздних отложений упоминаются нередко (например, Conway Morris, 1993; Babcock, Ciampaglio, 2007), ни одна из таких находок не отвечает выше названным морфологическим критериям: они либо представляют собой остатки обычных, фанерозойских, организмов, либо ископаемые следы, иногда неорганические образования.

Особенное строение имеют и эдиакарские скелетные организмы. Так, самое распространенное из них – *Cloudina* – имеет совершенно необычный скелет, состоящий из эксцентрично вложенных друг в друга, закрытых снизу, неправильных известковых конусов; микроструктура скелета – примитивная – встречается у красных и других обызвествленных водорослей (Viridiplantae), фораминифер (Rhizaria), губок и книдариев (назывшие Metazoa); у кольцев, включая погонофор, подобная микроструктура не образуется; протоконхи у *Cloudina* отсутствуют – базальная часть открытая (Cortijo et al., 2010; Vinn, Zaton, 2012; Zhuravlev et al., 2012). *Namacalathus* обладает известковым скелетом в виде пористого многогранника на ножке; столон и признаки полипоидной организации у него не отмечены (Grotzinger et al., 2000). *Namapoikia* – бесформенная сотоподобная масса, *Suvorovella* и *Majaella* – возможные скелетные вендобионты, *Sinotubulites* – цилиндрическая раковина из неупорядоченных наслойений арагонита, анабариты – спирально-закрученные конические раковинки с тремя лопастями (Вологдин, Маслов, 1960; Kouchinsky, Bengtson, 2002; Wood et al., 2002; Chen et al., 2008; Zhuravlev et al., 2012). Все эти древнейшие скелетные организмы исчезли в конце эдиакарского – начале кембрийского периода и, судя по их необычному строению, не имеют отношения даже к последующему “кембрийскому взрыву”. Исключение, возможно, представляет *Namacalathus*, но об этом ниже.

Губки: не только спикулы

Первыми Metazoa в ископаемой летописи считаются губки, хотя все древнейшие находки этих организмов не имеют однозначного истолкования. Биомаркеры [неразложимые остатки некоторых ароматических и алифатических углеводородов (Peters, Moldowan, 1993; Summons et al., 2006)], а именно 24-изопропилхолестан, специфичные для этой группы и обильные в эдиакарских нефтеноносных и известковых отложениях, подсказывают, что губки могли существовать 635 млн лет назад (Love et al., 2009). Впрочем, Лав и его коллеги не исключают, что это молекулярные остатки “of their ancestors” (Love et al., 2009, p. 719). Вполне возможно также, что эти биомаркеры принадлежат водорослям (Stramenopiles) и диагенетически изменены (Antcliffe, 2013). Райтнер и Вёрайде (Reitner, Wörheide, 2002) отмечают находки спикул в криогеновом доломите Нун-Дей возрастом около 750 млн лет в Неваде; изображения самих спикул нигде не приводятся, но на эту работу часто ссылаются как на первоисточник (Müller et al., 2007; Sperling et al., 2010). Эти же авторы

поместили фотографию “спикульной губки” из венда Белого моря, которая, возможно, является остатками стебельчатого вендобионта, подобного *Palaeophragmodictya spinosa*, описанного из того же местонахождения Е.А. Сережниковой (2007). И сама “губка” – *Palaeophragmodictya* с Эдиакарских холмов (Gehling, Rigby, 1996) – имеет фрактальную систему каналов, свойственную осмотрофам – вендобионтам, а не фильтраторам – губкам. Позднеэдиакарские спикулы из цаганоломской свиты Монголии (Brasier et al., 1997) оказались неорганическими минеральными кристаллами (Antcliffe et al., 2011). Сложно представить, что губкой была эдиакарская *Coronacollina* (Clites et al., 2012) – идеальное четырехлучевое расположение “спикул” и одинаковое их число при достаточно разных размерах экземпляров этого ископаемого (от 1 до 22 мм в поперечнике) скорее указывают на его минералогическую природу. Продолжают находить новые губкоподобные образования в древних слоях и поныне: например, необычные, возможно, скелетные остатки из формации Трезона возрастом 660–635 млн лет в Южной Австралии (Maloof et al., 2010b) и *Otavia* из отложений возрастом 760–635 млн лет Намибии (Brain et al., 2012), но отождествление этих находок именно с губками, да и с Metazoa в целом, остается необоснованным.

Летопись губок начинается лишь в кембрийском периоде, когда появляются *Hexactinellida*, *Demospongiae* и *Calcarea*, известные как по спикулам определенной симметрии и химического состава, так и по целым скелетам (рис. 1). Лишь ископаемые *Homoscleromorpha* достоверно не известны. Наоборот, в кембрийском периоде были распространены несколько вымерших групп губок: гетерактиниды и археоциаты. Последние из них были самыми многочисленными и закончили свое существование уже в раннекембрийскую эпоху; лишь два вида известны из средне- и позднекембрийских отложений. Принадлежность археоциат к губкам, как фильтраторов, подтверждается биомеханическими исследованиями моделей их скелетов – обычно двустенный пористый кубок с вертикальными и/или горизонтальными пористыми пластинами, соединяющими стенки, – в аквариумах (Savarese, 1992) и анализом тенденций в эволюционных преобразованиях их скелетных элементов, направленных на улучшение фильтрации (Zhuravlev, 1993b). Судя по микроструктуре скелета, общему плану строения, характеру бесполого размножения и иммунных реакций (в рифах прекрасно сохраняются скелеты в прижизненном положении и взаимосвязи с родственными и неродственными организмами,

ближе всего археоциаты были к обыкновенным губкам, среди которых и ныне встречаются формы с обызвестленным бесспорульным скелетом, повторяющим строение археоциат – *Acanthochaetetes*, *Vaceletia* (Zhuravlev, 1989; Debrenne, Zhuravlev, 1994) (рис. 1). Самыми крупными и достаточно обильными, хотя и однообразными кембрийскими рифостроителями возможно губковой принадлежности, были полусферические радиоциаты – их скелет состоял из гантелевидных элементов со звездчатыми пластинками на концах, которые, смыкаясь лучами, образовывали пористые наружную и внутреннюю стенки. Единственными их аналогами и, вероятно, потомками были ордовикские–пермские рецептулиты, у которых звездчатые пластинки со временем сменились сплошными ромбовидными табличками (Zhuravlev, 1986).

По гетерактинидам – вымершим губкам, скелет которых состоял из правильных многолучевых спикул, и поэтому их раньше рассматривали как отдельный отряд среди *Calcarea*, – интересный материал собрали Боттинг и Баттерфилд (Botting, Butterfield, 2005). Эти палеонтологи обнаружили у древнейшей гетерактиниды *Eiffelia* двухслойные шести- и четырехлучевые спикулы нескольких порядков, осевая часть которых состояла из высокомагнезиального кальцита, а оболочка – из кремнезема (опала) (рис. 1). Поскольку шестилучевые кремневые спикулы встречаются лишь у гексактинеллид, а кальцитовые четырехлучевые – типичны для известковых губок, было предположено, что гетерактиниды являются переходными формами от *Silicea* к *Calcarea*. Это предположение подтверждается и филогенетическим анализом микроРНК (Sperling et al., 2010), а также более поздним появлением спикул известковых губок в палеонтологической летописи, чем спикул шестилучевых и обыкновенных (Zhuravlev, Wood, 2008).

Книдарии: куда ушли медузы?

Книдариями, в основном медузами и морскими перьями (*Ostocorallia*), ранее считали большинство эдиакарских организмов (Glaessner, 1984; Jenkins, 1992). Однако эти “морские перья” являются вендобионтами, а эдиакарские “медузы” представляют собой прикрепительные диски вендобионтов, а также колонии водорослей и/или бактерий (Grazhdankin, Gerdes, 2007; Serezhnikova, 2007; Сережникова, 2013). Более разнообразными оказались кембрийские “медузы”, среди которых есть ископаемые следы (Jensen et al., 2002), брахиоподы (Zhang et al., 2009), ксенузии (Ramsköld, Chen, 1998), паропсонемиды – пелагическая

группа организмов с многолопастным, возможно хитинизированным, плавательным диском и подвешенным к нему спирально-свернутым кишечником с венчиком ветвящихся щупалец вокруг ротового отверстия, которых сравнивают с лофофоратами и вторичноротыми (Френд и др., 2002; Zhu et al., 2002), и даже ротовые лопасти вымерших Ecdysozoa – аномалокаридид (Whittington, Briggs, 1985). Возможные отпечатки медуз известны лишь из среднекембрийских отложений (Young, Hagadorn, 2010). Их принадлежность к каким-либо современным группам не установлена, хотя можно встретить и обратные утверждения. Так, Картрайт с коллегами (Cartwright et al., 2007) по десяти образцам описали медузы, представляющие три современных класса и четыре семейства – Hydrozoa, Scyphozoa (2) и Cubozoa. Правда, все четыре имеют одну размерность “зонтика” (7–8 мм), количество “щупалец” (примерно 18), а наличие тех или иных диагностических признаков авторы определили по отпечаткам разной степени сохранности или положения на поверхности напластования. Иными словами, либо это один вид, сочетающий признаки всех трех современных классов, либо опять же совсем не медуза.

Древнейшие книдарии и с минеральным, и с хитинизированным скелетом, появляются лишь в кембрийском период, т.е. по меньшей мере на 30 млн лет раньше упомянутых выше среднекембрийских “медуз”; сначала очень простые одиночные организмы, а затем, через 10–15 млн лет, модульные формы, близкие по строению к ордовикским кораллам – табулятам (Zhuravlev et al., 1993; Журавлев, 1999; Fuller, Jenkins, 2007; Park et al., 2011) (рис. 1). Кроме них, возможными книдариями являлись гексаконулярии – сидящие формы с фосфатным (или посмертно фосфатизированным) скелетом в виде перевернутой шестигранной пирамидки, которые известны только из базальных слоев кембрийской системы в Южном Китае и Индии, – и конулярии с четырехгранным органическим, возможно при жизни хитинизированным скелетом, закрытым сверху как у фигурки оригами. Конулярий, появившийся в позднекембрийскую эпоху, и гексаконулярий сопоставляют со ставромедузами, если как основной признак рассматривают четырехлучевую симметрию, либо с коронатами, если обращают внимание на стробило-подобные пережимы (van Iten et al., 2006, 2010). Именно гексаконуляриям принадлежат некоторые кембрийские эмбрионы, которые известны как *Punctatus* и *Olivoodes* и напоминают ювенильные полипы коронат, заключенные в перидерму (Bengtson, Yue, 1997; Dong et al., 2013). [Правда, некоторые из *Olivoodes*

и “мягких кораллов” вместо четырехлучевой симметрии имеют пятилучевую, а также микроскульптуру поверхности, не исключающие их принадлежность к Ecdysozoa (Liu et al., 2014; Steiner et al., 2014).] К этой же группе медуз предположительно относятся хиолитгельминты *Byronia* и *Sphenothallus* – обычные в кембрийских отложениях фосфатные трубки с поперечной ребристостью и микроламеллярной микроструктурой (Bischoff, 1989; van Iten et al., 1992; Zhu et al., 2000; Vinn, 2006). Их часто сравнивали с кольчечцами или погонофорами, но особенности микроструктуры, а также наличие прикрепительных дисков и псевдоколоний у двух последних форм скорее указывает на их отношение к книдариям.

История книдарий, как и губок, противоречит предположению Дьюэл (Dewel, 2000) о том, что Bilateria могли произойти от клональных животных, подобных морским перьям, колониальная организация которых дала начало трехслойным предкам Bilateria. Дьюл считала морскими перьями вендобионтов – ископаемую группу, которая отношения к происхождению Bilateria, как и Metazoa в целом, не имела. Если же опираться непосредственно на палеонтологическую летопись, то первые ископаемые организмы в каждой основной ветви Bilateria – Ecdysozoa, Lophotrochozoa и Deuterostomia – представляют собой остатки подвижных неклональных форм. Более того, даже среди достоверных ископаемых губок и книдарий все самые древние формы являются одиночными организмами. Так, на хорошем статистическом материале (все 305 известных родов) показано, что древнейшие археоциаты являются одиночными формами, лишь позднее на их основе возникают сначала ветвистые (маломодульные), а затем и массивные (многомодульные) формы (Wood et al., 1992). (Термин “модульный” используется здесь, поскольку все колониальные организмы являются модульными формами – состоящими из однотипных единиц, модулей, но далеко не все модульные формы можно считать колониальными. Например, у большинства археоциат модули разделены вторичными скелетными отложениями и при жизни теряли связь друг с другом, даже если развивались за счет деления или почкования единой материнской особи.) То же верно и для кембрийских спикульных губок (Hexactinellida, Demospongiae, Calcarea) – сначала в ископаемой летописи появляются одиночные формы и лишь много позднее очень редкие маломодульные конструкции – их полные, не рассыпавшиеся на отдельные спикулы скелеты, встречаются в лагерштеттах и литифицированных рифах (Rigby, Hou, 1995; Rigby, Collins, 2004; Иванцов и др., 2005;

Kruse, Zhuravlev, 2008; Wu et al., 2014). В целом, среди 4367 родов кембрийских ископаемых организмов, известных к 2001 г., лишь 3.5% являются модульными формами (археоциаты, радиоциаты и др. губки – 75 родов; коралломорфы – 25; мшанки – 2; граптолиты и птеробранхии – 48) (Wood et al., 1992; Журавлев, 2001). За последнее десятилетие было описано еще примерно 400 родов, из них не более 5 – модульных, так что общая их доля только снизилась. И ни один из них не является древнейшим представителем хоть какой-то группы Metazoa.

Вторичноротые в кавычках и без

Хотя среди кембрийских модульных организмов треть приходится на гемихордовых, древнейшие представители Deuterostomia не были колониальными формами. Среди гемихордовых крыложаберные появляются лишь в среднекембрийскую эпоху, и самые ранние из них являются очень простыми одиночными формами – *"Rhabdopleura"* и *Cephalodiscus?* (Durman, Sennikov, 1993; Harvey et al., 2012), в результате агрегации которых, вероятно, возникли простые колониальные формы (Maletz, 2014). Дальнейшее усложнение бластогенеза происходило у граптолитов (Cooper et al., 1998). Принадлежность всех этих форм именно к крыложаберным установлена по строению трубчатого органического скелета, который и у крыложаберных (ценостеум), и у граптолитов (рабдосома) состоит из коллагеновых фузеллярных слоев (Mierzejewski, Kulicki, 2001).

Проблематичные древнейшие кембрийские крыложаберные – *Galeaplumosus* и *Herpetogaster* – представляют собой отпечатки одиночных организмов с венчиками перистых щупалец без ценостеума (Caron et al., 2010; Hou et al., 2011). Их принадлежность к этой группе не доказана, поскольку зоиды крыложаберных деградируют в течение нескольких дней, не сохраняя никаких отчетливых признаков класса или даже типа (Briggs et al., 1995). Кроме того, щупальца современных крыложаберных развиваются из мезосомы, или воротничка, а не из передней части организма – просомы, или головного щита, где они расположены у *Herpetogaster* (Maletz, 2014).

Более интересны два среднекембрийских ископаемых, которых ранее относили к кольчечцам и приапулидам, – *Oesia* и *Spartobranchus*: их крупное (до 10 см) червеобразное тело со сквозным кишечником подразделяется на три отдела, и второй из них несет многочисленные жаберные щели; у *Spartobranchus* ротовое отверстие

расположено на стыке головного и шейного отдела, и в головном отделе наблюдаются структуры, напоминающие стомохорд и “вилочку” (Conway Morris, 2009; Caron et al., 2013a) (рис. 1). Правда, у него есть внешняя органическая трубка, охватывающая организм примерно на четверть длины, иногда ветвящаяся, которая, впрочем, могла бы быть предшественником ценостеума крыложаберных. Сестринские отношения крыложаберных и кишечнодышащих предполагаются по молекулярным и сравнительно-анатомическим данным (Brown et al., 2008; Swalla, Smith, 2008; Philippe et al., 2011), что не исключает возможности происхождения первых из них от последних.

Что касается находок раннекембрийских хордовых, то наличие у предполагаемых оболочников (*Cheungkongella*, *Phlogites*, *Shankouclava*; Shu et al., 2001; Chen et al., 2003) щупальцеподобных структур скорее отвечает плану строения щупальцевых (Caron et al., 2010; Shu et al., 2010). Вполне возможно, что и “мягкотельные крыложаберные”, и “оболочники” представляют собой остатки щупальцевых, сохраняющихся за счет хитинизации покровных тканей: “оболочники” очень напоминают кембрийских брахиопод с неминерализированной раковиной – у них можно выделить ножку, раковину и лоффор, а *Herpetogaster* отличается от паропсонемид, упомянутых в предыдущем разделе, только отсутствием плавательного диска. Интересно, что *Cheungkongella* уже успела послужить гипотетическим пятилучевым предком хордовых, хотя ее неважная сохранность и отсутствие отпечатков стороны, где расположено ротовое отверстие, вообще не позволяют судить о симметрии этого организма.

Проблематичные роды, относимые к хордовым (*Pikaia*, *Metasprigginia*, *Yunnanozoon*, *Cathaymyrus*, *Haikouella*, *Myllorhynchia*, *Haikouichthys*, *Zhongjianichthys*), появляются в нижне- и среднекембрийских отложениях – в Ченцзяне и сланце Бёрджесс соответственно (Chen et al., 1995a, 1999; Shu et al., 1996, 1999, 2003a; Shu, 2003; Conway Morris, 2008; Conway Morris, Caron, 2012). *Yunnanozoon* и *Haikouella*, а также *Myllorhynchia* и *Haikouichthys*, вероятно, представляют собой разные варианты сохранности одних и тех же форм; отличия между ними – в лучшем случае видовые (Hou et al., 2002; Chen, Huang, 2008). Среднекембрийская *Pikaia*, которую первой среди ископаемых форм признали хордовым, имеет антенноподобные прилатки на головном отделе и почти плоские границы миотомов, что предполагает отсутствие у этой формы системы мускулов, характерной для хордовых

(Lacalli, 2012). Наоборот, *Yunnanozoon*, несмотря на наличие сегментированного спинного гребня, вполне вписывается в план строения этого типа: гребень, подобно V-образным миосептам, мог служить дополнительной опорой для мускульных блоков, снижая нагрузку на миосепты и тем самым способствуя активным плавательным движениям (Lacalli, 2012) (рис. 1). Хотя кембрийские ископаемые, описываемые как хордовые, непросты для интерпретации, количество экземпляров *Yunnanozoon* достигает многих сотен, и поэтому, несмотря на тафономические искажения (невозможность установить наличие нотохорда), можно с уверенностью говорить о присутствии у них V-образных мускульных блоков – миотомов, жаберных щелей, связанных с кишечником, жаберных дуг, парных гонад и постгандельного хвостового отдела, что указывает на принадлежность этой формы именно к хордовым (Shu et al., 2003b, 2010; Donoghue, Purnell, 2009; Lacalli, 2012). Это подтверждают и опыты по посмертным изменениям останков современных круглоротовых и других хордовых (Sansom et al., 2011). Если особенности *Yunnanozoon*, а также *Cathaymyrus* и *Metaspriggina*, известных по единичным экземплярам, укладываются в план строения цефалохордовых, то *Myllokunmingia* со спинными и брюшными плавниками и носовыми капсулами может рассматриваться как древнейшее позвоночное (Hou et al., 2002; Conway Morris, 2008; Shu et al., 2010). Остатки обойденного вниманием *Zhongjianichthys* (Shu, 2003), к сожалению, слишком фрагментарны, чтобы судить по ним о принадлежности этого организма.

К кембрийским Deuterostomia, возможно, принадлежит и *Odontogriphus* из сланца Бёрджесса, которого в последнее время пытаются записать в мягкотельные моллюски (Caron et al., 2006; Conway Morris, Caron, 2007; Smith M., 2012). Правда, из всех признаков моллюсков он обладает только ротовым отверстием, окруженным зубчиками, которые сравнивают с радулей, а туловищный отдел с выраженной поперечной сегментацией этому плану никак не соответствует (Conway Morris, 1976; Butterfield, 2006). При таком строении *Odontogriphus* с равной долей условности может рассматриваться и как представитель хордовых, подобных *Yunnanozoon*, в пользу чего свидетельствует и немоллюсковый тип его сохранности. Особенно это сходство подчеркнули недавние исследования Смита (Smith M., 2012), изучившего 165 образцов ротового аппарата *Odontogriphus* и приведшего веские доводы в пользу того, что это ископаемое не может быть кольцем: многорядный зубной аппарат,

наличие базальной мембраны и, вероятно, поддерживающих структур. Одно из важных наблюдений Смита, на которое сам он не обратил внимания, считая *Odontogriphus* моллюском, как раз показывает, что моллюском он никак быть не мог: в зубах, имеющих полости, отмечается повышенное содержание Ca и F, которые отсутствуют в других частях тела. Это значит, что зубы *Odontogriphus* имели кальций-фосфатный состав, как у хордовых.

К последним относятся и появившиеся в среднекембрийскую эпоху конодонтофориды, широко известные вплоть до триасового периода по многочисленным фосфатным зубчикам – конодонтам. Лишь в трех палеозойских местонахождениях отпечатки конодонтофорид сохранились целиком. По ним можно судить, что у этих животных были крупные глаза, сложный зубной аппарат, жаберные щели, V-образные миотомы и хвост с хвостовым плавником (Aldridge, Briggs, 1986; Donoghue et al., 2000) (рис. 1). Однако более важны для понимания принадлежности этих животных именно зубы, наличие в которых трех слоев, в том числе эмали и дентина, свидетельствует об их принадлежности к бесчелюстным позвоночным, причем активным хищникам (Барков и др., 1978; Donoghue, 2001; Goudemand et al., 2011; Nemliher, Kallaste, 2012).

Считается, что нотохорд у *Yunnanozoon*, *Cathaymyrus* и *Myllokunmingia* расположен на спинной стороне, над кишечником (Chen et al., 1999; Shu et al., 1999). Однако, как уже отмечалось, с уверенностью определить какая из ископаемых структур отвечает этому органу, довольно трудно. У того же *Yunnanozoon* под кишечником расположено стержневидное образование, которое не считается нотохордом, поскольку "...вентральном положении оно не могло бы уравновешивать действие [мускульной системы]" (Shu, Conway Morris, 2003, p. 1372d). Но у *Yunnanozoon* для взаимодействия с мускульной системой существовал сегментированный гребень, а нотохорд мог бы взять на себя эту функцию, оказавшись в дорсальном положении. Конечно, сместиться этот орган сам по себе не мог, а вот цефалохордовым полным переворотом заказан не был, как в свое время доказал В.В. Малахов (1977), исходя из поведенческих особенностей ланцетника (цефалохордовые) и совпадения плана строения у кишечнодышащих и хордовых (положение протоцеля, отверстий целомов, нервной пластинки, направление тока крови и закладка бластопора) при полной зеркальности этого плана строения. То же пытался доказать Жоффруа Сент-Илер (Geoffroy

Saint-Hilaire, 1822), но 190 лет назад ему не приходилось рассчитывать на методы молекулярной биологии. И данные по экспрессии регуляторных генов в онтогенезе нервной системы и генов “общей разметки” при гаструляции (у позвоночных *Chd* маркирует спинную сторону, а *BMP-4/2* – брюшную; у насекомых их ортологи – *Sog* и *Dpp*, наоборот, – брюшную и спинную) подтвердили, что дорсальный нервный тяж позвоночных гомологичен брюшной нервной цепочке кольчатых червей и членистоногих (Arendt, Nübler-Jung, 1994; Brown et al., 2008; Lowe, 2008; Nomaksteinsky et al., 2009). Правда, новое (“спинное”) ротовое отверстие у современного ланцетника прорезается на месте жаберной щели (Benito-Gutiérrez, Arendt, 2009), но и у кембрийского ланцетника – *Yunnanozoon* – рот занимал неентральное положение, а ближе к терминальному.

В узком смысле разделение Bilateria на первично- и вторичноротых утратило свое значение, поскольку даже у приапулид (головохоботные) анус в эмбриогенезе закладывается на основе бластопора, как у вторичноротых, и, более того, последовательность экспрессии регуляторных генов при закладке бластопора, ротового и анального отверстий у приапулид и вторичноротых – одна и та же (Martín-Durán et al., 2012).

В совокупности палеонтологические и молекулярные данные, а также исследования эмбрионального развития позволяют предполагать, что оболочники не были группой эволюционно предшествовавшей цефалохордовым и даже позвоночным; вполне возможно, что они являются вторично упростившимися цефалохордовыми, утерявшиими ряд *Hox*-генов, а вместе с ними нефридии и следы метамерного строения (Delsuc et al., 2006; Brown et al., 2008; Putnam et al., 2008; Cannon et al., 2009; Garcia-Fernández, Benito-Gutiérrez, 2009; Smith A., 2012; Caron et al., 2013a; Maletz, 2014). Какое бы место кембрийские хордовые среди вторичноротых ни занимали – примитивные цефалохордовые или позвоночные, они являлись одиночными (неклональными) подвижными нектонными и некто-бентосными формами. Более того наличие фосфатного внутреннего скелета у позвоночных само по себе указывает на то, что их предки были подвижными и очень активными животными, поскольку высокая мышечная активность ведет к понижению pH внутренней среды организма до уровня, при котором лишь фосфатный скелет остается нерастворимым (Ruben, Bennett, 1987; Wood, Zhuravlev, 2012). Если бы первые хордовые вели малоподвижный образ жизни, подобно современному ланцетнику,

то скелет бы они начали строить из энергетически более выгодного карбоната, как иглокожие.

Кембрийские иглокожие прекрасно распознаются даже по отдельным табличкам со стереомной структурой, присущей только этому типу, которые всегда состоят из высокомагнезиального кальцита. Среди этих иглокожих по плану строения и наличию амбулакров выделяются четыре основные группы: 1) двусторонне-симметричные, без амбулакров (*Ctenocystoidea*); 2) асимметричные, как с амбулакрами так и без (*Cincta*, *Soluta*, *Stylophora*, известные также как карпозои); 3) спирально-симметричные с многочисленными, радиально расходящимися от ротового отверстия амбулакрами (*Helicoplacoidea*); 4) пятилучевые с аналогичным расположением амбулакров (*Edrioasteroidea*, *Rhombifera* и *Eocrinoidae sensu lato*) (Zamora, Smith, 2012; Smith et al., 2013). Среди древних кембрийских иглокожих есть и формы с совершенной двусторонней симметрией (*Ctenoimbricata*, *Courtessolea*), морфологически занимающие промежуточное положение между классами *Ctenocystoidea* и *Cincta*, которые рядом специалистов считаются базальными для всех иглокожих; перипрокт и анальная пирамидка у этих форм расположены на заднем конце тела, указывая на наличие прямого, а не U-образного кишечника (Zamora et al., 2012) (рис. 1). Найдки в среднекембрийских отложениях Испании и Франции ювенильных индивидов *Cambraster* из класса *Edrioasteroidea* показывают, что на ранних стадиях онтогенеза даже эти совершенные пятилучевые прикрепленные иглокожие сохраняли двусторонне-симметричную форму (Zamora et al., 2013, fig. 7). А *Edrioasteroidea* считаются вероятной исходной группой для всех элевтерозийных иглокожих – морских звезд, ежей, голотурий и офиур (Рожнов, 2012). Эти палеонтологические данные также находят свое подтверждение в молекулярной биологии: иглокожие сохраняют анцептральный комплекс генов, характерных для двусторонне-симметричного плана строения, как у их общих со всеми вторичноротыми предков, а сходная личинка – диплеврула наряду с молекулярными данными позволяет рассматривать их как сестринскую группу гемихордовых в пределах ветви *Ambulacraria* (Morris, 2007).

Один из ключевых признаков типа иглокожих – пятилучевая (и даже радиально-лучевая) симметрия – у многих древнейших форм отсутствует. Распознаем мы их по стереомной структуре скелетных элементов, обусловленной сопряженной ориентацией минеральных наночастиц, которые формируются из аморфного предшественника

высокомагнезиального кальцита и придают всему пористому элементу оптические свойства моно-кристалла (Killian et al., 2009). Поскольку скелеты хордовых и иглокожих были принципиально различны с самого начала становления этих групп, совершенно несостоительной (и уже забытой) оказалась кальцихордатная кладистическая гипотеза, согласно которой хордовые выводились от асимметричных кембрийских иглокожих – карпозой (Jefferies, 1986). Кладистика очень мало помогает находить ответы на вопросы, поставленные палеонтологическим материалом, так как в этом случае невозможно проводить анализ по сотням и тысячам гомологичных равновесомых признаков (как в молекулярной биологии или структурной лингвистике). Поэтому состав стволовых и терминальных групп резко меняется с каждой новой кладограммой (ср. Wills, 1995; Legg et al., 2012, 2013). Тем не менее ряд понятий, выработанных кладистикой, например “синапоморфия”, “стволовые” и “терминальные” группы, оказываются более пригодны, чем “предки” и “потомки”, для характеристики ископаемых таксонов высокого ранга, которые плохо вписываются в рамки типов и классов, очерченные на современном материале, как те же кембрийские иглокожие.

Наряду с иглокожими, гемихордовыми и хордовыми в кембрийских лагерштеттах часто присутствуют остатки еще одной или двух групп – *Vetulicolia* и *Banffozoa* (названные по типичным родам *Vetulicola* и *Banffia*), которые в последнее время часто причисляют к вторичноротым, причем даже к хордовым. Эти организмы, несколько сантиметров длиной, описывают как двусторонне-симметричных животных, отчетливо разделенных на передний отдел, покрытый панцирем с открывающимися в кишечный тракт жаберными щелями, где различимы филаменты, эндостилем и спинным плавником, и задний отдел в виде сегментированного хвоста (Gee, 2001; Aldridge et al., 2007; Shu et al., 2010; Vinther et al., 2011; Ou et al., 2012a). Можно эти же остатки представить и по-другому: карапакс с ячеистой скульптурой, через который проходит кишечный тракт со складчатыми дивертикулами, и членистый хвостовой отдел (Briggs et al., 2005; Caron, 2006; Bergström, 2010; Zhuravlev et al., 2011b) (рис. 2, к). В первом случае получается нечто, напоминающее хордовое или гемихордовое, но с членистым хвостом, во втором – членистоногое, но без каких-либо конечностей. У последних встречаются и ячеистые карапаксы, и тонкие складчатые дивертикулы (Butterfield, 2002). Даже если добавить к описанию еще одну важную деталь – терминальное ротовое отверстие с циклически расположенными

зубными пластинами, общая картина не становится яснее, хотя предположение о принадлежности *Vetulicolia* и *Banffozoa* к вторичноротым все-таки кажется большей натяжкой. Членистоногими их тоже не назвать ввиду отсутствия определяющего признака. Но, возможно, то были ранние представители Ecdysozoa, куда вполне вписываются животные, членистые лишь отчасти, подобно аномалокариидам, которые отличаются от ветуликолий только наличием предротовых конечностей и фасеточных глаз.

Экдисозои: обильные плоды артроподизации

Понятие артроподизации, удачно использованное А.Г. Пономаренко (1998, 2004), как нельзя лучше объясняет основные эволюционные процессы, протекавшие в кембрийском периоде: членистые конечности (собственно артроподизация) и панцири (артродизация) независимо друг от друга обретают не только собственно членистоногие, причем, вероятно, не один раз, но и аномалокарииды, некоторые ксенузии и ветуликолии. Именно эти животные вместе со своими червеподобными родственниками, благодаря биотурбации, организации пеллетного конвейера и созданию многоступенчатой трофической пирамиды с хищниками нескольких порядков, основательно провентилировали океан Кан菲尔да, окончательно сделав его пригодным для жизни во всем ее многообразии. Неудивительно, что остатки Ecdysozoa, как уже сказано, составляют 70% кембрийских ископаемых как по разнообразию и числу индивидов, так и по биообъему, благодаря чему их ранняя эволюция может быть представлена наиболее полно.

Хотя многим неонтологам все еще кажется, что веру в доказательную силу обобщенного “плана строения”, выстраданную вековыми работами сравнительных анатомов, подорвали филогенетические системы, построенные на молекулярных данных, это далеко не так. “Вековая традиция” прервалась с появлением совершенно новой техники не только для молекулярных исследований, но и той, которая позволила заглянуть внутрь мельчайших живых организмов на любых стадиях их развития и их ископаемых остатков. Поэтому пересмотр прежних представлений о родстве типов и классов происходит и в современных морфологических, эмбриологических и палеонтологических исследованиях. Интересно, что идея связать круглых червей и членистоногих (насекомых) – не нова и, вопреки бытующему мнению, принадлежит отнюдь не молекулярным биологам: сто лет назад ее впервые высказал финский

энтомолог Одо Рейтер, отметивший сходное строение хитиновых оболочек, отсутствие ресничек, наличие линек, пониженную способность к регенерации и отсутствие кольцевой мускулатуры в этих группах (Reuter, 1913; Любищев, 1982). Этого ученого можно по праву считать пионером эндисозойной гипотезы.

У Ecdysozoa можно указать три важных, присущих этой группе признака (синапоморфии): эмбриональное развитие, строение кутикулы и, отчасти, ротового аппарата. Также отмечается гистохимическое сходство нервной системы Ecdysozoa (членистоногие, онихофоры, приапулиды, волосатики и круглые черви), проявляющееся в одинаковом выражении ее компонентов при иммуногистохимическом окрашивании определенными ферментами, которые не вызывают сходной реакции у книдарий, гребневиков, кольчатых червей, моллюсков, коловраток, щетинкочелюстных, мшанок либо вторичноротовых (Haase et al., 2001).

По мнению Унгерера и Шольца (Ungerer, Scholtz, 2009, p. 272), новые исследования эмбрионального развития пантопод, а также членистоногих (Alwes, Scholtz, 2004), тихоходок (Hejnol, Schnabel, 2005), круглых червей (Schulze, Schierenberg, 2008), приапулид (Wennberg et al., 2008) и киноринх (Kozloff, 2007) выявляют у них "...голобластический, неправильно-радиальный, равномерный или близкий к равномерному тип дробления и гаструлляция, отличающаяся запаздывающей иммиграцией крупных бластомеров с последующей иммиграцией мелких бластомеров". Такой тип эмбрионального развития, вероятно, был исходным для всех Ecdysozoa, в эмбриогенезе которых отсутствуют признаки спирально-го дробления, а также ресничная личинка или личинка с теменной пластинкой и ресничным суптаном.

Кутикула Ecdysozoa состоит из слоистой эпикутикулы, которую секретируют микроворсинки эпидермальных клеток, белковой экзокутикулы и эндокутикулы, которая построена из α -хитиновых волокон, собранных в спирально расположенные пластины; полная смена кутикулы – линька – происходит хотя бы раз в течение жизненного цикла под действием стероидных гормонов – эндизонов, что было показано у онихофор, тихоходок, членистоногих, приапулид, киноринх, лорицифер и волосатиков (Robson, 1964; Crowe et al., 1970; Plotnick, 1990, Schmidt-Rhaesa et al., 1998; Lemburg, 1999; Nielsen, 2001; Schmidt-Rhaesa, 2006; Al-Sawalmih et al., 2008). Причем как формирование кутикулы, так

и линька у Ecdysozoa вызываются одной и той же группой регуляторных генов гормон-рецепторного комплекса – *NHR-23* (Kounis et al., 2011). Хотя у взрослых волосатиков кутикула лишена хитина, α -хитиновые волокна присутствуют в базальном слое личиночной кутикулы, точно так же как в лорицице личинок приапулид и лорицифер (Neuhaus et al., 1996); у круглых червей α -хитиновая кутикула сохранилась в глоточной области (Neuhaus et al., 1997). А, например, у кольчатых червей строение кутикулы совершенно иное: ее слои образованы толстыми коллагеновыми тяжами, создающими квазиортогональную решетку, и пронизаны многочисленными выростами эпителиальных клеток; хитин в ней отсутствует, и в форме β -хитина есть только в щетинках; у моллюсков, брахиопод и мшанок встречается γ -хитин (Plotnick, 1990). Плотная сменяемая кутикула Ecdysozoa служит препятствием для формирования какого-либо подобия ресничного эпителия даже на личиночной стадии, который как раз развивается у Lophotrochozoa, чья кутикула никогда не меняется целиком, но лишь послойно отшелушивается (Schmidt-Rhaesa et al., 1998). Кутикула эндисозойного типа есть по крайней мере в двух кембрийских группах – у палеосколецид (примитивных головохоботных червей) и ксенузий (онихофороподобных организмов с терминальным положением ротового отверстия), у которых кутикулярные слои сохранились благодаря фосфатизации; коллагеновые волокна на ископаемом материале, конечно, отсутствуют, но отчетливо различимы многочисленные полости, в которых они законоомерным образом располагались (Zhuravlev et al., 2011b). Линочные чехлы известны у различных ископаемых головохоботных червей, ксенузий и членистоногих, некоторые из которых были погребены непосредственно во время линьки (Müller, Hinz-Schallreuter, 1993; García-Bellido, Collins, 2004; Topper et al., 2013b).

Радиально-симметричный втяжной хоботок – интроверт – представляет собой важнейший орган, который кроме нервного центра, включает систему мускулов-ретракторов и несет несколько кольцевых рядов из полых сенсорно-локомоторных шипов (скалид). Интроверт используется не только для ориентации в пространстве, поиска и захвата пищи, но также и непосредственно для передвижения. Хотя бы на личиночной стадии интроверт присутствует у приапулид, лорицифер, киноринх и волосатиков, которых В.В. Малахов (1980; Малахов, Андрианов, 1995) объединил в тип головохоботных червей (*Cephalorhyncha*), а Нильсен (Nielsen, 1995) – в *Introverta*, куда также были включены круглые черви. У современных

пантопод есть невтяжной хоботок с радиальной трехгранной глоткой (Miyazaki, 2002), как у древнейших и некоторых современных головохоботных и круглых червей (Eriksson, Budd, 2001; Liu et al., 2014); известны ископаемые юрские пантоподы с гипертрофированно развитым хоботком (Charbonnier et al., 2007). Ротовой аппарат тихоходок состоит из выступающего втяжного ротового конуса, окруженного кольцом перибукальных пластин, напоминающего ротовой конус киноринх, и трехгранной глотки со стилетами (Dewel, Dewel, 1997; Kristensen, 2002; Dewel, Eibye-Jacobsen, 2006). Невтяжные хоботки и интроверты обнаружены у разнообразных групп кембрийских головохоботных червей, ксенузий и аномалокарид (Hou et al., 2006; Gámez Vintaned et al., 2011; Zhuravlev et al., 2011b); у последних ротовой конус к тому же имеет трехлучевую симметрию (Daley, Edgecombe, 2014).

Современные данные по онтогенезу онихофор показывают, что личиночное ротовое отверстие закладывается у них терминально, антенны и челюсти формируются из зачатков ходных конечностей, и челюсти гомологичны терминальным коготкам на этих конечностях; также из зачаточных ходных конечностей образуются паутинные сосочки, что выявляется по присутствию анлагена – промежуточного, не выраженного на взрослой стадии зачатка нефридиев; выводные каналы таких нефридиев, расположенных в основании антенн и челюстей, закрыты, хотя и сохраняют мерцательный эпителий, а в паре слюнных сосочков преобразованы в слюнные железы (Eriksson et al., 2003; Mayer, Koch, 2005; Strausfeld et al., 2006). Остаются вопросы о формировании ротового отверстия у взрослого животного и о закладке и первичной иннервации антенн: одни исследователи эмбриогенеза онихофор считают, что ротовое отверстие смещается из терминального вентральное положение, а антенны опять же развиваются на основе ходных конечностей и иннервируются от протоцеребрума (Eriksson et al., 2003). Другие полагают, что ротовое отверстие формируется заново за счет смещения дериватов (губные сосочки) антеннального, челюстного и третьего сегментов, а антенны иннервируются от дейтоцеребрума (Ou et al., 2012b). Мартин и Майер (Martin, Mayer, 2014) показали, что антенны онихофор тем не менее иннервируются протоцеребрумом и, следовательно, гомологичны лабруму ракообразных, который закладывается как парный орган в результате экспрессии регуляторного гена по-дразделения конечностей *Distalless* (Browne et al., 2005; Kimm, Prpic, 2006).

Исходя из онтогенеза онихофор, предковую форму этой группы можно представить как червеподобный организм с парными втягивающими недифференцированными ходными конечностями (лобоподиями) и хоботком, несущим терминальное ротовое отверстие. Именно такие организмы и представляют одну из распространенных групп кембрийских Ecdysozoa, которых называют ксенузии (*Xenusia*), тардиполиподы (*Tardipolypoda*), или просто животные с лобоподиями (Dzik, Krumbiegel, 1989; Budd, 1998; Gámez Vintaned et al., 2011; Ou et al., 2012b). К этой группе принадлежит и знаменитая *Hallucigenia*, правда, первоначально ее описали вверх ногами и задом наперед: на самом деле парные шипы расположены вдоль спины, а гибкие придатки являются парными ходными конечностями.

Однако среди ксенузий есть формы с втяжными хоботками, как у головохоботных червей, и конечностями, явно непригодными для передвижения по поверхности субстрата, но подходящими для зажоривания в норках – *Mureropodia* (Gámez Vintaned et al., 2011) (рис. 2, б), а также обитавшие в норках *Facivermis*, передняя часть которых несла лобоподные конечности, а задняя имела червеобразную форму (Liu et al., 2006). Т.е. задние туловищные и хвостовые сегменты тела у него совершенно не отличались от таковых древнейших головохоботных червей – палеосколецид. Обильные в кембрийском периоде и вымершие в силурийском палеосколециды отличались от прочих головохоботных фосфатизированной кутикулой, состоящей из организованных в повторяющиеся поперечные ряды пластинок той же сложной морфологии и строения, как у ксенузий (и онихофор, хотя у последних кутикулярные элементы не фосфатизируются); причем некоторые палеосколециды сохранили на брюшной поверхности редуцированные парные лобоподии, которые, вероятно, стали выполнять у них функцию сенсорно-железистых сосочеков – тубулей и папилл, как у приапулид (Müller, Hinz-Schallreuter, 1993; Zhang, Pratt, 1996; Zhuravlev et al., 2011b) (рис. 2, а).

Собственно головохоботные черви с признаками приапулид начинают встречаться в отложениях возрастом 520 млн лет, сформировавшихся ближе к концу раннекембрийской эпохи (рис. 1). Многие авторы до сих пор называют всех ископаемых головохоботных червей “приапулидами”, хотя у них совершенно иное и разное строение кутикулы и ротового аппарата; были среди них и гигантские формы с ротовым отверстием, превышавшим 0.2 м в поперечнике (*Omnidens*).

В настоящее время их относят к нескольким вымершим классам головохоботных, различающимся по строению головного отдела (интроверт или невтягивающийся хоботок), наличию/отсутствию шейной области и строению сенсорно-железистых придатков (Conway Morris, Robison, 1986; Малахов, Андрианов, 1995; Hou et al., 2006; Maas et al., 2007; Harvey et al., 2010; Zhuravlev et al., 2011b; Liu et al., 2014). Известны и достоверные норки кембрийских головохоботных, в которых сохранились остатки самих червей, иногда определимые даже до вида (Zhang et al., 2006; Zhuravlev et al., 2011b; Huang et al., 2014): это простые U-образные ходы (рис. 2, а) или слепые мешковидные норки, похожие на те, в которых обитают современные приапулиды, и совершенно не похожие на сложные следы *Treptichnus pedum*, обычные в базальных слоях кембрийской системы, которые Ванные с коллегами (Vannier et al., 2010) приписал приапулидам. Так что нет оснований считать, что головохоботные черви появились раньше ксенузий. Последние известны из отложений возрастом более 525 млн лет как линочные шкурки (собственно *Xenusion*; Dzik, Krumbiegel, 1989), и из слоев возрастом свыше 535 млн лет как фосфатизированные коготки и кутикулярные шипы, а первые достоверные головохоботные – палеосколециды – появляются в ископаемой летописи не ранее 525 млн лет назад (Zhuravlev et al., 2011b; Caron et al., 2013b). Личинки приапулид, лорицифер и волосатиков, даже взрослые формы сохраняют в строении кутикулы признаки палеосколецид и их личинок (Maas et al., 2009; Peel, 2010). А киноринхи, хотя и не встречаются в ископаемом состоянии, имеют сериальное расположение мускульных пучков, сопряженных с кутикулярными сегментами, а также ротовой конус как у некоторых кембрийских головохоботных (*Omnidens*). Обратное направление эволюции – от головохоботных червей к ксенузиям и членистоногим, которое считают единственno верным практически все специалисты (Dzik, Krumbiegel, 1989; Budd, 2001; Zhang, Briggs, 2007; Daley et al., 2009; Liu et al., 2011; Legg et al., 2013), есть не что иное как рецидив аннелидно-артроподной гипотезы. Превращение высокоспециализированного интроверта даже в простой ротовой аппарат ксенузий, а сенсорно-железистых папилл – в ходные конечности головохоботных червей, которые из норок должны были вылезти на поверхность грунта, невозможно с позиции биомеханики: способ передвижения таких червей за счет гидравлического нагнетания и перераспределения полостной жидкости пригоден только для движения в грунте. Противоречат

такому направлению эволюции – от червей с втяжным хоботком к онихофороподобным организмам – и данные по онтогенезу мозга онихофор: показано, что мозг у них закладывается не как окологлоточное кольцо (Eriksson et al., 2003), а как двухчастный ганглионизированный спинной орган,protoцеребральная часть которого иннервирует антенны и глаза, а дейтоцеребральная – челюсти; тритоцеребрум не образуется (Strausfeld et al., 2006; Martin, Mayer, 2014). Судя по наличию антенн и глаз у некоторых ксенузий, можно предполагать, что также был устроен и мозг у ксенузий с невтяжными хоботками.

Ксенузии представляют собой исходные формы не только для головохоботных червей и онихофор. Тихоходки, возможно, также являются их потомками, приспособившимися к мейобентосному обитанию и, как следствие, приобретшие упрощенную систему внутренних органов при сохранении исходного строения лобоподных конечностей с коготками и кутикулярных покровов. Стилеты тихоходок являются не чем иным как итогом преобразования передних лобоподных конечностей во внутренний орган (Dewel, Eibye-Jacobsen, 2006; Halberg et al., 2009), благодаря чему трехлучевой ротовой аппарат приобрел черты двусторонне-симметричного органа. Преобразование мускульной системы из единого комплекса продольных и поперечных мускулов к сериально расположенным пучкам, связывающим конечности с покровными пластинками, наблюдается уже у кембрийских ксенузий *Hadranax* и *Pambdelurion* (Budd, 1998, 2001) (рис. 2, е), а древнейшая – среднекембрийская – тихоходка как раз имеет парныеrudименты лобоподных конечностей на головном отделе в дополнение к четырем парам ходных лобоподных конечностей и кутикулярные пластинки, как у ксенузий (Maas, Waloszek, 2001). Следствием этого процесса, связанным с функциональной дифференциацией конечностей, вероятно, было и преобразование брюшных нервных стволов в сегментированную, а в позднее – и в ганглионизированную брюшную цепочку (Whittington, Mayer, 2011).

Еще одной группой, вероятно, связанной происхождением с ксенузиями, являются аномалокарииды (*Anomalocaris*, *Peytoia*, *Amplectobelua* и др.) – самые крупные обитатели кембрийских морей, до одного метра длиной (рис. 2, ж, и). У них сохранялся хоботок с радиально расположеными зубными пластинами, иногда нескольких порядков, как у головохоботных (потому их так же называют радиодонты или динокарииды); предротовая пара членистых или лобоподных

хватательных конечностей, опять же, как у некоторых ксенузий; крупные фасеточные глаза (до пяти штук), по своему строению сходные со зрительными органами наиболее продвинутых членистоногих; головной щит, иногда состоявший из нескольких элементов; туловищный отдел с плавательными лопастями, несущими, возможно, дыхательные филаменты; хвостовой отдел с щерками или без и сквозной кишечный тракт с сериально расположеными парными пищеварительными дивертикулами (Whittington, Briggs, 1985; Hou et al., 2006; Zhang, Briggs, 2007; Daley et al., 2009; Paterson et al., 2011; Daley, Edgecombe, 2014). В эту же группу хорошо вписываются *Opabinia* и несостоявшийся кандидат в древнейшие головоногие моллюски и хордовые – *Nectocaris* – с головным щитом, ротовым хоботком, парными предротовыми придатками и наружными жаберными филаментами (рис. 2, з). Аномалокаридид с предротовыми конечностями, которые скорее всего иннервировались от протоцеребрума, можно считать потомками ксенузий, приспособившихся к некто-бентосному активному хищничеству и активной фильтрации, на что указывает строение ротового аппарата и – у некоторых форм (*Kerygmachela* и *Tamisiocaris*) – предротовых лобоподных придатков (Bergström, Hou, 2003; Hou et al., 2006; Daley, Peel, 2010).

Признавать вымерших в девонском периоде аномалокаридид базальной для членистоногих группой, как их рассматривают в кладистических построениях, помещая между ксенузиями и настоящими членистоногими – Euarthropoda (Budd, Telford, 2009), вряд ли правомерно. Во-первых, кроме предротовых – не всегда членистых – конечностей и фасеточных глаз, других явных признаков членистоногих у них нет. Во-вторых, мозаичное сочетание признаков у различных видов аномалокаридид и самих ксенузий рушит все кладистические схемы. Например, среди ксенузий *Diania* имеет сильно кутикуляризованные, почти членистые конечности и головной отдел без признаков тагмозиса, хорошо развитый хоботок (Liu et al., 2011; Ma et al., 2014) (рис. 2, 2), наоборот, *Antennacanthopodia* – лобоподные конечности без коготков и головной отдел с признаками тагмозиса и редуцированным хоботком (Ou et al., 2011) (рис. 2, 4), а *Mureropodia* – интроверт и редуцированные лобоподные конечности с коготками (Zhuravlev et al., 2011b) (рис. 2, 6). Артродизация и артроподизация неизбежно шли в паре друг с другом, а независимо развивались сразу в нескольких группах Ecdysozoa (Пономаренко, 2008; Mounce, Wills, 2011): среди ксенузий, аномалокаридид, ветуликолей, отчасти тихоходок.

И не стоит забывать о киноринхах (Schmidt-Rhaesa, Rothe, 2006). Остается вопрос о происхождении пантопод: являются они настоящими членистоногими, близкими к хелицеровым, или обрели членистый скелет независимо, поскольку ископаемые кембрийские и юрские формы имеют признаки организации головного отдела, как у ксенузий (Waloszek, Dunlop, 2002; Charbonnier et al., 2007)? Нужно отметить, что раннекембрийские членистоногие *Fuxianhuia* и близкие к ней формы с наиболее простым планом строения головного отдела, но уже с настоящими антеннами, второй специализированной парой членистых конечностей и подразделением сомитов брюшка на стерниты и тергиты, имеют недифференцированные цилиндрические ходные конечности с большим количеством гладких подомеров и закругленным дистальным члеником (Chen et al., 1995b; Bergström et al., 2009; Ma et al., 2012; Tanaka et al., 2013; Yang et al., 2013), которые отличаются от лобоподных конечностей лишь чуть большей степенью склеротизации, примерно как у ксенузии *Diania* (рис. 1).

Не противоречит исходному положению ксенузий как предковой группы Ecdysozoa, включая головохоботных червей, и наличие целома у членистоногих и онихофор (Eriksson et al., 2003; Schmidt-Rhaesa, 2006), поскольку редуцированный целом, около переднего отдела кишечника, встречается и у приапулид (*Meiopriapulus*; Störcz et al., 1989). Кроме того, отчетливое осевое положение кишечного тракта у ксенузий, палеосколепид и ряда других кембрийских головохоботных предполагает наличие направляющей структуры, подобной мезентерию и, следовательно, целомической полости (Zhuravlev et al., 2011b).

Что касается “естественности” такой группы, как Articulata, то лабрум членистоногих закладывается как парный орган и не гомологичен просто-мииму кольчатым червям (Мельников, 1970; Мельников и др., 1992; Kimm, Prpic, 2006), а парные брюшные нервные цепочки в этих двух группах имеют разное происхождение и не гомологичны друг другу, если считать исходной для членистоногих нервную систему онихофор с брюшными тяжами, лишенными как ганглиев, так и вообще скоплений ганглиозных клеток (Mayer, Harzsch, 2007; Whittington, Mayer, 2011). Сходство обеих групп, вероятно, обусловлено тем, что и членистоногие, как представители Ecdysozoa, и кольчатые черви, как представители Lophotrochozoa, сохранили определенный набор признаков общих предков Bilateria, включая конечности (Balavoine, Adoutte, 2003; Prpic, 2008; Williams et al., 2012).

Нильсен (Nielsen, 2003), пытаясь спасти единство Articulata (Annelida + Arthropoda), к которым он все равно вынужден подвесить Cycloneuralia с киноринхами (они же – головохоботные), как промежуточное звено между членистоногими и приапулидами–нематодами, называет трохофорную личинку с предротовым венчиком ресничек (прототрохом) синапроморфией всех первичноротовых, и при этом отмечает ее явное отсутствие у членистоногих и циклоневралий, т.е. у всех Ecdysozoa(!). Однако если переходные формы между различными группами Ecdysozoa в ископаемой летописи встречаются в изобилии, то какие-либо формы, которых можно было бы назвать промежуточными между кольчатыми червями и членистоногими, в слоях земных отсутствуют полностью. (Скажем, если бы такими переходными формами были аномалокариды, обладающие хоботком, несколько похожим на осевую глотку некоторых полихет, то в их плавательных лопастях сохранились бы опорные щетинки, необходимые для крепления мускульных пучков двигательной системы. Правда, зачем бы им тогда понадобился переход на внешнее крепление той же мускульной системы – наружный панцирь?)

Лофотрохозои: в шкафу только скелеты

Сами кольчатые черви, точнее отпечатки их покровов в кембрийских слоях, конечно, встречаются, хотя и в тысячи раз реже, чем головохоботных. Представлены они исключительно остатками подвижных многощетинковых червей с двуветвистыми параподиями (ното- и невроподий) (Conway Morris, 1979; Conway Morris, Peel, 2008; Vinther et al., 2011) (рис. 1); лишь один, не самый древний из кольчецов, – *Perochaeta* – с щетинками в виде толстых крючков мог вести малоподвижный образ жизни (Merz, Woodin, 2006). Причем ни один из кембрийских кольчецов по совокупности признаков не вписывается в какую-либо современную группу: у них отсутствуют антенны, опорные щетинки, спинные и брюшные усики, а щупики устроены очень просто (Eibye-Jacobsen, 2004; Eibye-Jacobsen, Vinther, 2012). Сколекодонты – ископаемые челюсти полихет – появляются только в ордовикских отложениях, а достоверные Sedentaria – в мезозойскую эру: лишь в триасовых отложениях начинают встречаться трубочки с характерной для кольчатых червей микроструктурой (Vinn, 2006; Vinn et al., 2008; Vinn, Mutvei, 2009).

Отпечатки более древних кольчецов, таких как *Protoarenicola* из криогеновых и эдиакарских

отложений Северного Китая, на самом деле оказались остатками водорослей с сифоновой организацией: их углеродистая оболочка имеет такую же структуру, как у совместно встречающихся с ними водорослевых талломов, а “выворачивающаяся глотка” служила прикрепительным диском (Dong et al., 2008; Butterfield, 2009).

В целом ископаемая летопись древних кольчецов служит хорошей иллюстрацией идеи Вестхайде (Westheide, 1997) о происхождении щетинок как покровных защитных элементов у подвижных эпивентосных форм: именно такими – “ощетинившимися” – мы видим первых полихет, например, *Canadia*; затем, по мере развития червевидного способа передвижения по субстрату, в покрове появляются поперечные, лишенные щетинок прорехи, что предопределяет формирование наружной сегментации. В работах коллектива Струка (Struck et al., 2011; Struck, 2013) по молекулярной филогенетике кольчатых червей говорится об отчетливом разделении этой группы на две основные ветви – Errantia и Sedentaria, причем общего предка всех кольчецов эти авторы тоже реконструируют как подвижную сегментированную форму с развитыми, метамерно расположеннымися вдоль всего тела параподиями (Struck et al., 2011, fig. 2).

Другие черви, принадлежащие к ветви Lophotrochozoa, в кембрийских отложениях не обнаружены. Хотя *Archaeogolfisia* и *Cambrosiripulus* из Ченцзяна (Huang et al., 2004) уже объявлены представителями терминальной группы сипункулид, что, по мнению Эйбюэ-Якобсена и Винтера (Eibye-Jacobsen, Vinther, 2012), служит достаточным основанием для пересмотра новой системы кольчецов Струка и его коллег. Однако сами окаменелости к каким-то осмысленным утверждениям явно не располагают: присутствие щупалец хотя бы на одном из четырех экземпляров обоих родов неочевидно, а кишечный тракт не имеет волнообразных изгибов, характерных для сипункулид. Более того, на поверхности тела этих червей отчетливо видны скалиды и склериты, как у палеосколецид, в изобилии встречающихся в тех же слоях Ченцзяна. Что касается прямого, “заднего” отдела кишечника, то, судя по всему, это отпечатки мускулов-ретракторов интроверта, которые опять же известны у палеосколецид (Zhuravlev et al., 2011b). В литературе по эдиакарскому и кембрийскому периодам до сих пор можно встретить упоминания о находках погонофор; на самом деле речь идет о тонких ребристых органических трубочках

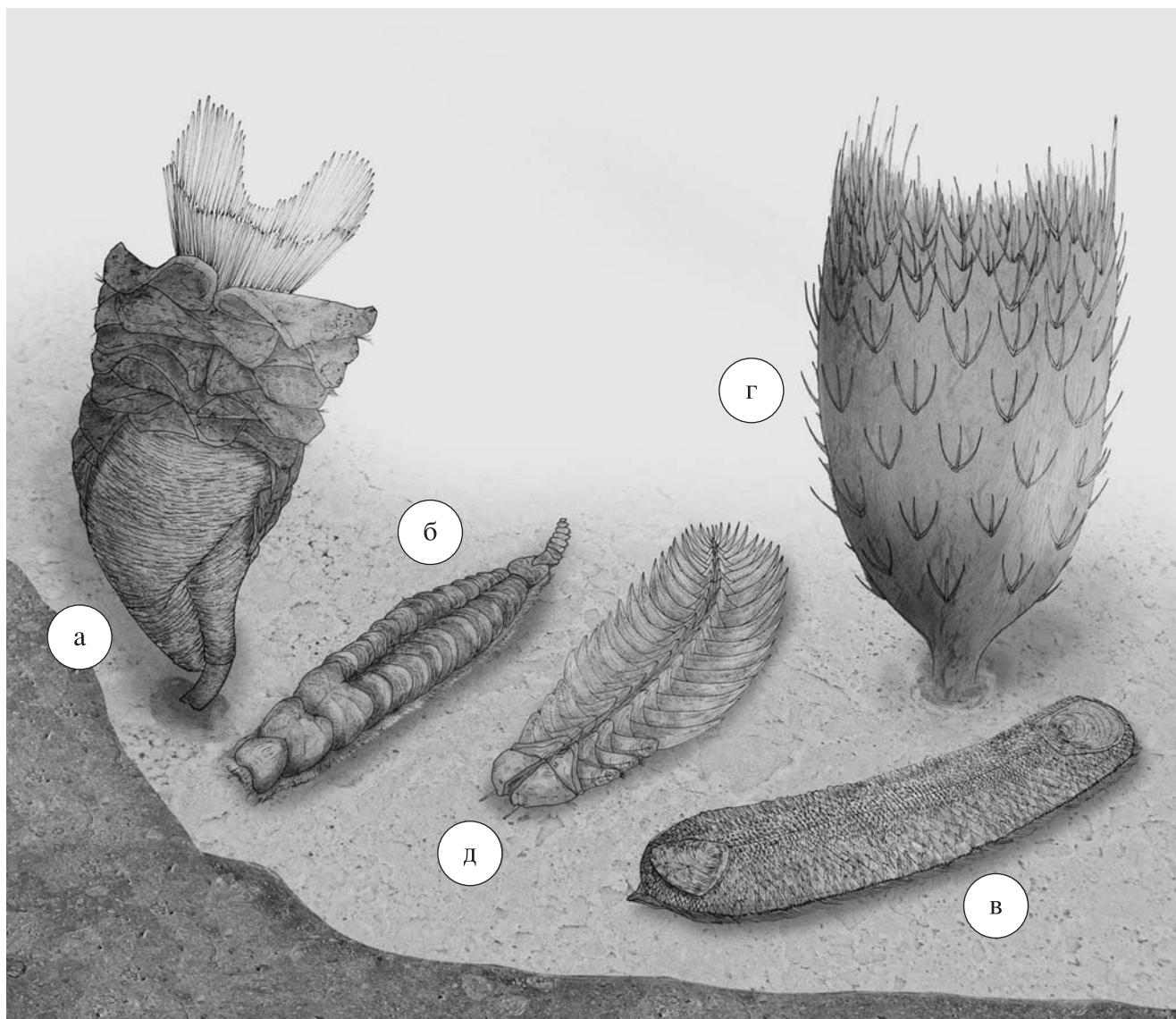


Рис. 4. Кембрийские (*a–e*) и ордовикский (*f*) Lophotrochozoa: *a, б* – томмотииды: *a* – *Paterimitra*, *б* – *Camenella*; *в, г* – цеплосклеритофоры: *в* – *Halkieria*, *г* – *Allonnia* (ханцеллорииды), *д* – кольчатый червь *Plumulites* (махайридии). Реконструкции животных с изменениями даны по Bengtson (1970); Conway Morris, Peel (1995); Bengtson, Hou (2001); Vinther et al. (2007); Larsson et al. (2014). ©Художник Всеволод Абрамов.

проблематичных сабеллидитид, микроструктура которых отличается от таковой погонофор (Urbanek, Mierzejewska, 1983; Иванцов, 1990).

Примечательно, что среди ордовикских–каменноугольных кольчецов, ползавших по поверхности осадка, встречались сегментированные формы с обызвествленными элитрами (Machaeridia), под которыми скрывались параподии с щетинками (Vinther et al., 2008; Vinther, Briggs, 2009). Элитры махайридий по строению близки к раковинам полиплакофор и разнообразных кембрийских “многостворок” (рис. 4, *д*). Не случайно их еще недавно включали в число моллюсков, причем среди

аплакофор, но, разумеется, с помощью кладистических манипуляций (Sigwart, Sutton, 2007).

Разнообразные многостворчатые формы – Halwaxiida, или Halkieriidae – представляют наибольший интерес с точки зрения происхождения моллюсков и прочих Lophotrochozoa. Их объединяют также с Siphogonuchitidae в отряд Sachitida и с отрядом Chancelloriida в класс Coeloscleritophora (Bengtson, Missarzhevsky, 1981). Сложный покровный скелет этих существ, или склеритом, развитый на спинной и боковой сторонах, состоит из многочисленных известковых и/или органических склеритов и спикул различной формы и одной–двух раковин на переднем

и заднем концах тела, напоминающих раковины брахиопод или моноплакофор (рис. 4, в). Кроме названных групп, к *Coeloscleritophora*, вероятно, принадлежат *Maikhanella* и другие *Maikhanellidae*, колпачковые раковины которых состоят из тесно спаянных склеритов, очень похожих на склериты сифогонухитид (Bengtson, 1992). Положение всех этих ископаемых среди *Lophotrochozoa* и их родство с *Wiwaxia*, имеющей органический склеритом, остается весьма спорным. Ряд авторов, сравнивая крупные торцевые раковины с таковыми брахиопод, а прочие склериты – с элитрами и щетинками кольчатых червей, рассматривают халькиериид и хальваксиид как стволовые группы *Lophotrochozoa* в целом (Conway Morris, Peel, 1995; Holmer et al., 2002; Conway Morris, Caron, 2007). Другие, опираясь на данные по строению склеритов, – наличие сложной системы каналов, связывающих внутреннюю полость склерита с его поверхностью, неотличимой от каналов, проходящих раковины хитонов, куда входят эпителиальные сосочки – эстеты, и ротовой аппарат, напоминающий радулу, – считают их несомненными моллюсками, предшественниками полипов и аплакофор (Scheltema, Ivanov, 2002; Vinther, Nielsen, 2005; Vinther, 2009; Smith M., 2012). Интересно, что даже в самых жестких элементах тех же самых склеритом, если полностью растворить их минеральную составляющую, просматриваются капилляры, точно такие же, как в щетинках одновозрастных кольчатых червей, например *Canadia* (Butterfield, 1990, 2003, 2006). Однако невозможно одновременно признавать подобные щетинки синапоморфией *Lophotrochozoa* и считать их признаком именно кольчатых червей, как полагают некоторые авторы (Eibye-Jacobsen, 2004).

Еще больше усложняет (проясняет?) ситуацию такая группа, как *Chancelloriida*, склериты которых обычно собраны в розетки с одним полым центральным шипом и тремя и более периферическими. Притом, что микроструктура этих склеритов и общий план строения (полый тонкостенный удлиненный склерит с отчетливо выраженным базальным фораменом) неотличимы от таковой халькиериид и прочих целосклеритофор (Butterfield, Nicholas, 1996; Иванцов и др., 2005; Porter, 2008), они образовывали совершенно иную конструкцию – полусферический или узкоконический склеритом с открытой вверх полостью (рис. 4, г). Из-за этого ханцелориид долгое время считали губками, близкими к гетерактинидам. Нижним концом такой организм закреплялся на субстрате, что доказывается находками полных склеритом ханцелориид в лагерштеттах

и рифовых известняках, где они были замурованы в прижизненном положении (Zhuravlev, 2001а). На отпечатках ханцелориид обнаружен непористый двухслойный интегумент, внешний бугорчатый слой которого минерализовался в местах развития склеритов, а внутренний – подстипал его и заполнял в склеритах каналы (Bengtson, Hou, 2001; Janussen et al., 2002).

Для склеритов кембрийских “многостворок”, включая *Chancelloriida*, характерно наличие тонкого внутреннего органического слоя, относительно толстого среднего слоя, построенного первично арагонитовыми фибраторами, ориентированными вдоль оси склерита под небольшим углом к его поверхности, что предопределяет чешуйчатую скульптуру поверхности, и тонкого внешнего органического покрова; минеральный слой может быть пронизан каналцами (Butterfield, Nicholas, 1996; Porter, 2008; Vinther, 2009). Этот набор микроструктур не имеет полных аналогов среди микроструктур настоящих моллюсков, но особенности перекрещено-пластиначатой микроструктуры и чешуйчатой скульптуры поверхности (вероятно, обызвествленного периостракума) раковин майханеллид, которые могут входить в состав тех же склеритом (отсутствуют они только у ханцелориид), опять же указывают на сходство этой группы с моллюсками, а колпачковый тип протоконха сходен с таковым у моноплакофор (Feng et al., 2003; Ponder et al., 2007).

Хотя трактовки древнейших колпачковых и спирально-завитых кембрийских раковин существенно разнились – их относили и к моноплакофорам (Runnegar, Jell, 1976; Runnegar, 1996), и к брюхоногим моллюскам (Голиков, Старобогатов, 1988), а также к вымершим классам *Helcionelloidea*, *Paragastropoda* и отчасти *Rostroconchia* (Pojeta, Runnegar, 1976; Linsley, Kier, 1984; Peel, 1991), никто не сомневался, что это именно моллюски. 30–40 лет назад Йохелсон (Yochelson, 1975, 1978), правда, считал, что подобные раковины могли бы принадлежать червям, но в то время не были исследованы ни микроструктура, ни протоконхи, ни мускульные отпечатки на этих раковинах, да и общая их морфология была изучена весьма приблизительно.

П.Ю. Пархаев (2004, 2014; Ушатинская, Пархаев, 2005; Parkhaev, 2008), собравший наиболее обширную коллекцию древнейших моллюсков всего мира, на основании изучения мускульных отпечатков, микроструктуры и строения протоконха с септами, отделяющими его от телеконха, считает, что в большинстве это были примитивные эндогастрически свернутые брюхоногие,

которых он выделяет в класс Archaeobranchia. Наряду с ними в раннекембрийскую эпоху появляются первые представители более продвинутых подклассов брюхоногих – Divasibranchia (Khairkhaniidae) и Dextrabranchia (Onychochilidae) (Parkhaev, 2008). Есть среди древнейших форм и настоящие двустворки (Vendrasco et al., 2011), раннее обособление которых среди раковинных моллюсков подтверждается анализом полного митохондриального генома (Plazzi et al., 2013).

Микроструктура многих раковин древних и современных моллюсков, конечно, имеет определенные аналоги среди микроструктур раковин брахиопод и скелетов мшанок, поскольку все они являются представителями ветви Lophotrochozoa (кстати, микроструктурная общность раковин моллюсков, брахиопод и мшанок является для этой ветви хорошей синапоморфией, на которую мало обращают внимание). Кроме того, в раковинах кембрийских моллюсков встречаются перекрещено-пластинчатая, ламелло-фибрillярная, чешуйчатые кальцитовая и арагонитовая и другие типы микроструктур, присущие именно моллюскам; разница между кембрийскими и более поздними формами заключается в том, что в ходе эволюции моллюсков появились и новые микроструктуры, в том числе перламутр *sensu stricto* (Checa et al., 2009; Vendrasco et al., 2010, 2011, 2013). Возникновение новых типов микроструктур, все более устойчивых к механическому стрессу, было вызвано ростом разнообразия хищников и их технических возможностей для взламывания раковин (Vermeij, 1990; Wood, Zhuravlev, 2012; Vendrasco et al., 2013).

Как бы то ни было, в основном колпачковые раковины действительно принадлежат древнейшим моллюскам, т.е. исходным формам, положившим начало дальнейшей позднекембрийско-ордовикской радиации гастрапод, скафопод, полиплакофор и головоногих (Журавлев, 2001). Дело в том, что различные Bilateria на протяжении всей своей эволюционной истории сохраняют первоначальный состав раковины, которая формировалась в равновесии с окружающей средой: животные, появившиеся в холодные “арагонитовые” эпохи, получили раковины из арагонита или высокомагнезиального кальцита, а у тех, что обрели минеральный скелет в теплые “кальцитовые” эпохи, он имеет низкомагнезиальный кальцитовый состав (Wilkinson, 1979; Zhuravlev, Wood, 2008; Porter, 2010). [Чередование “арагонитовых” и “кальцитовых” эпох зависело в основном от гидротермального режима, влиявшего на соотношение ионов магния и кальция в океане, и от парциального

давления углекислого газа, воздействовавшего на кинетику образования кристаллов, что определяло форму последних: кристаллические решетки у кальцита и арагонита – разные (Sandberg, 1983; Stanley, Hardie, 1999; Morse et al., 2006).]

Раковина древнейшего головоногого – *Plectronoceras* – имеет арагонитовый состав (Landing, Kröger, 2009), хотя время его появления принадлежит к “кальцитовой” эпохе. Это означает, что данная форма несомненно имела раннекембрийских предков с наружной арагонитовой раковиной. Новейшие исследования как *Nautilus*, так и внутрираковинных головоногих показали, что общий тип онтогенеза у них такой же, как у брюхоногих моллюсков: эмбриональные органы концентрически располагаются вокруг передне-задней оси тела, на спинной стороне которого находится раковинная пластина (даже у короткоперых кальмаров с практически редуцированным скелетом), а воронка, будучи частью мантийной складки, закладывается на заднем конце эмбриона, разворачиваясь в сторону головы по мере роста личинки; у внутрираковинных головоногих происходит постепенное смещение зачаточной раковины внутрь (Shigeno et al., 2008; Kröger et al., 2011). *Plectronoceras* и некоторые другие древнейшие головоногие сохраняли определенные примитивные черты и во взрослом состоянии: раковина располагалась на дорсальной стороне тела, а воронка – сзади; парные отпечатки мускулов напоминали таковые у моноплакофор (Mutvei et al., 2007; Kröger et al., 2011). Кроме того, у *Plectronoceras* и большинства древнейших представителей головоногих наблюдается беспротоконхный (прямой) тип развития, что предполагает их происхождение от бентосных форм; протоконх появился позднее и независимо в разных линиях развития головоногих, перешедших к планктонному образу жизни (Барсов, 2012). Неудивительно, что наиболее полные молекулярные исследования по 1185 геномным участкам моллюсков, проведенные по выборке из 15 видов (в совокупности с прежними данными), представляющих все классы, включая моноплакофор, для чего специально были отловлены свежие особи последних, выявили, что именно моноплакофоры являются сестринской группой головоногих в пределах Conchifera, вторую ветвь которых составили скафоподы, брюхоногие и двустворки (Smith et al., 2011). Другая современная молекулярная филогения, в которой сестринскими группами оказались Cephalopoda и Aculifera (Aplacophora+Polyplacophora) (Vinther et al., 2012), была построена по результатам секвенирования 7 ядерных генов “домашнего хозяйства”

у 14 видов моллюсков, но не включала данные по моноплакофорам. Наконец, еще одна молекулярная филогенетическая схема, связавшая полии и моноплакофор (клада *Serialia*), была построена с учетом анализа ДНК у моноплакофоры, подвергшейся деструктивной фиксации (Giribet et al., 2006). Так что поддержку и в морфологических, и в онтогенетических, и в палеонтологических данных находит именно модель происхождения головоногих от подвижных раннекембрийских наружнораковинных моллюсков, а не от каких-то иных клональных сидячих организмов или мягкотелых нектонных форм. Между временем появления колпачковых гастропод и моноплакофор и временем возникновения головоногих прошло не менее 30 млн лет – срок вполне достаточный.

К этому остается добавить, что находки в Херфордшире силурийских моллюсков (*Acaenoplax*, *Kulindroplax* и др.), сочетающих признаки полиплакофор (несколько рядов известковых спинных пластинок) иaplакофор (мантийный желобок, проходящий вдоль брюшной стороны; или полностью редуцированная подошва), подтверждают предположение о происхождении aplакофор от полиплакофор с известковыми склеритами и нормально развитой ногой, существовавших в кембрийском периоде (Sutton et al., 2001, 2012) (рис. 1). Этот исторический сценарий повторяется и в эмбриональном развитии aplакофор, по крайней мере *Caudofoveata* (Scheltema, Ivanov, 2002; Nielsen et al., 2007).

Если самые древние моллюски, за исключением ханцеллориид, и кольчатые черви были представлены исключительно подвижными формами, иная картина наблюдается среди древнейших щупальцевых. Среди них встречаются в основном сидячие формы, различающиеся числом створок: от двух, как у типичных брахиопод всех трех подтипов – *Linguliformea* (прежние беззамковые брахиоподы с фосфатной раковиной), *Craniiformea* (часть беззамковых брахиопод с известковой раковиной) и *Rhynchonelliformea* (остальные беззамковые и замковые брахиоподы с известковой раковиной), до 30 и более, как у *Paterimitra* и *Eccentrotheca*, принадлежащих к вымершей группе *Tommotiida*, которая была открыта в Сибири (Миссаржевский, 1989). У *Eccentrotheca* – одной из древнейших томмотиид – фосфатные пористые раковинки (склериты) были двух типов: неправильной колпачковидной и уплощенной формы. Склериты, располагаясь по спирали, образовывали узкоконический наружный скелет 4-миллиметровой высоты, открытый сверху и снизу (Skovsted et al., 2011). Склеритом

Paterimitra в общих чертах был устроен, как у *Eccentrotheca*, но со склеритами трех типов, два из которых напоминали раковины брахиопод (Skovsted et al., 2009c) (рис. 4, a). Сходство с последними усугубляется тождеством микроструктуры с обширными полостями между слоями раковины и микроскульптуры с характерной сетчатой поверхностью, а также наличием пор с отпечатками щетинок (за счет фосфатизации иногда сохраняются и сами щетинки), что позволяет рассматривать томмотиид как исходную для брахиопод группу, причем наиболее древние раковины брахиопод (*Aldanotreta*, *Askepasma*, *Salanygolina* из класса *Paterinata*) в свою очередь имеют микроструктуру томмотиидного типа (Bengtson, 1970; Holmer et al., 2008b, 2009; Skovsted et al., 2009c, 2011; Topper et al., 2013a). Особенно интересны как переходные формы двусторчатая томмотида *Micrina* и *Tannuolina* с небольшим количеством склеритов (Фонин, Смирнова, 1967; Laurie, 1986): у *Micrina* обнаружена эмбриональная раковина – двусторчатый протегулюм с карманами, где формировались щетинки; протегулюм у эмбрионов брахиопод образуется накануне выхода из яйца, причем одна из створок протегулюма у *Micrina* имеет поперечно-складчатый задний выступ, сходный с аналогичной структурой у кембрийской брахиоподы *Mickwitzia* и других *Lingulata* и свидетельствующий о наличии эмбриональной ножки (Balthasar, 2004; Holmer et al., 2008a, 2011; Balthasar et al., 2009; Skovsted et al., 2009b).

Предполагается, что *Linguliformea* и *Rhynchonelliformea* могли независимо эволюционировать путем педоморфоза двусторчатой личинки подобных томмотиид (Holmer et al., 2011; Skovsted et al., 2011). Более того, разные классы *Linguliformea* могли произойти от разных томмотид: *Paterinata* от *Eccentrotheca*, а *Lingulata* от *Tannuolina-Micrina* (Larsson et al., 2014). В целом среди ранних брахиопод наблюдается интересная и мозаичная картина: в раковинах представителей большинства древних классов – *Chileata*, *Obolellata*, *Kutorginata*, *Paterinata*, вымерших уже в кембрийском периоде или в раннем палеозое, – сочетаются морфологические и микроструктурные признаки *Linguliformea* и *Rhynchonelliformea* (Ушатинская, 1987, 1998; Popov et al., 1996; Williams et al., 1996; Малаховская, 2008; Balthasar, 2008; Holmer et al., 2009; Zhang et al., 2011) (рис. 1). Еще больше усугубляют разницу между кембрийскими и современными брахиоподами находки ископаемых с сохранившимися органами – ножкой, висцеральной полостью, лофифором: оказывается при почти полном подобии раковин древнейших и современных лингулят их

внутреннее устройство сильно разнилось, а положение ножки и строение лохофоров у многих кембрийских брахиопод не имеют аналогов среди нынешних представителей этой группы, например, у крупных свободно лежащих на дне *Helomedusa* плотно сидящие мерцательные щетинки двумя широкими полукружьями выступают за внешний периметр раковины, как у личинок современных *Lingula* или *Glottidia* (Zhang et al., 2004, 2009, 2011).

Интересно, что две группы томмотид, представленные единственным родом каждая – *Camenella* и *Sunnaginia*, отличаются плотной слоистостью непористых парных (зеркально-симметричных) склеритов, которые, вероятно, располагались на поверхности двустороннесимметричных животных (Skovsted et al., 2009a; Murdock et al., 2012) (рис. 4, б). Значит среди первых Lophotrochozoa были не только сидящие сестенофаги, но и подвижные эпифентосные (иначе зачем им защитный покров?) детритофаги. Вот только дали они начало каким-либо нынешним щупальцевым Lophotrochozoa, или исчезли без следа подобно ханцеллориидам, единственным сидящим древним моллюско-подобным формам?

После находок полного склеритома халькиериид, предполагалось, что эти свободно ползавшие по грунту существа могли быть предками брахиопод, лишь позднее перешедшими к неподвижному образу жизни и утратившими все склериты, кроме двух самых крупных, из которых образовалась двусторчатая раковина с перегибом передне-задней оси (Nielsen, 1991; Cohen et al., 2003; Малахов, 2010). Однако новейшие данные по эмбриональному развитию *Novocrania anomala* (Craniformea) выявили, что во время метаморфоза ее личинка лежит на брюшной стороне, закрепившись кончиком задней личиночной лопасти, которая при этом подворачивается на брюшную сторону, а передняя личиночная лопасть образует спинную лопасть мантии и выделяет спинную створку; развитие брюшной створки запаздывает, и в итоге она образуется брюшной лопастью мантии (Altenburger et al., 2013). Благодаря тому, что в лагерштеттах у брахиопод сохраняется кишечный тракт, видно, что в самых разных группах этот орган имел U-образную форму (Zhang et al., 2004, 2009), и, как указывают палеонтологические данные, брахиоподы могли произойти от сидящих томмотид, представлявших собой архаичную группу Lophotrochozoa.

Из сидящих трубчатых томмотид, подобных *Eccentrotheca*, выводят и форонид (Skovsted et al., 2011). Бальтасар и Баттерфилд (Balthasar,

Butterfield, 2009) предлагают другой путь происхождения форонид – от кембрийских брахиопод с неминерализированной, хитиновой раковиной, вроде *Lingulosacculina*, за счет миниатюризации органов, которые у форонид имеют вполне брахиоподовое устройство: дермальная мускулатура; U-образный кишечный тракт; боковые мезентерии, несущие гонады; задний вырост целомической полости, используемый для зажоривания в грунте. Однако размеры всех этих органов сильно редуцированы, а щетинки отсутствуют. Можно было бы вывести на основе исходно брахиоподовой конструкции и мшанок, как клональных модульных потомков томмотид, утративших фосфатный скелет: обильные первичнофосфатные формы существовали в начале раннекембрийской эпохи, пока океан отличался повышенным содержанием фосфата (Cook, Shergold, 1984). Однако мшанки впервые появляются в позднекембрийскую эпоху с характерным для этого времени скелетом низкомагнезиальнокальцитового состава (Landing et al., 2010), что может указывать на их происхождение от каких-то бесскелетных форм. Молекулярные данные предполагают единство брахиопод, форонид и мшанок как Lophophorata и гомологию у них лохофора, несмотря на некоторые различия в деталях его строения (Nesnidal et al., 2013).

Еще один представитель раннекембрийских Lophotrochozoa со слабо фосфатизированным склеритом – *Cotyledion* из Ченцзяна – имеет гибкую ножку, чашечку, U-образный кишечник с щелевидным ротовым отверстием на одном конце и порошицей на другом, окруженными венчиком из 30 щупалец; т.е. всем своим обликом это ископаемое напоминает камптозоа (Zhang et al., 2013) (рис. 1). Только размер у него значительно крупнее, чем у любых современных камптозоев (5.5 см против 1 см), а чашечка покрыта округлыми склеритами. Авторы этого вида не исключают, что камптозои сформировались при упрощении первичного набора органов у подобных крупных организмов. Сами склериты напоминают мобергеллид – округлые фосфатные плоские раковинки со слоистым строением, несколько похожие на личиночные раковины брахиопод.

Среди кембрийских Lophotrochozoa следует назвать еще три представительные группы: хиолиты, которые в сильно обедненном, по сравнению с кембрийским, составе дожили до пермского периода, ранне-среднекембрийские стенотекоиды и раннекембрийские сифоноконхи. Хиолиты и стенотекоиды, судя по микроструктуре раковин, были ближе к моллюскам (Kouchinsky,

2000; Feng et al., 2001; Martí Mus, Bergström, 2007; Zhuravlev, Wood, 2008), но значительно отличались от последних общим планом строения и поэтому были даже выделены в отдельные типы – *Hyolitha* и *Stenothecata* (Runnegar et al., 1975; Сысоев, 1976; Розов, 1984). Раковина настоящих хиолитов состояла из крупной конической створки и крышечки, а также из двух тонких логарифмически изогнутых боковых прилатков, сочлененных с крышечкой. Учитывая сложную систему мускульных отпечатков на крышечке, она служила не только для плотного замыкания раковины, слегка втягиваясь в коническую створку, но и для управления мускулатурой прилатков. Сочетание крылечки с прилатками исключает у хиолитов наличие мускулистой ноги: лежа на дне и опираясь на прилатки, они, вероятно, лишь слегка меняли свое положение в направлении придонного течения для вылавливания взвеси с помощью мантийного шлейфа или подобия лофофора, на что указывают находки скоплений ориентированных раковин хиолитов в прижизненном положении на поверхности напластования (Kruse et al., 1995). Другие хиолиты – ортотеки – не имеют прилатков и чаще всего встречаются в грунте в вертикальном положении. Иногда у зрелых ортотек, благодаря фосфатизации, сохраняется кишечный тракт, состоящий из прямого (переднего?) и складчатого (заднего?) отделов, как у сипункулид; у хиолитов и ювенильных ортотек оба отдела кишечника – прямые (Devaere et al., 2014). Стенотекоиды были двусторчатыми организмами, внешне больше похожими на брахиопод, чем на двусторчатых моллюсков, но с сериально расположенным парными мускульными отпечатками, как у моноплакофор. Третью, менее известную группу, кембрийских лофотрохозойных “двусторок” представляет класс *Siphonoconcha*, или *Tianzhushanellidae*: по симметрии раковины они напоминают брахиопод, но с необычным подразделением на “ушастую” и “сифональную” створки, сочленявшиеся благодаря простому зубному аппарату (Пархаев, 1998). Все эти группы, вероятно, представляют раннюю радиацию *Lophotrochozoa*.

Современные *Lophotrochozoa* в целом также сохранили немного синапоморфий. К важнейшим из них следует отнести спиральное детерминативное дробление с обособлением микромера *4d*, возникающего на стадии 64 клеток, который затем равномерно делится с образованием зачатка двусторонне-симметричной целомической мезодермы (кольчачные черви, сипункулиды, эхиуриды, мизостомиды, немертины, камптозои, форониды и моллюски; утрачено у брахиопод и мшанок, но

развито у скребней и плоских червей) и планктотрофную личинку – трохофору с предротовым венчиком ресничек – прототрохом, парой протонефридиев, ресничным султаном и теменной пластинкой, которая при метаморфозе погружается под покровы и образует головной мозг (кольчачные черви, сипункулиды, эхиуриды, мизостомиды, камптозои, форониды, мшанки, циклофоры и моллюски; у немертин и брахиопод наблюдаются только клеточные гомологи прототроха; трохофора считается утраченной у головоногих моллюсков и поясковых червей) (Funch, 1996; Rouse, 1999; Maslakova et al., 2004; Lambert, 2010; Meyer et al., 2010; Gline et al., 2011; Pennerstorfer, Scholz, 2012). Среди синапоморфий *Lophotrochozoa*, фиксируемых в ископаемой летописи, следует отметить скелетные микроструктуры, о чем говорилось выше, и хитиновые (β - или γ -хитин) щетинки, выделяемые в мешковидных впячиваниях кутикулы крупными эпителиальными клетками – хетобластами с микроворсинками, следы которых остаются в виде капилляров (кольчачные черви, мизостомиды, брахиоподы, полиплакофоры и ювенильные головоногие моллюски, а также мшанки, у которых гомологом щетинок являются зубцы жевательного желудка) (Eibye-Jacobsen, 2004; Giribet et al., 2009).

И многие другие

Известны из кембрийских отложений также щетинкочелюстные и гребневики. Последние захораниваются исключительно в лагерштеттах и мало чем отличаются от современных форм по общему плану строения, хотя некоторые из них имеют иное число рядов гребных пластинок (Conway Morris, Collins, 1996; Chen, Zhou, 1997) (рис. 1). Наиболее интересной находкой является *Maotianoascis*, представленный как взрослыми, так и эмбриональными формами: это радиально-симметричный организм с 8 рядами гребных пластинок, лишенный щупалец и тем самым похожий на современных *Beroidea* (Chen et al., 2007).

Как полноценные отпечатки щетинкочелюстные встречаются исключительно редко (Chen, Huang, 2002; Vannier et al., 2007) (рис. 1), но их фосфатизированный зубной аппарат, известный как протоконодонты (*Protohertzina*), широко распространен с самых базальных слоев кембрийской системы. От настоящих конодонтов и других хордовых протоконодонты хорошо отличаются микроструктурой, характерной для элементов скелета, которые секретируются на поверхности эпителия, а не в складке эпидермиса, и тем, что часто сохраняются в виде парных агрегатов из нескольких морфологически однородных зубчиков

(Bengtson, 1983; Szaniawski, 2002). Раннее появление щетинкочелюстных в ископаемой летописи вполне сочетается с их положением как сестринской группы ко всем первичноротым в молекулярных филогенетических схемах (Halanych, 2004) и уникальным геномом (Marlétaz et al., 2008).

Вряд ли даже в самых лучших из кембрийских лагерштеттов стоит ожидать находок циклиофор, ортонектид, бескишечных турбеллярий или других групп, лишенных каких-либо жестких структур. Летопись тех из них, которые освоили сушу, начинается в середине мезозойской эры с появлением смолоносных голосеменных деревьев (в янтарях). Иногда, без особого успеха, вычислить присутствие подобных организмов пытаются по наличию характерных повреждений в скелетах трилобитов, морских лилий и других обитателей древних морей, но опять же лишь тех из них, которые перешли к паразитическому образу жизни.

Правда, остался еще ряд “неопознанных объектов” – известковые спирально-закрученные раковинки крибрициат, конические раковины солтерелл с чередующимися агглютинированными и секретируемыми слоями, отпечатки медузоподобных парапсонемид с U-образной кишкой и окружающими ротовое отверстие щупальцами, не вписывающиеся пока ни в какую конкретную группу некоторые формы из сланца Бёрджесс и других лагерштеттов (*Amiskwia*, *Dinomischus*, *Odontogriphus*, *Oesia*), но и среди них вряд ли отыщутся турбеллярии или скребни.

В предыдущих разделах было показано, что кембрийские ископаемые, будь то губки, книдарии, головохоботные или колччатые черви, членистононогие, моллюски, брахиоподы, иглокожие или хордовые, не говоря уж о томмотидах или ханцелоридах, не имеют комплекса ключевых признаков, характерных для современных представителей этих типов, а часто и даже для своих ближайших – ордовикских – потомков. Все эти ископаемые представляют собой древние предковые группы или их вымершие ветви. Так, новые методы микроскопии позволили установить, что среди многочисленных кембрийских членистононогих, менее десяти лет назад считавшихся хорошими примерами терминальных групп ракообразных – жаброногих и листоногих раков (*Isoxys*, *Canadaspis*, *Rehbachiella*), остракод (брадорииды, фосфатокопиды), нет ни одной формы с таким набором конечностей, что ее можно было бы без труда отнести к какому-либо конкретному классу ракообразных или хотя бы определить как несомненных *Mandibulata*: у них могут быть развиты гигантские хватательные конечности

на месте антенн; гипостома, с которой сочленяется передняя пара конечностей; могут полностью отсутствовать эпиподиты, как специализированные для дыхания и осморегуляции органы, а все головные придатки быть однотипными, не отличимыми от ходных конечностей и т. д. (Stein et al., 2008; Maas et al., 2009; Vannier et al., 2009; Haug et al., 2010, 2012; Legg et al., 2012, 2013).

Удивительные данные по организации нервной системы у древнейших членистононогих удалось получить при исследовании наиболее массовых ченцзянских окаменелостей – *Fuxianhuia* и *Alalcomenaeus*: при совмещении рентгеноспектральной компьютерной томографии и флуоресцентной микроскопии вырисовалась карта распределения железа и других химических элементов в глинистых минералах, заместивших мягкие ткани, которая точно выявила тончайшие детали нервной системы вплоть до зрительных нервов и нервных волокон, ведущих от разных частей мозга к конечностям (Ma et al., 2012; Tanaka et al., 2013). И оказалось, что *Fuxianhuia*, которую все кладистические схемы размещали и продолжают размещать в основании ветви хелицеровых (Chen et al., 1995b; Wills, 1995; Legg et al., 2012, 2013), имела нервную систему, организованную, как у *Mandibulata*. Нервная система *Alalcomenaeus* более похожа на таковую хелицеровых, хотя передняя пара конечностей его головного отдела напоминает вторую пару конечностей грудного сегмента у раков-богомолов.

Несмотря на все свои странности, эдиакарские и раннекембрийские организмы – совсем не “беспомощные монстры” и даже не вариации “архаичного разнообразия”, а мир, приспособленный к определенным условиям, которые к тому же существенно изменились на протяжении кембрийского периода: от морей с низким содержанием кислорода в придонных водах до хорошо аэрированных водных масс, просеянных пеллетным конвейером; от холодной эпохи к теплой; от почти девственных грунтов, где привольно себя чувствовали малоподвижные и слабоприкрепленные фильтраторы, до сильно биотурбированных осадков (субстратная революция); от небольшого числа медленных хищников до огромного разнообразия активных бентосных и нектонных предшественников. Так по завершении кембрийского “взрыва” произошла “Великая Ордовикская революция”. Всего же за короткий, в геологическом смысле, временной отрезок в 80 млн лет – с середины эдиакарского до начала ордовикского периода – мир многоклеточных организмов значительно обновилась четырежды: позднеэдиакарская,

раннекембрийская, средне-позднекембрийская и сложившаяся в ордовикском периоде палеозойская биоты отличались друг от друга ничуть не меньше, чем палеозойская биота от мезо-кайнозойской, просуществовавших примерно по 250 млн лет каждая.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ: ДОЛГАЯ ПРЕЛЮДИЯ КЕМБРИЙСКОГО “ВЗРЫВА”

Многие гипотезы о развитии на Земле органического мира грешат отсутствием привязки эволюционных событий к конкретным условиям; все происходит как бы в вакууме. В некоторых публикациях о кембрийском периоде приходилось сталкиваться с указаниями, что скелет Ecdysozoa сформировался у животных, обитавших на литорали, наполовину погрузившихся в водную среду, а прибрежные участки морей были занесены песками из-за плащевого сноса с голой, безлесной суши. На самом деле все первые Ecdysozoa и другие животные жили в нормально-морских сублиторальных условиях (Burzin et al., 2001, figs 10.3, 10.4), и минеральный скелет в разных группах, даже в пределах Ecdysozoa, формировался независимо, в разное время и в каждой группе полностью отражает химический состав океанических вод текущей эпохи (Zhuravlev, Wood, 2008; Maloof et al., 2010a; Kouchinsky et al., 2012). Именно с сублиторали началась экспансия животных сначала на литораль, а затем на суши (Mángano et al., 2014). А мощные песчаные толщи начали отлагаться к концу девонского периода как раз с появлением лесов и микоризы – сильнейшего деструктивного для горных пород фактора (Bonneville et al., 2009; Davies, Gibling, 2010).

В какой-то степени без привязки ко времени и месту Нильсен (Nielsen, 2012, 2013, р. 171) развивает гипотезу о первичности голопелагического организма с ресничками, восходящую к идеи гастреи Геккеля, полагая, что “...данные ископаемой летописи... и генетики не представляют непосредственных свидетельств о жизненном цикле предковых Eumetazoa”. Согласно этой, “достроенной”, гипотезе, к голопелагической гастре, сохранившейся в виде планктотрофной личинки, в разных ветвях Eumetazoa независимо достроилась бентосная стадия. Противоположная, “вставочная”, гипотеза подразумевает первичность бентосной формы с последующим независимым многократным появлением и вставкой планктотрофной личинки в жизненный цикл.

Нильсен исходит из сравнительного анализа эмбриологии и морфологии современных

представителей различных типов Eumetazoa (меловые морские ежи, служащие ему одной из иллюстраций, – это тоже современная группа, не имеющая отношения к первичной эволюции Eumetazoa и даже иглокожих) и из предпосылки, что для независимого многократного появления планктотрофной личинки не было никаких адаптационных предпосылок. Наверное, такое представление не вполне корректно, хотя бы потому что древние организмы далеко не идентичны современным родственникам и по морфологии, и по образу жизни, и, вероятно, по характеру эмбрионального развития. Скажем, протоконх у кембрийских моллюсков и некоторых других Lophotrochozoa был крупнее, чем у более поздних форм, обладающих планктотрофной личинкой, и, значит, указывает на их принадлежность к бентосу (Nützel et al., 2007; Runnegar, 2007). Брахиоподы с личиночной раковиной, которая могла бы быть планктонной, появляются в середине – конце кембрийского периода (Popov et al., 2012).

Ископаемая летопись представляет несколько независимых линий доказательств того, что планктотрофная личинка была достаточно поздним приобретением многоклеточных животных, даже если отбросить наличие большого числа ископаемых эмбрионов с прямым развитием при отсутствии и планктотрофных, и лецитотрофных личинок (Donoghue et al., 2006). Причем прямое развитие наблюдается не только у эмбрионов кембрийских Ecdysozoa, но у одновозрастных эмбрионов книдарий и гребневиков (Kouchinsky et al., 1999; Dong et al., 2013).

Кроме того, планктонное и нектонное сообщество с участием многоклеточных животных сложились только во второй половине кембрийского – ордовикском периодах, о чем говорит и морфологический анализ плана строения конкретных организмов, и количественный анализ трофических группировок, и такие важные и независимые улики, как биомаркеры, указывающие на время “запуска” пеллетного конвейера, т.е. на время формирования планктонного сообщества (Signor, Vermeij, 1994; Logan et al., 1995; Rigby, Milsom, 2000; Butterfield, 2001; Zhuravlev, 2001b; Vannier et al., 2007; Пономаренко, 2008). В целом среди 4367 родов кембрийских ископаемых 77% составляет подвижный бентос и нектон (моллюски – 308; халькиерииды и др. примитивные подвижные Lophotrochozoa – 180; трилобиты – 2408; брадорииды и фосфатокопиды – 168; членистоногие с неминерализированным скелетом – 118; гребневики, головохоботные и кольчатые черви, ксенузии, аномалокариды, парапсонемиды,

гемихордовые и хордовые – 102; конодонтофориды и щетинкочелюстные – 73) и 23% – прикрепленный и мало подвижный бентос (археоциаты и радиоциаты – 309, крибрициаты – 30; коралломорфы – 32; стенотекоиды – 16; брахиоподы – 233; хиолиты – 78; ортотеки – 77; сабеллидитиды – 6; хиолитгельминты, томмотииды и др. примитивные сидячие *Lophotrochozoa* – 105; иглокожие – 76, граптолиты и птеробранхии – 48) (Журавлев, 2001). Если же рассматривать события поэтапно, то в первой половине кембрийского периода доля сидячих и малоподвижных форм составляла около 50%, а к середине периода уменьшилась до 20%, а доля подвижных нектонных форм на том же интервале возросла с 5 до 20% (Wood, Zhuravlev, 2012). Аналогичные цифры получаются при сравнительном анализе биообъемов ранне- и среднекембрийских сообществ: доля особей видов, ведущих планктонный или нектонный образ жизни, возрастает только в среднекембрийскую эпоху (Conway Morris, 1986; Ivantsov et al., 2005; Caron, Jackson, 2006; Dornbos, Chen, 2008; Zhao et al., 2013).

Во-вторых, раннекембрийская эпоха отличается аномально высоким провинциализмом морских фаун, который не имел аналогов за всю последующую фанерозойскую историю Земли, даже во времена наиболее мощных регрессий, ведущих к образованию многочисленных изолированных бассейнов. А показатели β -разнообразия (разница видового и родового состава соседних палеосообществ) достигали таких же величин, как показатели γ -разнообразия (разница родового состава между соседними палеопровинциями; видовой состав не совпадал полностью) (Zhuravlev, Naimark, 2005). [Такая же картина наблюдалась в эдиакарском периоде, хотя описана на сегодня только на качественном уровне – строгая приверженность определенных палеосообществ к региональным фациальным комплексам (Grazhdankin, 2004; Laflamme et al., 2013).] Исключительно высокий провинциализм наблюдается даже среди ископаемых следов, хотя, казалось бы, ничто не мешало параллельному развитию сходных форм поведения в разных группах, как это было во все последующие эпохи (Jensen et al., 2013). Вряд ли подобная ситуация могла сложиться, если бы раннекембрийские организмы имели планктонную стадию развития.

Что касается причин появления планктотрофной личинки, то важнейшая из них была субстратная революция, о развитии которой мы можем судить по ископаемым следам – особой группе палеонтологических объектов. Во многих

случаях следы трудно привязать к каким-то конкретным организмам, но, благодаря их изучению, можно представить общие тенденции в эволюции поведения, а в некоторых случаях и указать на первое появление отдельных групп. Считалось, например, что первые двусторонне-симметричные следы несомненно указывают на присутствие Bilateria. Однако подобные дорожки оставляют и морские одноклеточные, вероятно, Rhizaria (Matz et al., 2008). В любом случае, следы, которые можно связать с какими-то действиями Bilateria, вроде простых синусоидальных *Helminthoidichnites*, появились лишь к концу эдиакарского периода, позднее вендобионтов. Взрывная диверсификация следов Bilateria началась в кембрийском периоде, шла параллельно с диверсификацией скелетных организмов и привела к формированию развитого, многоярусного и разнопланового инфаунного сообщества (Федонкин, 1985; Drosler, Li, 2001; Crimes, 2001; Gámez Vintaned, Liñán, 2007). Напомню, что все эти события происходили в нормально-морских условиях сублиторали, откуда только к середине кембрийского периода биотурбаторы распространились как на мелководье, вплоть до периодически осушаемой литорали, так и в сторону материкового склона. Резкое повышение темпов и объемов биотурбации – в 6 раз к концу кембрийского периода – привела к резкому обеднению фауны свободнолежащих и слабоприкрепленных организмов, часть которых, например книдарии, смогла освоить пелагиаль (Wood, Zhuravlev, 2012; Mángano, Buatou, 2014). Это явление было названо субстратной, или агрономической, революцией (Seilacher, Pflüger, 1994; Bottjer et al., 2000). При интенсивной постоянной переработке грунта выживать на дне личинки уже так просто не могли, а новые сообщества, где возможно было закрепление и выживание личинок – хардграунды и рокграунды, еще не сложились (Vermeij, 1990; Zhuravlev, Wood, 2008).

Если говорить о генетике, то действие транскрипционных факторов и экспрессия различных комплексов регуляторных генов в личиночном развитии моллюсков, иглокожих и ряда других групп как раз указывает на независимое и неоднократное происхождение планктотрофной личинки и ее важнейших органов (теменная пластинка, прототрох/неотрох) в различных группах Bilateria (Sly et al., 2003; Dunn et al., 2007; Raff, 2008; Nakano et al., 2013). Даже весьма похожие личинки хордовых и Ambulacralia появились, судя по последовательности экспрессии генов, независимо (Lacalli, 2005; Swalla, Smith, 2008).

Наоборот, совокупность данных по сравнительной морфологии и эмбриологии, молекулярно-филогенетическому анализу, в том числе сопоставление полных геномов и последовательности экспрессии генов *Hox*-комплекса, позволяет предполагать, что предками Bilateria были не просто двусторонне-симметричные животные, но трехслойные (с мускульными клетками мезодермального происхождения), вероятно сериально-организованные формы с отчетливой передне-задней и дорсо-вентральной полярностями и со сгущением нервных клеток в головной части (Balavoine, Adoutte, 2003; Prud'homme et al., 2003; Малахов, 2004, 2010; Finnerty et al., 2004; Boero et al., 2007; Gabriel, Goldstein, 2007; Arendt et al., 2008; Prpic, 2008; Williams et al., 2012; Chesebro et al., 2013; Janssen, Budd, 2013). Так, гребневики обладают несколькими типами мезодермальных клеток (мускульные, мезенхимальные и др.) и отделились от прочих Metazoa до разделения Cnidaria и Bilateria; и если мезодерма Ctenophora действительно гомологична таковой Bilateria, то следует предполагать раннее развитие мезодермы у многоклеточных животных с последующей ее потерей у Cnidaria, Placozoa и, возможно, Porifera (Martindale, Hejnol, 2009). Необходимые для этого гены у губок остались (Conaco et al., 2012; Kerner et al., 2013). Учитывая сходство экспрессии комплекса регуляторных генов, связанных с закладной бластопора, ротового и анального отверстий у Ecdysozoa (приапулиды, некоторые членистоногие), Lophotrochozoa (некоторые моллюски, кольчатые черви и немертины) и собственно Deuterostomia, вторичноротость предполагается исходным планом строения для всех Bilateria (Martín-Durán et al., 2012). Более того, предковые формы Bilateria, вероятно, имели серию парных конечностей (Panganiban et al., 1997; Shubin et al., 1997; Jacobs et al., 2007; Prpic, 2008), скорее всего похожих на щупальца книдарий или гладкие конечности некоторых ксенузий.

И действительно, скелетные остатки сидячих Lophotrochozoa, которые могли быть предками брахиопод и других щупальцевых (троммотииды), начинают встречаться в ископаемой летописи позднее остатков подвижных Lophotrochozoa – моллюсков и халькиериид (Zhuravlev, Wood, 2008; Maloof et al., 2010a; Kouchinsky et al., 2012). Даже современные брахиоподы сохраняют некоторые черты метамерии – три туловищных сегмента (Малахов, Кузьмина, 2006), равно как и форониды, у которых выделяются два таких сегмента (Темерева, Малахов, 2006). Среди Ecdysozoa самой древней группой оказываются

Xenusia с сериально расположеннымными конечностями, обладающие исходным планом строения как для головохоботных червей, с одной стороны, так и для тихоходок, онихофор и членистоногих – с другой (Gámez Vintaned et al., 2011; Caron et al., 2013b). Ископаемая летопись хордовых и иглокожих опять же начинается с двусторонне-симметричных организмов, обладающих сериальной организацией ряда органов, например, жаберного аппарата (Shu et al., 2003b; Zamora et al., 2013).

С учетом данных по эволюции комплекса регуляторных генов (Schierwater, DeSalle, 2001), клеток зародышевой линии (Buss, 1987; Blackstone, Jasker, 2003; Extavour, 2007) и особенностям либоночного развития (Blackstone, 2009) можно предполагать независимую эволюцию двусторонне-симметричных и прочих многоклеточных животных, которая сопровождалась параллельным обретением ряда структур в обеих группах. Этими факторами, вероятно, и объясняется практически одновременное появление в ископаемой летописи и параллельная взрывная диверсификация губок, книдарий, гребневиков и Bilateria как в виде скелетных и “мягкотелых” остатков, так и в виде следов.

Мог ли кембрийский “взрыв” произойти в действительности или это лишь эпифеномен, предопределенный изменениями в характере осадконакопления на переходе от крипто- к фанерозою? Сам “взрыв”, как уже говорилось, “грел” отнюдь не считанные секунды и даже не первые миллионы лет: если взять за точку отсчета появление первых скелетных Metazoa (*Namacalathus*) и следов, возможно, принадлежащих Bilateria, – 555 млн лет назад, то до формирования всего комплекса Metazoa, даже без учета мшанок и отсутствующих в ископаемой летописи групп (последними в скелетном виде возникли иглокожие – около 515 млн лет назад), получится 40 млн лет – срок немаленький. Но как бы просто ни выглядели эдиакарские и раннекембрийские Metazoa, это уже были достаточно развитые животные со сложным генетическим аппаратом, на сборку которого требовалось длительное время. И если мы не находим явных предшественников этих организмов, не мог ли генетический аппарат совершенствоваться независимо от них?

Действительно, комплекс ключевых генов Metazoa, задействованных в эмбриональном развитии, половой репродукции и апоптозе, а именно, отвечающих за факторы регуляции транскрипции (*Brachury*, *RUNX*), склеивание и поляризацию клеток в тканях (гены, синтезирующие катенины, ламины, кадхерины

и интегрины), коммуникативные межклеточные системы (анцестральный комплекс *Notch*-системы), клеточную дифференциацию (гены, синтезирующие тирокиназы), а также гены, производящие нейромедиаторы (нейропептиды), есть у *Choanoflagellata*, *Ichthyosporea* (*Creolimax*, *Sphaeroforma*), *Filasterea* (*Capsaspora*, *Ministeria*), *Chytridiomycota*, являющихся базальной ветвью грибов, и *Apusozoa* (*Amastigomas*), причем у грибов и воротничковых жгутиконосцев часть этого генного комплекса (от 30 до 50%) могла быть вторично утрачена (Nichols et al., 2010; Sebé-Pedrós et al., 2010; Fairclough et al., 2013; Suga et al., 2013; Suga, Ruiz-Trillo, 2013) (рис. 1). Этот генный комплекс включается на стадии образования колоний и служит, например, для синхронизации деления клеток, а также задействован в митозе и секреции белков, необходимых для построения тубулинового цитоскелета, чему активно способствует альтернативный сплайсинг метазойного типа (такой сплайсинг обеспечивает синтез разных белков на основе одного и того же гена, что определяет рост разнообразия белков и усложнению генной регуляции) (Sebé-Pedrós et al., 2013). За исключением *Apusozoa*, все эти организмы принадлежат к одноклеточным, способным образовывать колонии *Opisthokonta*, которые занимают базальное положение по отношению к *Metazoa* (*Chytridiomycota* к остальным грибам), а *Apusozoa*, возможно, представляет собой потомков исходной для всех *Opisthokonta* группы и являются группой, промежуточной между этими организмами и *Amoebozoa*. Последних по молекулярным данным и структуре органелл рассматривают как сестринскую группу *Opisthokonta* и объединяют вместе в *Unikonta* (Baldauf, 2008; Eme et al., 2011; Torruella et al., 2012).

Вполне вероятно, что генный комплекс *Metazoa* начал формироваться еще до появления *Opisthokonta*: у *Dictyostelia* (прежде относимых к классу *Acrasiomycetes* в отделе *Мухомycota*), наиболее изученной группе *Amoebozoa*, обнаружены разнообразные сигнальные молекулы метазойного типа – трансдукторы, атTRACTоры и активаторы, вызывающие агрегацию и дифференциацию клеток, которых может быть до пяти разных типов (Saran et al., 2002; Eichinger et al., 2005; Schaap, 2007), гомеобоксные гены (*Wariai*), отвечающие за формирование передне-задней оси (Han, Firtel, 1998), и белки, родственные α - и β -катенинам и играющие ведущую роль в склеивании и поляризации эпителиальных клеток, синтез которых усиливается во время формирования плодовых тел, в результате чего у *Dictyostelia* образуется

подобие однослоистого эпителия (Dickinson et al., 2011). Важной особенностью слизевиков является то, что их мигрирующие псевдоплазмодии, или агрегаты амебоидных клеток, способны преодолевать геохимические барьеры, непроходимые для одиночных клеток (Kuzdal-Fick et al., 2007). Вполне достаточная причина для эволюции в сторону многоклеточности. Подобная, агрегационная, многоклеточность встречается и среди низших *Opisthokonta*: социальная амеба *Capsaspora*, относящаяся к *Filasterea* – сестринской группе *Choanoflagellata+Metazoa*, и клеточный слизевик *Fonticula* из *Nucleariidae* – сестринской группы *Fungi* (Brown et al., 2009; Sebé-Pedrós et al., 2013).

Если опираться на свидетельства ископаемой летописи эукариот, то, не считая различных “растительных” остатков (*Viridiplantae*, *Stramenopiles*), в отложениях возрастом 1.70–0.55 млрд лет встречаются следы, такие как *Horodyskia* [их первоначально отождествляли с колониями гидроидов, связанных столонами (Fedonkin, Yochelson, 2002)], *Myxomitodes*, *Gaojiashania* (рис. 1, *Amoebozoa*). Они отличаются от следов двусторонне-симметричных животных по целому ряду признаков: хаотичны (следы *Bilateria* имеют закономерный рисунок; Федонкин, 1985), образуют замкнутые петли, раздаиваются, меняются по ширине на протяжении одного следа и могут переходить в цепочки шаровидных структур (Bengtson et al., 2007; Zhuravlev et al., 2009; Gámez Vintaned, Zhuravlev, 2013). Минералогический и элементарный состав шаровидных структур и следов также идентичны (Meyer et al., 2012). Подобные следы в лабораторных условиях оставляют мигрирующие псевдоплазмодии *Dictyostelia*, которые в конце жизненного цикла формируют плодовые тела в виде шаровидной головки из спор, одетой твердой оболочкой и сидящей на ножке (Wallraff, Wallraff, 1997; Sternfeld, O’Mara, 2005; Bonner, 2006). Другая ветвь *Amoebozoa* – лобозные амебы – существует не менее 0.8–0.7 млрд лет и представлена в ископаемой летописи раковинками *Melanocryillum* и сходных форм (Porter, 2006).

Примерно с уровня 1.0 млрд лет в ископаемой летописи начинают встречаться грибы, распознаваемые по гифам с септами или по наличию на одном субстрате ряда форм, образующих характерный для грибов жизненный цикл (Бурзин, 1993; Javaux, Marshal, 2006; Porter, 2006; Наговицын, 2008; Butterfield, 2009; Герман, Подковыров, 2010) (рис. 1). Первые из них относят к *Ascomycota*, вторые к *Chytridiomycota*, хотя отождествить их с конкретными современными группами непросто.

0.58 млрд лет назад появляются первые вендоионты – нечто среднее между многоклеточными грибами и животными на ветви Opisthokonta: жесткая конструкция с фрактальной системой каналов, пригодной для осмотрофии как над поверхностью осадка, так и в грунте (рис. 1, Vendobionta). Вероятно, к концу эдиакарского периода (не позднее 0.55 млрд лет назад) у предков многоклеточных животных окончательно сформировался весь метазойный генный комплекс, что и предопределило кембрийскую диверсификацию. Поэтому мы и видим почти одновременное появление примитивных представителей Ecdysozoa (ксенузии, аномалокарииды, древние головохоботные черви и членистоногие, позднее – тихоходки, пантоподы и пятиустки), Lophotrochozoa (тommотииды, халькиерииды и другие целосклеритофоры, хиолиты, стенотекоиды, сифоноконхи, древние моллюски, брахиоподы, кольчатые черви и, возможно, камптозои, позднее – мшанки), Deuterostomia (древние группы иглокожих, гемихордовых и хордовых), Ctenophora, Calcarea и Silicea (археоциаты, гетерактиниды и др.), Cnidaria (коралломорфы, гексаконулярии, хиолитгельминты, позднее – конулярии и медузиоиды) и Chaetognatha (протоконодонты) и взрывной рост их разнообразия (рис. 1).

Правда, такая последовательность событий не очень согласуется с ходом молекулярных часов. Впрочем, на точность молекулярных часов влияет неравномерность скорости молекулярной эволюции в различных группах, выбранные способы статистической обработки первичных данных и многие другие допущения из области молекулярной биологии и систематические погрешности (Ayala et al., 1998; Bromham, 2003). Поэтому существуют очень разные варианты молекулярной истории Bilateria – от длительной и скрытой, т.е. не отраженной в ископаемой летописи, до очень близкой к последовательности появления различных групп организмов в земных слоях, изложенной здесь (Aris-Brosou, Yang, 2003; Peterson et al., 2004; Cartwright, Collins, 2007; Chernikova et al., 2011; Rota-Stabelli et al., 2013).

Примирить реальную ископаемую летопись с предполагаемой последовательностью событий, полученной на кончике пипетки, пытаются с помощью гипотетических предков многоклеточных животных, которые не могли сохраниться в ископаемом виде – та же гастрея. Если учесть, что планктотрофная личинка была поздним приобретением Metazoa, крупные планктонные и нектонные формы в самом начале кембрийского периода не существовали, а все ископаемые эмбрионы

принадлежат животным с прямым развитием, то гипотеза предка, подобного гастре, оказывается маловероятной. Более привлекательной представляется идея синзооспоры А.А. Захваткина (1949) в развитии К.В. Михайлова с коллегами (Mikhailov et al., 2009, p. 764): многоклеточное животное появилось в результате "...эволюционного перехода от клеточной дифференциации во времени к клеточной дифференциации в пространстве" – интеграции нескольких клеточных типов, существовавших у предковой формы на последовательных стадиях жизненного цикла, в единый многоклеточный организм-фильтратор, исходный для всех Metazoa.

Однако у специализированных планктонных фильтраторов – воротничковых жгутиконосцев, которые могли бы послужить исходной группой для Metazoa, согласно этой гипотезе, – ряд важных генных комплексов уже утерян, деление клеток при образовании колонии не синхронизировано, да и воротничково-жгутиковые клетки губок возникают в эмбриогенезе на основе иных клеток, т.е. не гомологичны таковым Choanoflagellata (Maldonado, 2004; Carr et al., 2008; Fairclough et al., 2010, 2013; Sebé-Pedrós et al., 2010; Suga et al., 2013).

Так что от предкового фильтратора придется отказаться и перевести весь жизненный цикл в "партер", т.е. на поверхность осадка, где все происходит у слизевиков. Подобные им организмы и оставляли следы на поверхности морского осадка 1.70–0.55 млрд лет назад. Более того, единственным свидетельством присутствия настоящих Metazoa, причем Bilateria, в "до-Кембрии" (конец эдиакарского периода, < 0.55 млрд лет назад) являются опять же морские ископаемые следы, среди которых встречаются вертикальные норки, горизонтальные тоннели и следовые дорожки на поверхности (Gámez Vintaned, Liñán, 2007; Chen et al., 2013). Особенно интересны последние, поскольку они представляют собой два параллельных ряда ямок или царапин, и так как между ними отсутствует след волочения тела, можно предполагать, что по осадку двигался организм с конечностями.

Чтобы получить из условного "слизевика" – подвижного агрегата амеб – настоящий многоклеточный организм, достаточно, чтобы ряд механизмов, включающихся на стадии формирования плодового тела – дифференциация клеточных типов, образование эпителия и созревание гамет, заработали бы на питающейся подвижной стадии в виде "слизевика" с гаметами. Одновременно такое совмещение двух жизненных стадий

положило бы начало сборке в единое целое метазойного генома на основе сохранения генетических регуляторов, имеющихся в клетках разного типа. У одноклеточных Opisthokonta и Dictyostelia эти регуляторы включаются как раз во время образования колонии. Конечно, у современных низших Opisthokonta образуются и клonalные, и синцитиальные колонии, но именно при формировании агрегата амеб включаются комплексы генов, отвечающие за склеивание и поляризацию клеток, и начинается каскад генных преобразований, ведущий к развитию многоклеточности (Sebé-Pedrós et al., 2013).

Интересно, что вендобионты вполне могли сохранить жизненный цикл, подобный жизненному циклу Dictyostelia. Из ископаемых вендобионтов, собранных в одном и том же местонахождении (формация Трепасси, Юго-Восточный Ньюфаундленд), выстраивается замкнутый цикл, представленный разными по образу жизни и размеру, но одинаковыми в деталях строения формами: вееретеновидный свободно лежащий или даже подвижный *Fractofusus* – сидячая листовидная форма без ножки *Bradgatia* – такая же форма на ножке *Charnia masoni*, вырастающая в крупноразмерную (до 1 м высотой) *Charnia grandis* с развитым прикрепительным диском (Brasier, Antcliffe, 2004) (рис. 1, Vendobionta). Они, действительно, могли представлять вымершую промежуточную ветвь Opisthokonta, не будучи ни грибами, ни животными. И если животные – это возможные потомки организма, напоминающего мигрирующего слизевика, то грибы – его плодовой стадии. Ведь был же у всех нас – Unikonta – общий предок?

Выражаю огромную благодарность рецензентам за конструктивную критику и познавательные замечания и художнику Всеходу Абрамову – за творческое воплощение авторских идей. Поддержано собственным любопытством и благожелательным отношением к ситуации коллектива “National Geographic Россия”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсов И.С.*, 2012. Об эволюции онтогенеза наружнораковинных цефалопод / Под ред. Леоновой Т.Б., Барсова И.С., Митты В.В. Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 3. М.: ПИН РАН. С. 29–34.
- Барсов И.С., Москаленко Т.В., Старостина Л.П.*, 1978. Новые доказательства принадлежности конодонтофорид к хордовым // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 53. № 5. С. 158–161.
- Бурзин М.Б.*, 1993. Древнейший хитридиомицет (*Mycota, Chytridiomycetes incertae sedis*) из верхнего венда Восточно-Европейской платформы / Под ред. Соколова Б.С., Ивановского А.Б. Фауна и экосистемы геологического прошлого. М.: Наука. С. 21–33.
- Вологдин А.Г., Маслов А.Б.*, 1960. О новой группе ископаемых организмов из низов юдомской свиты Сибирской платформы // Докл. АН СССР. Т. 134. № 3. С. 691–693.
- Герман Т.Н., Подковыров В.Н.*, 2010. Найдки верхне-рифейских гетеротрофов в лахандинской серии Сибири // Палеонтол. журн. № 4. С. 15–23.
- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И.*, 1988. Вопросы филогении и системы переднежаберных брюхоногих моллюсков / Под ред. Скарлато О.А. Систематика и фауна брюхоногих, двустворчатых и головоногих моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР. С. 4–77. (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 176.)
- Журавлев А.Ю.*, 1999. Новый коралл из нижнего кембрия Сибири // Палеонтол. журн. № 5. С. 27–33.
- Журавлев А.Ю.*, 2001. Особенности разнообразия организмов в кембрии / Под ред. Пономаренко А.Г. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 4. М.: ПИН РАН. С. 174–183.
- Захваткин А.А.*, 1949. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М.: Сов. Наука. 394 с.
- Иванцов А.Ю.*, 1990. Новые данные по ультраструктуре сабеллидитид (*Pogonophora?*) // Палеонтол. журн. № 4. С. 125–128.
- Иванцов А.Ю.*, 2004. Новые проартикуляты из вендинских отложений Архангельской области // Палеонтол. журн. № 3. С. 21–26.
- Иванцов А.Ю.*, 2011. Следы питания проартикулят – вендинских многоклеточных животных // Палеонтол. журн. № 3. С. 3–13.
- Иванцов А.Ю., Малаховская Я.Е.*, 2002. Гигантские следы вендинских животных // Докл. АН. Т. 385. № 3. С. 382–386.
- Иванцов А.Ю., Журавлев А.Ю., Красилов В.А. и др.*, 2005. Уникальные синские местонахождения раннекембрийских организмов. Сибирская платформа // Тр. ПИН РАН. Т. 284. М.: Наука. 143 с.
- Любичев А.А.*, 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов: Сб. статей. М.: Наука. 279 с.
- Малахов В.В.*, 1977. Проблема основного плана строения в различных группах вторичноротовых животных // Журн. общ. биологии. Т. 38. № 4. С. 485–499.
- Малахов В.В.*, 1980. *Cephalorhyncha* – новый тип животного царства, объединяющий *Priapulida*, *Kinorhyncha*, *Gordiacea*, и система первично-полостных червей // Зоол. журн. Т. 59. № 4. С. 485–499.

- Малахов В.В.*, 2004. Происхождение билатерально-симметричных животных (Bilateria) // Журн. общ. биологии. Т. 65. № 5. С. 371–388.
- Малахов В.В.*, 2010. Новая система билатерий // Вестн. РАН. Т. 80. № 1. С. 27–44.
- Малахов В.В., Андрианов А.В.*, 1995. Головохоботные (Cephalorhyncha) – новый тип животного царства. КМК Scientific Press. 200 с.
- Малахов В.В., Кузьмина Т.В.*, 2006. О метамерной природе латеральных мезентериев у брахиопод (Brachiopoda) // Докл. АН. Т. 409. № 5. С. 712–714.
- Малаховская Я.Е.*, 2008. Микроструктура стенки раковины рода *Kutorgina Billings* (Brachiopoda, Kuteginida) // Палеонтол. журн. № 5. С. 27–36.
- Марусин В.В., Гражданкин Д.В., Маслов А.В.*, 2011. Редкинский этап эволюции вендских макрофитов // Докл. РАН. Т. 436. № 5. С. 658–664.
- Мельников О.А.*, 1970. Эмбриогенез *Anacanthotermes ahngerianus* (Isoptera, Hodotermitidae), ларвальная сегментация и природа лабрума // Зоол. журн. Т. 49. № 6. С. 838–854.
- Мельников О.А., Еськов К.Ю., Расницын А.П.*, 1992. К проморфологии хелицеровых // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 3. С. 405–416.
- Миссаржевский В.В.*, 1989. Древнейшие скелетные окаменелости и стратиграфия пограничных толщ докембрия и кембрия. М.: Наука. 237 с. (Тр. ГИН АН СССР; Т. 443).
- Наговицын К.Е.*, 2008. Биоразнообразие грибов на границе мезо- и неопротерозоя (лахандинская биота, Восточная Сибирь) // Новости палеонтол. стратигр. Т. 49. Вып. 10–11. С. 147–151.
- Наймарк Е.Б., Иванцов А.Ю.*, 2009. Возрастная изменчивость поздневендских проблематик *Parvancorina Glaessner* // Палеонтол. журн. Т. 43. № 1. С. 14–19.
- Пархаев П.Ю.*, 1998. *Siphonoconcha* – новый класс раннекембрийских двустворчатых моллюсков // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–16.
- Пархаев П.Ю.*, 2004. Новые данные по морфологии раковинной мускулатуры кембрийских гельционеллоидных моллюсков // Палеонтол. журн. № 3. С. 27–29.
- Пархаев П.Ю.*, 2014. Строение раковинной мускулатуры кембрийских брюхоногих моллюсков рода *Benthella* (Gastropoda: Archaeobranchia: Helcionellidae) // Палеонтол. журн. № 1. С. 20–27.
- Пономаренко А.Г.*, 1998. Палеобиология ангиоспермизации // Палеонтол. журн. № 4. С. 3–10.
- Пономаренко А.Г.*, 2004. Артроподизация и ее экологические последствия // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. М.: ПИН РАН. С. 7–22.
- Пономаренко А.Г.*, 2008. Ранние этапы эволюции членистоногих / Под ред. Жерихина В.В., Пономаренко А.Г., Рожнова С.В. М.: КМК Scientific Press. 200 с.
- Пономаренко А.Г., Расницын А.П.*, 2008. Введение в палеоэнтомологию. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 254–279.
- Рожнов С.В.*, 2010. Из венда в кембрий: становление морфологической организации современных типов многоклеточных животных // Онтогенез. Т. 41. № 6. С. 425–437.
- Рожнов С.В.*, 2012. Переднезадняя ось иглокожих и перемещение рта в их историческом и индивидуальном развитии // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 203–212.
- Розов С.Н.*, 1984. Морфология, терминология и систематическое положение стенотекоид / Под ред. Соколова Б.С. Проблематика палеозоя и мезозоя. М.: Наука. С. 177–133 (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 597).
- Сережникова Е.А.*, 2007. *Palaeophragmodictya spinosa* sp. nov. – новый билатеральный седентарный организм из венда Юго-Восточного Беломорья // Палеонтол. журн. № 4. С. 16–24.
- Сережникова Е.А.*, 2013. Базальные структуры вендских организмов: сохранность, строение, морфотипы, возможный морфогенез // Палеонтол. журн. № 3. С. 3–13.
- Сысоев В.А.*, 1976. О систематике и систематическом положении хиолитов / Под ред. Шиманского В.Н. Основные проблемы систематики животных. М.: ПИН АН СССР. С. 28–34.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В.*, 2006. Личинки форониды *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912 (Phoronida) имеют тримерную организацию целома // Докл. РАН. Т. 410. № 3. С. 1–5.
- Ушатинская Г.Т.*, 1987. Необычные беззамковые брахиоподы из нижнего кембрия Монголии // Палеонтол. журн. № 2. С. 62–68.
- Ушатинская Г.Т.*, 1998. “Зубастые” беззамковые брахиоподы из среднего кембрия Сибири и Казахстана // Палеонтол. журн. № 5. С. 38–42.
- Ушатинская Г.Т., Пархаев П.Ю.*, 2005. Сохранение отпечатков и слепков клеток внешнего эпителия мантии в раковинах кембрийских брахиопод, моллюсков и проблематик // Палеонтол. журн. № 3. С. 29–39.
- Федонкин М.А.*, 1983. Органический мир венда // Итоги науки и техники. Стратиграфия Палеонтология. Т. 12. М.: ВИНИТИ. 128 с.
- Федонкин М.А.*, 1985. Палеоихнология вендских Metazoa / Под ред. Соколова Б.С., Ивановского А.Б. Вендская система: Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. Т. 1. Палеонтология. М.: Наука. С. 112–117.
- Федонкин М.А.*, 1987. Бесскелетная фауна венда и ее место в эволюции Metazoa. М.: Наука. 174 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 226).
- Федонкин М.А.*, 2000. Холодная заря животной жизни // Природа. № 9. С. 3–11.

- Фонин В.Д., Смирнова Т.Н., 1967. Новая группа проблематичных раннекембрийских организмов и некоторые методы их препарирования // Палеонтол. журн. № 2. С. 15–27.
- Френд Д., Журавлев А.Ю., Соловьев И.А., 2002. Среднекембрийская *Eldonia* Сибирской платформы // Палеонтол. журн. № 1. С. 22–26.
- Aguinaldo A.M.A., Turbeville J.M., Linford L.S. et al., 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals // Nature. V. 387. № 6632. P. 489–493.
- Aldridge R.J., Briggs D.E.G., 1986. Conodonts // Problematic fossil taxa / Eds Hoffman A., Nitkeki M.H. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 227–239.
- Aldridge R.J., Hou X.-G., Siveter D.J. et al., 2007. The systematics and phylogenetic relationships of vetulicolians // Palaeontology. V. 50. № 1. P. 131–168.
- Aleshin V.V., Milyutina I.A., Kedrova O.S. et al., 1998. Phylogeny of Nematoda and Cephalorhyncha derived from 18S rDNA // J. Mol. Evol. V. 47. № 5. P. 597–605.
- Al-Sawalmih A., Li C., Siegel S. et al., 2008. Microtexture and chitin/calcite orientation relationship in the mineralized exoskeleton of the American lobster // Adv. Funct. Mater. V. 18. № 20. P. 3307–3314.
- Altenburger A., Wanninger A., Holmer L.E., 2013. Metamorphosis in Craniiformea revisited: *Novocrania anomala* shows delayed development of the ventral valve // Zoomorphology. V. 132. № 4. P. 379–387.
- Alwes F., Scholtz G., 2004. Cleavage and gastrulation of the euphausiacean *Meganyctiphanes norvegica* (Crustacea, Malacostraca) // Zoomorphology. V. 123. № 3. P. 125–137.
- Antcliffe J.B., 2013. Questioning the evidence of organic compounds called sponge biomarkers // Palaeontology. V. 56. № 5. P. 917–925.
- Antcliffe J.B., Brasier M.D., 2008. *Charnia* at 50: Developmental models for Ediacaran fronds // Palaeontology. V. 51. № 1. P. 11–26.
- Antcliffe J.B., Callow R.H.T., Brasier M.D., 2011. The origin of sponges: examination of Precambrian metazoan diversifications // Palaeontological Association, 55th Annual Meeting, 17th–20th December, 2011, Plymouth University, Programme and abstracts. Plymouth: Plymouth Univ. P. 15–16.
- Arendt D., Niubler-Jung K., 1994. Inversion of dorsoventral axis? // Nature. V. 371. № 6492. P. 26.
- Arendt D., Denes A.S., Jékely G., Tessmar-Raible K., 2008. The evolution of nervous system centralization // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. V. 363. № 1496. P. 1523–1528.
- Aris-Brosou S., Yang Z., 2003. Bayesian models of episodic evolution support a Late Precambrian explosive diversification of the Metazoa // Mol. Biol. Evol. V. 20. № 12. P. 1947–1954.
- Ayala F.J., Rzhetsky A., Ayala F.J., 1998. Origin of the metazoan phyla: Molecular clocks confirm palaeontological estimates // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 95. № 2. P. 606–611.
- Babcock L.E., Ciampaglio C.N., 2007. Frondose fossil from the Conasauga Formation (Cambrian: Drumian Stage) of Georgia, USA // Mem. Assoc. Australas. Palaeontol. V. 34. P. 555–562.
- Baguñà J., Martínez P., Paps J., Riutort M., 2008. Back in time: a new systematic proposal for the Bilateria // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. V. 363. № 1496. P. 1481–1491.
- Bailey J.V., Joye S.B., Kalanetra K.M. et al., 2007. Evidence of giant sulphur bacteria in Neoproterozoic phosphorites // Nature. V. 445. № 7124. P. 198–201.
- Balavoine G., Adoutte A., 2003. The segmented Urbilateria: A testable scenario // Integr. Comp. Biol. V. 43. № 1. P. 137–147.
- Baldauf S.L., 2008. An overview of the phylogeny and diversity of eukaryotes // J. Syst. Evol. V. 46. № 3. P. 263–273.
- Balthasar U., 2004. Shell structure, ontogeny and affinities of the Lower Cambrian bivalve problematic fossil *Mickwitzia muralensis* Walcott, 1913 // Lethaia. V. 37. № 4. P. 381–400.
- Balthasar U., 2008. *Mumppikia* gen. nov. and the origin of calcitic-shelled brachiopods // Palaeontology. V. 51. № 2. P. 263–279.
- Balthasar U., Butterfield N.J., 2009. Early Cambrian “soft-shelled” brachiopods as possible stem-group phoronids // Acta Paleontol. Pol. V. 54. № 2. P. 307–314.
- Balthasar U., Skovsted C.B., Holmer L.E., Brock G.A., 2009. Homologous skeletal secretion in tommotiids and brachiopods // Geology. V. 37. № 12. P. 1143–1146.
- Bengtson S., 1970. The Lower Cambrian fossil *Tommotia* // Lethaia. V. 3. № 4. P. 363–392.
- Bengtson S., 1983. The early history of the Conodonta // Fossils and Strata. V. 15. P. 5–19.
- Bengtson S., 1992. The cap-shaped Cambrian fossil *Mai-khanella* and the relationship between coeloscleritophorans and molluscs // Lethaia. V. 25. № 4. P. 401–420.
- Bengtson S., Missarzhevsky V.V., 1981. Coeloscleritophora – a major group of enigmatic Cambrian metazoans // Short papers for the Second International Symposium on the Cambrian System 1981 / Ed. Taylor M.E. Boulder, Colorado: U.S. Geol. Surv. P. 19–23. (U.S. Geol. Surv. Open-File Rep. V. 81. № 743).
- Bengtson S., Yue Z., 1997. Fossilized metazoan embryos from the earliest Cambrian // Science. V. 277. № 5343. P. 1645–1648.
- Bengtson S., Hou X., 2001. The integument of Cambrian chancelloriids // Acta Paleontol. Pol. V. 46. № 1. P. 1–22.

- Bengtson S., Budd G., 2004. Comment on ‘Small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian’ // *Science*. V. 306. № 5700. P. 1291a.
- Bengtson S., Rasmussen B., Krapez B., 2007. The Paleoproterozoic megascopic Stirling biota // *Paleobiology*. V. 33. № 3. P. 351–381.
- Bengtson S., Cunningham J.A., Yin C., Donoghue P.C.J., 2012. A merciful death for the “earliest bilaterian”, *Veranimalcula* // *Evol. Dev.* V. 14. № 5. P. 421–427.
- Benito-Gutiérrez E., Arendt D., 2009. CNS evolution: New insight from the mud // *Curr. Biol.* V. 19. № 15. P. R640–R642.
- Bergström J., 2010. The earliest arthropods and other animals // Darwin’s heritage today. Proceedings of the Darwin 200 International Conference / Eds Long M., Gu H., Zhou Z. Beijing: Higher Education Press. P. 29–42.
- Bergström J., Hou X.-G., 2003. Arthropod origins // *Bull. Geosci.* V. 78. № 4. P. 323–334.
- Bergström J., Hou X.-g., Zhang X.-g., Clausen S., 2009. A new view of the Cambrian arthropod *Fuxianhuia* // *GFF*. V. 130 (for 2008). № 4. P. 189–201.
- Bischoff G.C.O., 1989. Byrniaida new order from early Palaeozoic strata of eastern Australia (Cnidaria, thecate scyphozoans) // *Senckenberg. Lethaea*. V. 69. № 5–6. P. 467–521.
- Blackstone N.W., 2009. A new look at some old animals // *PLoS Biology*. V. 7. № 1: e1000007. doi:10.1371/journal.pbio.1000007.
- Blackstone N.W., Jasker B.D., 2003. Phylogenetic considerations of clonality, coloniality, and mode of germline development in animals // *J. Exper. Zool. (Mol. Dev. Evol.)*. V. 297B. № 1. P. 35–47.
- Bleidorn C., Eeckhaut I., Podsiadlowski L. et al., 2007. Mitochondrial genome and nuclear sequence data support Myzostomida as part of the annelid radiation // *Mol. Biol. Evol.* V. 24. № 8. P. 1690–1701.
- Boero F., Schierwater B., Piraino S., 2007. Cnidarian milestones in metazoan evolution // *Integr. Comp. Biol.* V. 47. № 5. P. 693–700.
- Bonner J.T., 2006. Migration in *Dictyostelium polycephalum* // *Mycologia*. V. 98. № 2. P. 260–264.
- Bonneville S., Smits M.M., Brown A. et al., 2009. Plant-driven fungal weathering: Early stages of mineral alternation at the nanometer scale // *Geology*. V. 37. № 7. P. 615–618.
- Borchiellini C., Manuel M., Alivon E. et al., 2001. Sponge paraphyly and the origin of Metazoa // *J. Evol. Biol.* V. 14. № 1. P. 171–179.
- Botting J.P., Butterfield N.J., 2005. Reconstructing early sponge relationships by using the Burgess Shale fossil *Eiffelia globosa*, Walcott // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 102. № 5. P. 1554–1559.
- Bottjer D.J., Hagadorn J.W., Dornbos S.Q., 2000. The Cambrian substrate revolution // *GSA Today*. V. 10. № 9. P. 1, 2, 4–7.
- Braband A., Cameron S.L., Podsiadlowski L. et al., 2010. The mitochondrial genome of the onychophoran *Opisthopatus cintipes* (Peripatopsidae) reflects the ancestral mitochondrial gene arrangement of Panarthropoda and Ecdysozoa // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 57. № 1. P. 285–292.
- Brain C.K., Prave A.R., Hoffmann K.-H. et al., 2012. The first animals: ca. 760-million-year-old sponge-like fossil from Namibia // *S. Afr. J. Sci.* V. 108. № 1/2. Art. № 658. 8 p. <http://dx.doi.org/10.4102/sajs.v108i1/2.658>.
- Brasier M., Antcliffe J., 2004. Decoding the Ediacaran enigma // *Science*. V. 305. № 5687. P. 1115–1117.
- Brasier M.D., Antcliffe J.B., 2008. *Dickinsonia* from Ediacara: A new look at morphology and body construction // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* V. 270. № 3–4. P. 311–323.
- Brasier M.D., Green O., Shields G., 1997. Ediacaran sponge spicule clusters from southwestern Mongolia and the origins of the Cambrian fauna // *Geology*. V. 25. № 4. P. 303–306.
- Brasier M.D., Antcliffe J.B., Liu A.G., 2012. The architecture of Ediacaran fronds // *Palaeontology*. V. 55. № 5. P. 1105–1124.
- Briggs D.E.G., Kear A.J., Baas M. et al., 1995. Decay and composition of the hemichordate *Rhabdopleura*: implications for taphonomy of graptolites // *Lethaia*. V. 28. № 1. P. 15–23.
- Briggs D.E.G., Lieberman B.S., Halgedahl S.L., Jarrard R.D., 2005. A new metazoan from the Middle Cambrian of Utah and the nature of *Vetulicolia* // *Palaeontology*. V. 48. № 4. P. 681–686.
- Bromham L., 2003. What can DNA tell us about the Cambrian explosion // *Integr. Comp. Biol.* V. 43. № 1. P. 148–156.
- Brown F.D., Prendergast A., Swalla B.J., 2008. Man is but a worm: Chordate origins // *Genesis*. V. 46. № 14. P. 605–613.
- Brown M.W., Spiegel F.W., Silberman J.D., 2009. Phylogeny of the “forgotten” cellular slime mold, *Fontricula alba*, reveals a key evolutionary branch within Opisthokonta // *Mol. Biol. Evol.* V. 26. № 12. P. 2699–2709.
- Browne W.E., Price A.L., Gerberding M., Patel N.H., 2005. Stages of embryonic development in amphipod crustacean *Parhyale hawaiensis* // *Genesis*. V. 42. № 3. P. 124–149.
- Budd G.E., 1998. Arthropod body-plan evolution in the Cambrian with an example of anomalocaridid muscle // *Lethaia*. V. 31. № 2. P. 197–210.

- Budd G.E., 2001. Tardigrades as ‘stem-group arthropods’: The evidence from the Cambrian fauna // Zool. Anz. V. 240. № 3–4. P. 265–279.
- Budd G.E., Telford M.J., 2009. The origin and evolution of arthropods // Nature. V. 457. № 7231. P. 812–817.
- Burzin M.B., Grazhdankin D.V., Bronnikov A.A., 1998. The mystery of the Ediacaran organisms // J. Journals. V. 2. № 1. P. 47–53.
- Burzin M.B., Debrenne F., Zhuravlev A.Yu., 2001. Evolution of shallow-water level-bottom communities // The ecology of the Cambrian radiation / Eds Zhuravlev A.Yu., Riding R. N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 217–237.
- Buss L.W., 1987. The evolution of individuality. Princeton: Princeton Press. 201 p.
- Butterfield N.J., 1990. A reassessment of the enigmatic Burgess Shale fossils *Wiwaxia corrugata* (Matthew) and its relationship to polychaete *Canadia spinosa* Walcott // Paleobiology. V. 16. № 3. P. 287–303.
- Butterfield N.J., 2001. Ecology and evolution of Cambrian plankton / Zhuravlev A.Yu., Riding R., The ecology of the Cambrian radiation. N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 200–216.
- Butterfield N.J., 2002. *Leanchoilia* guts and interpretation of three-dimensional structures in Burgess Shale-type fossils // Paleobiology. V. 28. № 1. P. 155–171.
- Butterfield N.J., 2003. Exceptional fossil preservation and the Cambrian explosion // Integr. Comp. Biol. V. 43. № 1. P. 166–177.
- Butterfield N.J., 2006. Hooking some stem-group ‘worms’: fossil lophotrochozoans in the Burgess Shale // BioEssays. V. 28. № 12. P. 1161–1166.
- Butterfield N.J., 2009. Modes of pre-Ediacaran multicellularity // Precambrian Res. V. 173. № 1. P. 201–211.
- Butterfield N.J., Nicholas C.J., 1996. Burgess Shale-type preservation of both non-mineralizing and ‘shelly’ Cambrian organisms from the Mackenzie Mountains, northwestern Canada // J. Paleont. V. 70. № 6. P. 893–899.
- Canfield D.E., 1998. A new model for Proterozoic ocean chemistry // Nature. V. 396. № 6701. P. 450–453.
- Cannon J.T., Rychel A.L., Eccleston H. et al., 2009. Molecular phylogeny of hemichordata, with updated status of deep-sea enteropneusts // Mol. Phylogen. Evol. V. 52. № 1. P. 17–24.
- Caron J.-B., 2006. *Banffia constricta*, a putative vetulicolid from the Middle Cambrian Burgess Shale // Trans. R. Soc. Edinburgh: Earth Sci. V. 96 (for 2005). № 2. P. 95–111.
- Caron J.-B., Jackson D.A., 2006. Taphonomy of the Greater Phyllopod Bed community, Burgess Shale // Palaios. V. 21. № 5. P. 451–465.
- Caron J.-B., Scheltema A., Schander C., Rudkin D., 2006. A soft-bodied mollusc with radula from the Middle Cambrian Burgess Shale // Nature. V. 442. № 7099. P. 159–163.
- Caron J.-B., Conway Morris S., Shu D., 2010. Tentaculate fossils from the Cambrian of Canada (British Columbia) and China (Yunnan) interpreted as primitive deuterostomes // PLoS ONE. V. 5. № 3: e9586. doi:10.1371/journal.pone.0009586.
- Caron J.-B., Conway Morris S., Cameron C.B., 2013a. Tubicolous enteropneusts from the Cambrian period // Nature. V. 495. № 7442. P. 503–506.
- Caron J.-B., Smith M.R., Harvey T.H.P., 2013b. Beyond the Burgess Shale: Cambrian microfossils track the rise and fall of hallucigeniid lobopodians // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 280. № 1767: 20131613. http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.1613.
- Carr M., Leadbeater B.S.C., Hassan R. et al., 2008. Molecular phylogeny of choanoflagellates, the sister group to Metazoa // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 105. № 43. P. 16641–16646.
- Cartwright P., Collins A., 2007. Fossils and phylogenies: integrating multiple lines of evidence to investigate the origin of early major metazoan lineages // Integr. Comp. Biol. V. 47. № 5. P. 744–751.
- Cartwright P., Halgedahl S.L., Hendricks J.R. et al., 2007. Exceptionally preserved jellyfishes from the Middle Cambrian // PLoS ONE. V. 2. № 10: e1121. doi:10.1371/journal.pone.0001121.
- Charbonnier S., Vannier J., Riou B., 2007. New sea spiders from the Jurassic La Voulte-sur-Rhône Lagerstätte // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 274. № 1625. P. 2555–2561.
- Checa A.G., Ramírez-Rico J., González-Segura A., Sánchez-Navas A., 2009. Nacre and false nacre (foliated aragonite) in extant monoplacophorans (=Tryblidiida: Mollusca) // Naturwissenschaften. V. 96. № 1. P. 111–122.
- Chen A., Huang D., 2008. Gill rays of primitive vertebrate *Yunnanozoon* from Early Cambrian: a first record // Front. Biol. China. V. 3. № 2. P. 241–244.
- Chen J., Zhou G., 1997. Biology of the Chengjiang fauna // Bull. Natl. Mus. Natl. Sci. Taichung. V. 10. P. 11–105.
- Chen J.-Y., Huang D.-Y., 2002. A possible Lower Cambrian chaetognath (arrow worm) // Science. V. 298. № 5591. P. 187.
- Chen J.-Y., Dzik J., Edgecombe G.D. et al., 1995a. A possible Early Cambrian chordate // Nature. V. 377. № 6551. P. 720–722.
- Chen J.-Y., Edgecombe G.D., Ramsköld L., Zhou G.-Q., 1995b. Head segmentation in Early Cambrian *Fuxianhuia*: Implications for arthropod evolution // Science. V. 268. № 5215. P. 1339–1343.
- Chen J.-Y., Huang D.-Y., Li C.W., 1999. An early Cambrian craniate-like chordate // Nature. V. 402. № 6761. P. 518–522.

- Chen J.-Y., Huang D.-Y., Peng Q.-Q. et al.*, 2003. The first tunicate from the Early Cambrian of South China // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 100. № 14. P. 8314–8318.
- Chen J.-Y., Bottjer D.J., Oliveri P. et al.*, 2004. Small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian // Science. V. 305. № 5694. P. 218–222.
- Chen J.-Y., Schopf J.W., Bottjer D.J. et al.*, 2007. Raman spectra of a Lower Cambrian ctenophore embryo from southwestern Shaanxi, China // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 104. № 15. P. 6289–6292.
- Chen J.-Y., Bottjer D.J., Li G. et al.*, 2009. Complex embryos displaying bilaterian characters from Precambrian Doushantuo phosphate deposits, Weng'an, Guizhou, China // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 106. № 45. P. 19056–19060.
- Chen T., Hsu C., Tsai P. et al.*, 2001. Heterotrimeric G-protein and signal transduction in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys dactyloides* // Planta. V. 212. № 5–6. P. 858–863.
- Chen Z., Bengtson S., Zhou C.-M. et al.*, 2008. Tube structure and original composition of *Sinotubulites*: shelly fossils from the late Neoproterozoic in southern Shaanxi, China // Lethaia. V. 41. № 1. P. 37–45.
- Chen Z., Zhou C., Meyer M. et al.*, 2013. Trace fossil evidence for Ediacaran bilaterian animals with complex behaviors // Precambrian Res. V. 224. P. 690–701.
- Chernikova D., Motamedi S., Csürös M. et al.*, 2011. A late origin of the extant eukaryotic diversity: divergence time estimates using rare genomic changes // Biol. Direct. V. 6: 26. doi:10.1186/1745-6150-6-26.
- Chesebro J.E., Pueyo J.I., Couso J.P.*, 2013. Interplay between a *Wnt*-dependent organiser and the *Notch* segmentation clock regulates posterior development in *Periplaneta americana* // Biol. Open. V. 15. № 2(2). P. 227–237.
- Clites E.C., Droser M.L., Gehling J.G.*, 2012. The advent of hard-part structural support among the Ediacaran harbinger of a Cambrian mode of body construction // Geology. V. 40. № 4. P. 307–310.
- Cohen B.L., Holmer L.E., Luter C.*, 2003. The brachiopod fold: a neglected body plan hypothesis // Palaeontology. V. 46. № 1. P. 59–65.
- Colgan D.J., Hutchings P.A., Beacham E.*, 2008. Multi-gene analyses of the phylogenetic relationships among the Mollusca, Annelida, and Arthropoda // Zool. Stud. V. 47. № 3. P. 338–351.
- Conaco C., Neveu P., Zhou H. et al.*, 2012. Transcriptome profiling of the demosponge *Amphimedon queenslandica* reveals genome-wide events that accompany major life cycle transitions // BMC Genomics. V. 13: 209. doi:10.1186/1471-2164-13-209.
- Conway Morris S.*, 1976. A new Cambrian lophophorate from the Burgess Shale of British Columbia // Palaeontology. V. 19. № 2. P. 199–222.
- Conway Morris S.*, 1977. A new metazoan from the Cambrian Burgess Shale of British Columbia // Palaeontology. V. 20. № 3. P. 623–640.
- Conway Morris S.*, 1979. Middle Cambrian polychaetes from the Burgess Shale of British Columbia // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. V. 285. № 1007. P. 227–274.
- Conway Morris S.*, 1986. The community structure of the Middle Cambrian Phyllopod Bed (Burgess Shale) // Palaeontology. V. 29. № 3. P. 423–467.
- Conway Morris S.*, 1993. Ediacaran-like fossils from the Cambrian Burgess Shale type faunas of North America // Palaeontology. V. 36. № 3. P. 593–635.
- Conway Morris S.*, 2008. A redescription of a rare chordate, *Metaspriggina walcotti* Simonetta and Insom, from the Burgess Shale (Middle Cambrian), British Columbia, Canada // J. Paleont. V. 82. № 2. P. 424–430.
- Conway Morris S.*, 2009. The Burgess Shale animal *Oesia* is not a chaetognath: A reply to Szaniawski (2005) // Acta Paleontol. Pol. V. 54. № 1. P. 175–179.
- Conway Morris S., Robison R.A.*, 1986. Middle Cambrian priapulids and other soft-bodied fossils from Utah and Spain // Univ. Kansas Paleontol. Contrib. V. 117 (for 1985). P. 1–22.
- Conway Morris S., Peel J.S.*, 1995. Articulated halkieriids from the Lower Cambrian of North Greenland and their role in early protostome evolution // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. V. 347. № 1321. P. 305–358.
- Conway Morris S., Collins D.H.*, 1996. Middle Cambrian ctenophores from the Stephen Formation, British Columbia, Canada // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. V. 351. № 1337. P. 279–308.
- Conway Morris S., Caron J.-B.*, 2007. Halwaxiids and the early evolution of the lophotrochozoans // Science. V. 315. № 5816. P. 1255–1258.
- Conway Morris S., Peel J.S.*, 2008. The earliest annelids: Lower Cambrian polychaetes from the Sirius Passet Lagerstätte, Peary Land, North Greenland // Acta Palaeontol. Pol. V. 53. № 1. P. 137–148.
- Conway Morris S., Caron J.-B.*, 2012. *Pikaia gracilens* Walcott, a stem-group chordate from the Middle Cambrian of British Columbia // Biol. Rev. V. 87. № 2. P. 480–512.
- Cook P.J., Shergold J.H.*, 1984. Phosphorus, phosphorites and skeletal evolution at the Precambrian-Cambrian boundary // Nature. V. 308. № 5956. P. 231–236.
- Cooper R.A., Maletz J., Haifeng W., Erdtmann B.-D.*, 1998. Taxonomy and evolution of earliest Ordovician graptoloids // Norsk geol. Tidsskr. V. 78. № 1. P. 3–32.
- Cortijo I., Martí Mus M., Jensen S., Palacios T.*, 2010. A new species of *Cloudina* from the terminal Ediacaran of Spain // Precambrian Res. V. 176. № 1–4. P. 1–10.
- Crimes T.P.*, 2001. Evolution of deep-water benthic community // The ecology of the Cambrian radiation / Eds

- Zhuravlev A.Yu., Riding R.N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 275–297.
- Crowe J.H., Newell I.M., Thomson W.W., 1970. *Echiniscus viridus* (Tardigrada): Fine structure of the cuticle // Trans. Am. Microsc. Soc. V. 89. № 2. P. 316–325.
- Cunningham J.A., Thomas C.-W., Bengtson S. et al., 2012a. Experimental taphonomy of giant sulphur bacteria: implications for the interpretation of the embryo-like Ediacaran Doushantuo fossils // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 279. № 1734. P. 1857–1864.
- Cunningham J.A., Thomas C.-W., Bengtson S. et al., 2012b. Distinguishing geology from biology in the Ediacaran Doushantuo biota relaxes constraints on the timing of the origin of bilaterians // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 279. № 1737. P. 2369–2376.
- Daley A.C., Peel J.S., 2010. A possible anomalocaridid from the Cambrian Sirius Passet Lagerstätte, North Greenland // J. Paleont. V. 84. № 2. P. 352–355.
- Daley A.C., Edgecombe G.D., 2014. Morphology of *Anomalocaris canadensis* from the Burgess Shale // J. Paleont. V. 88. № 1. P. 68–91.
- Daley A.C., Budd G.E., Caron J.-B. et al., 2009. The Burgess Shale anomalocaridid *Hurdia* and its significance for early euarthropod evolution // Science. V. 323. № 5921. P. 1597–1600.
- Danovaro R., Dell'Anno A., Pusceddu A. et al., 2010. The first metazoan living in permanently anoxic conditions // BMC Biology. V. 8: 30. doi:10.1186/1741-7007-8-30.
- Davies N.S., Gibling M.R., 2010. Cambrian to Devonian evolution of alluvial system: The sedimentological impact of early land plants // Earth Sci. Rev. V. 98. № 3–4. P. 171–200.
- Debrenne F., Zhuravlev A.Yu., 1994. Archaeocyathan affinities: How deep can we go into the systematic affiliation of an extinct group? // Sponges in time and space. Biology, chemistry, paleontology / Eds Van Soest R.W.M., Van Kempenn T.M.G., Braekman J.-C. Rotterdam: Balkema. P. 3–12.
- Dellaporta S.L., Xu A., Sagasser S. et al., 2006. Mitochondrial genome of *Trichoplax adhaerens* supports Placozoa as the basal lower metazoan phylum // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 103. № 23. P. 8751–8756.
- Delsuc F., Brinkmann H., Chourrout D., Philippe H., 2006. Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates // Nature. V. 439. № 7079. P. 965–968.
- Devare L., Clausen S., Álvaro J.J. et al., 2014. Terreneuvian orthothecid (Hyolitha) digestive tracts from Montagne Noire, France; taphonomic, ontogenetic and phylogenetic implications // PLoS ONE. V. 9. № 2: e88583. doi:10.1371/journal.pone.0088583.
- Dewel R.A., 2000. Colonial origin for Eumetazoa: major morphological transitions and the origin of bilaterian complexity // J. Morphol. V. 243. № 1. P. 35–74.
- Dewel R.A., Dewel W.C., 1997. The place of tardigrades in arthropod evolution // Arthropod relationships. The Systematic Association Spec. Vol. Ser. 55 / Eds Fortey R.A., Thomas R.H. L.; Weinheim; N.Y.; Tokyo; Melbourne; Madras: Chapman and Hall. P. 109–123.
- Dewel R.A., Eibye-Jacobsen J., 2006. The mouth cone and mouth ring of *Echiniscus viridissimus* Peterfi, 1956 (Heterotardigrada) with comparisons to corresponding structures in other tardigrades // Hydrobiologia. V. 558. P. 41–51.
- Dickinson D.J., Nelson W.J., Weis W.I., 2011. A polarized epithelium organized by β - and α -catenin predates cadherin and metazoan origins // Science. V. 331. № 6022. P. 1336–1339.
- Dong L., Xiao S., Shen B. et al., 2008. Restudy of the worm-like carbonaceous compression fossils *Protoarenicola*, *Pararenicola*, and *Sinosabellidites* from early Neoproterozoic successions in North China // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. V. 258. № 3. P. 138–161.
- Dong X.-P., Cunningham J.A., Bengtson S. et al., 2013. Embryos, polyps and medusa of the Early Cambrian scyphozoan *Olivoooides* // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 280: 20130071. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.0071>.
- Donoghue P.C.J., 2001. Microstructural variation in conodont enamel is a functional adaptation // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 268. № 1477. P. 1691–1698.
- Donoghue P.C.J., Purnell M.A., 2009. Distinguishing heat light in debate over controversial fossils // BioEssays. V. 31. № 2. P. 178–189.
- Donoghue P.C.J., Forey P.L., Aldridge R.J., 2000. Conodont affinity and chordate phylogeny // Biol. Rev. V. 75. № 2. P. 191–251.
- Donoghue P.C.J., Kouchinsky A., Waloszek D. et al., 2006. Fossilized embryos are widespread but the record is temporally and taxonomically biased // Evol. Dev. V. 8. № 2. P. 232–238.
- Dornbos S.Q., Chen J.-Y., 2008. Community palaeoecology of the Early Cambrian Maotianshan Shale biota: Ecological dominance of priapulid worms // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. V. 258. № 3. P. 200–212.
- Droser M.L., Li X., 2001. The Cambrian radiation and the diversification of sedimentary fabrics // The ecology of the Cambrian radiation / Eds Zhuravlev A.Yu., Riding R.N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 137–169.
- Droser M.L., Gehling J.G., Dzaugis M.E. et al., 2014. A new Ediacaran fossil with a novel sediment displacing life habit // J. Paleont. V. 88. № 1. P. 145–151.
- Dunn E.F., Moy V.N., Angerer L.M., 2007. Molecular paleoecology: Using gene regulatory analysis to address the origins of complex life cycles in the late Precambrian // Evol. Dev. V. 9. № 1. P. 10–24.

- Dunn C.W., Hejnol A., Matus D.Q., 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life // *Nature*. V. 452. № 7188. P. 745–749.
- Durman P.N., Sennikov N.V., 1993. A new rhabdopleurid hemichordate from the Middle Cambrian of Siberia // *Palaeontology*. V. 36. № 2. P. 283–296.
- Dzik J., 2011. Possible Ediacaran ancestry of the halkieriids // *Palaeontogr. Can.* V. 31. P. 205–218.
- Dzik J., Krumbiegel G., 1989. The oldest ‘onychophoran’ *Xenusion*: A link connecting phyla? // *Lethaia*. V. 22. № 2. P. 169–181.
- Edgecombe G.D., Giribet G., Dunn C.W., 2011. Higher-level metazoan relationships: recent progress and remaining questions // *Org. Divers. Evol.* V. 11. № 2. P. 151–172.
- Egger B., Steinke D., Tarui H. et al., 2009. To be or not to be a flatworm: the acel controversy // *PLoS ONE*. V. 4. № 5: e5502. doi:10.1371/journal.pone.0005502.
- Eibye-Jacobsen D., 2004. A reevaluation of *Wiwaxia* and the polychaetes of the Burgess Shale // *Lethaia*. V. 37. № 3. P. 317–335.
- Eibye-Jacobsen D., Vinther J., 2012. Reconstructing the ancestral annelid // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* V. 50. № 1. P. 85–87.
- Eichinger L., Pachebat J.A., Glöckner G. et al., 2005. The genome of the social amoeba *Dictyostelium discoideum* // *Nature*. V. 435. № 7038. P. 43–57.
- Eme L., Trilles A., Moreira D., Brochier-Armanet C., 2011. The phylogenomic analysis of the anaphase promoting complex and its targets points to complex and modern-like control of the cell cycle in the last common ancestor of eukaryotes // *BMC Evol. Biol.* V. 11: 265. http://www.biomedcentral.com/1471-2148/11/265.
- Ereskovsky A.V., Borchiellini C., Gazave E. et al., 2009. The homoscleromorph sponge *Oscarella lobularis*, a promising sponge model in evolutionary and developmental biology // *BioEssays*. V. 31. № 1. P. 89–97.
- Eriksson B.J., Budd G.E., 2001. Onychophoran cephalic nerves and their bearing on our understanding of head segmentation and stem-group evolution of Arthropoda // *Arthropod Struct. Dev.* V. 29 (for 2000). № 3. P. 197–209.
- Eriksson B.J., Tait N.N., Budd G.E., 2003. Head development in the onychophoran *Euperipatoides kanangrensis* with particular reference to the central nervous system // *J. Morphol.* V. 255. № 1. P. 1–23.
- Extavour C.G.M., 2007. Evolution of the bilaterian germ line: Lineage origin and modulation of specification mechanisms // *Integr. Comp. Biol.* V. 47. № 5. P. 770–785.
- Fairclough S.R., Dayel M.J., King N., 2010. Multicellular development in a choanoflagellate // *Curr. Biol.* V. 20. № 20. P. R875–876.
- Fairclough S.R., Chen Z., Kramer E. et al., 2013. Pre-metazoan genome evolution and the regulation of cell differentiation in the choanoflagellate *Salpingoeca rosetta* // *Genome Biol.* V. 14. № 2: R15. doi:10.1186/gb-2013-14-2-r15.
- Fedonkin M.A., Yochelson E.L., 2002. Middle Proterozoic (1.5 Ga) *Horodyskia moniliformis* Yochelson and Fedonkin, the oldest known tissue grade colonial eukaryote // *Smiths. Contr. Paleobiol.* № 94. P. 1–29.
- Feng W., Mu X., Kouchinsky A.V., 2001. Hyolith-type microstructure in a mollusc-like fossil from the Early Cambrian of Yunnan, China // *Lethaia*. V. 34. № 4. P. 303–308.
- Feng W., Chen Z., Sun W., 2003. Diversification of skeletal microstructures of organisms through the interval from the latest Precambrian to the Early Cambrian // *Sci. China. Ser. D.* V. 46. № 10. P. 977–985.
- Fike D.A., Grotzinger J.P., Pratt L.M., Summons R.E., 2006. Oxidation of Ediacaran ocean // *Nature*. V. 444. № 7120. P. 744–747.
- Finnerty J.R., Pang K., Burton P., 2004. Origins of bilateral symmetry: *Hox* and *Dpp* expression in a sea anemone // *Science*. V. 304. № 5675. P. 1335–1337.
- Fuller M., Jenkins R., 2007. Reef corals from the Lower Cambrian of the Flinders Ranges, South Australia // *Palaeontology*. V. 50. № 4. P. 961–980.
- Funch P., 1996. The chordoid larva of *Symbion pandora* (Cycliophora) is a modified trochophore // *J. Morphol.* V. 230. № 3. P. 231–263.
- Gabriel W.N., Goldstein B., 2007. Segmental expression of *Pax3/7* and *Engrailed* homologs in tardigrade development // *Dev. Genes Evol.* V. 217. № 6. P. 421–433.
- Gaines R.R., Hammarlund E.U., Hou X. et al. 2012. Mechanism for Burgess Shale-type preservation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 109. № 14. P. 5180–5184.
- Gámez Vintaned J.A., Liñán E., 2007. The Precambrian/Cambrian boundary in Spain: ichnofossil palaeobiology and zonation // The rise and fall of the Vendian (Ediacaran) biota. Origin of the modern biosphere. Trans. Internat. Conf. IGCP Proj. 493 / Ed. Semikhato M.A. M.: GEOS. P. 54–57.
- Gámez Vintaned J.A., Zhuravlev A.Yu., 2013. The oldest evidence of bioturbation on Earth. *Geology*. V. 41. № 9. P. e299.
- Gámez Vintaned J.A., Liñán E., Zhuravlev A.Yu., 2011. A new early Cambrian lobopod-bearing animal (Mure-ro, Spain) and the problem of the ecdysozoan early diversification // Evolutionary biology – Concepts, biodiversity, macroevolution and genome evolution / Ed. Pontarotti P. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. P. 193–219.
- García-Bellido D.C., Collins D.H., 2006. A new study of *Marella splendens* (Arthropoda, Marrellomorpha) from the Middle Cambrian Burgess Shale, British Columbia, Canada // *Can. J. Earth Sci.* V. 43. № 6. P. 721–742.

- Garcia-Fernández J., Benito-Gutiérrez E.*, 2009. It's a long way from amphioxus: descendants of the earliest chordate // *BioEssays*. V. 31. № 6. P. 665–675.
- Gazave E., Lapébie P., Ereskovsky A.V. et al.*, 2012. No longer Demospongiae: Homoscleromorpha formal nomination as a fourth class of Porifera // *Hydrobiologia*. V. 687. № 1. P. 3–10.
- Gee H.*, 2001. On being vetulicolian // *Nature*. V. 414. № 6862. P. 407–409.
- Gehling J.G., Rigby J.K.*, 1996. Long expected sponges from the Neoproterozoic Ediacara fauna of South Australia // *J. Paleont.* V. 70. № 2. P. 185–195.
- Geoffroy Saint-Hilaire É.*, 1822. Considérations générales sur la vertèbre // *Mém. Mus. Hist. nat. Paris*. V. 9. № 2. P. 89–119.
- Ghisalberti M., Gold D.A., Laflamme M. et al.*, 2014. Canopy flow analysis reveals the advantage of size in the oldest communities of multicellular eukaryotes // *Curr. Biol.* V. 24. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2013.12.017>.
- Gill B.C., Lyons T.W., Young S.A. et al.*, 2011. Geochemical evidence for widespread euxinia in the Late Cambrian ocean // *Nature*. V. 469. № 7328. P. 80–83.
- Giribet G., Okusu A., Lindgren A.R. et al.*, 2006. Evidence for a clade composed of molluses with serially repeated structures: Monoplacophorans are related to chitons // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 103. № 20. P. 7723–7728.
- Giribet G., Dunn C.W., Edgecombe G.D. et al.*, 2009. Assembling the spiralian tree of life // *Animal evolution: Genomes, fossils, and trees / Eds Telford M.J., Littlewood D.T.J.* Oxford; N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 52–64.
- Glaessner M.F.*, 1984. The down of animal life: A biohistorical study. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 244 p.
- Gline S.E., Nakamoto A., Cho S.-J. et al.*, 2011. Lineage analysis of micromere 4d, a super-phylotypic cell for Lophotrochozoa, in the leech *Helobdella* and the sludge worm *Tubifex* // *Devel. Biol.* V. 353. № 1. P. 120–133.
- Goudeemand N., Orchard M.J., Urdy S. et al.*, 2011. Synchrotron-aided reconstruction of the conodont feeding apparatus and implications for the mouth of the first vertebrate // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 108. № 21. P. 8720–8724.
- Gould S.J.*, 1989. Wonderful life: The Burgess Shale and the nature of history. N.Y.: W.W. Norton & Co. 347 p.
- Grazhdankin D.*, 2004. Patterns of distribution in Ediacaran biotas: facies versus biogeography and evolution // *Paleobiology*. V. 30. № 2. P. 203–221.
- Grazhdankin D., Gerdes G.*, 2007. Ediacaran microbial colonies // *Lethaia*. V. 40. № 3. P. 201–211.
- Grazhdankin D., Seilacher A.*, 2002. Underground Vendobionta from Namibia // *Palaeontology*. V. 45. № 1. P. 57–78.
- Grotzinger J.P., Watters W.A., Knoll A.H.*, 2000. Calcified metazoans in thrombolite-stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group, Namibia // *Paleobiology*. V. 26. № 3. P. 334–359.
- Haase A., Stern M., Wächtler K., Bicker G.*, 2001. A tissue-specific marker of Ecdysozoa // *Dev. Genes Evol.* V. 211. № 8–9. P. 428–433.
- Halanych K.M.*, 2004. The new view of animal phylogeny // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* V. 35. P. 229–256.
- Halanych K.M., Bacheller J.D., Aguinaldo A.M.A. et al.*, 1995. Evidence from 18S ribosomal DNA that the lophophorates are protostome // *Science*. V. 267. № 5204. P. 1641–1643.
- Halberg K.A., Persson D., Møbjerg N. et al.*, 2009. Myo-anatomy of the marine tardigrade *Halobiotus crispae* (Eutardigrada: Hypsibiidae) // *J. Morphol.* V. 270. № 8. P. 996–1013.
- Han Z., Firtel R.A.*, 1998. The homeobox-containing gene *Wariai* regulates anterior-posterior patterning and cell-type homeostasis in *Dictyostelium* // *Development*. V. 125. № 2. P. 313–325.
- Harvey T.H.P., Dong X., Donoghue P.C.J.*, 2010. Are paleoscolecids ancestral ecdysozoans? // *Evol. Dev.* V. 12. № 2. P. 177–200.
- Harvey T.H.P., Ortega-Hernández J., Lin J.-P. et al.*, 2012. Burgess Shale-type microfossils from the middle Cambrian Kaili Formation, Guizhou Province, China // *Acta Palaeontol. Pol.* V. 57. № 2. P. 423–436.
- Haug J.T., Waloszek D., Haug C., Maas A.*, 2010. High-level phylogenetic analysis developmental sequences: The Cambrian †*Martinssonia elongata*, †*Musacaris gerdgelyeri* gen. et sp. nov. and their position in early crustacean evolution // *Arthropod Struc. Dev.* V. 39. № 2–3. P. 154–173.
- Haug J.T., Briggs D.E.G., Haug C.*, 2012. Morphology and function in the Cambrian Burgess Shale megacheiran arthropod *Leanchoilia superlata* and the application of a descriptive matrix // *BMC Evol. Biol.* V. 12: 162. doi:10.1186/1471-2148-12-162.
- Heintz C.E., Pramer D.*, 1972. Ultrastructure of nematode-trapping fungi // *J. Bacteriol.* V. 110. № 3. P. 1163–1170.
- Hejnol A., Schnabel R.*, 2005. The eutardigade *Thulinia stephaniae* has an indeterminate development and the potential to regulate blastomere ablations // *Development*. V. 132. № 6. P. 1349–1361.
- Hejnol A., Obst M., Stamatakis A. et al.*, 2009. Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods // *Proc. R. Soc. Lond. B.* V. 276. № 1677. P. 4261–4270.
- Helmkampf M., Bruchhaus I., Hausdorf B.*, 2008. Multigene analysis of lophophorate and chaetognath

- phylogenetic relationships // Mol. Phylogen. Evol. V. 46. № 1. P. 206–214.
- Holmer L.E., Skovsted C.B., Williams A.*, 2002. A stem group brachiopod from the Lower Cambrian: support for a *Micrina* (halkieriid) ancestry // Palaeontology. V. 45. № 5. P. 875–882.
- Holmer L.E., Popov L., Streng M.*, 2008a. Organophosphatic stem group brachiopods: implications for the phylogeny of the subphylum Linguliformea // Fossils and Strata. № 54. P. 3–11.
- Holmer L.E., Skovsted C.B., Brock G. et al.*, 2008b. The Early Cambrian tommotiid *Micrina*, a sessile bivalved stem group brachiopod // Biol. Lett. V. 4. № 6. P. 724–728.
- Holmer L.E., Pettersson Stolk S., Skovsted C.B. et al.*, 2009. The enigmatic Early Cambrian *Salanygolina* – A stem group of rhynchonelliform chiliate brachiopods? // Palaeontology. V. 54. № 1. P. 1–10.
- Holmer L.E., Skovsted C.B., Larsson C. et al.*, 2011. First record of a bivalved larval shell in Early Cambrian tommotiids and its phylogenetic significance // Palaeontology. V. 54. № 2. P. 235–239.
- Hou X., Bergström J.*, 1995. Cambrian lobopodians—Ancestors of extant onychophorans? // Zool. J. Linn. Soc. V. 114. P. 3–19.
- Hou X., Bergström J., Wang H. et al.*, 1999. The Chengjiang Fauna. Exceptionally well-preserved animals from 530 million years ago. Yunnan Sci. Tech. Press. 170 p.
- Hou X.-G., Aldridge R.J., Siveter D.J. et al.*, 2002. New evidence on the anatomy and phylogeny of the earliest vertebrates // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 269. № 1503. P. 1865–1869.
- Hou X.-G., Bergström J., Jie Y.*, 2006. Distinguishing anomalocaridids from arthropods and priapulids // Geol. J. V. 41. № 3–4. P. 259–269.
- Hou X.-G., Aldridge R.J., Siveter D.J. et al.*, 2011. An early Cambrian hemichordate zooid // Curr. Biol. V. 21. № 7. P. 612–616.
- Huang D.-Y., Chen J.-Y., Vannier J., Saiz Salinas J.I.*, 2004. Early Cambrian sipunculan worms from southwest China // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 271. № 1549. P. 1671–1676.
- Huang D., Chen J., Zhu M., Zhao F.*, 2014. The burrow dwelling behavior and locomotion of palaeoscolecidan worms: New fossil evidence from the Cambrian Chengjiang fauna // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. V. 398. P. 154–164.
- Huldtgren T., Cunningham J.A., Yin C. et al.*, 2011. Fossilized nuclei and germination structures identify Ediacaran “animal embryos” as encysting protists // Science. V. 334. № 6063. P. 1696–1699.
- Ivantsov A.Yu., Zhuravlev A.Yu., Leguta A.V. et al.*, 2005. Palaeoecology of the Early Cambrian Sinsk biota from the Siberian Platform // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. V. 220. № 1–2. P. 69–88.
- Janssen R., Budd G.E.*, 2013. Deciphering the onychophoran ‘segmentation gene cascade’: Gene expression reveals limited involvement of pair rule gene orthologs in segmentation, but a highly conserved segment polarity gene network // Devel. Biol. V. 382. № 1. P. 224–234.
- Janussen D., Steiner M., Zhu M.*, 2002. New well-preserved scleritomes of Chancelloriidae from the Early Cambrian Yuanshan Formation (Chengjiang, China) and the Middle Cambrian Wheeler Shale (Utah, USA) and paleobiological implications // J. Palaeont. V. 76. № 4. P. 596–606.
- Javaux E.J., Marshal C.P.*, 2006. A new approach in deciphering early protist paleobiology and evolution: Combined microscopy and microchemistry of single Proterozoic acritarchs // Rev. Palaeobot. Palynol. V. 139. № 1–4. P. 1–15.
- Jefferies R.P.S.*, 1986. The ancestry of vertebrates. L.: Brit. Mus. (Nat. Hist.). 376 p.
- Jenkins R.J.F.*, 1992. Functional and ecological aspects of Ediacaran assemblages // Origin and early evolution of the Metazoa / Eds Lipps J.H., Signor P.W. N.Y.; L.: Plenum Press. P. 131–176. (Topics Geobiol. V. 10).
- Jenner R.A., Littlewood D.T.J.*, 2008. Problematica old and new // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. V. 363. № 1496. P. 1503–1512.
- Jensen S., Gehling J.G., Droser M.L., Grant S.W.F.*, 2002. A scratch circle origin for the medusoid fossil *Kullangia* // Lethaia. V. 35. № 4. P. 291–299.
- Jensen S., Buatois L.A., Mángano M.G.*, 2013. Testing for palaeogeographical patterns in the distribution of Cambrian trace fossils // Early Palaeozoic biogeography and palaeogeography / Eds Harper D.A.T., Servais T. L.: Geol. Soc. P. 45–58. (Geol. Soc. Lond. Mem. V. 38).
- Jiménez-Guri E., Philippe H., Okamura B., Holland P.W.H.*, 2007. *Buddenbrockia* is a cnidarians worm // Science. V. 317. № 8–9. P. 116–118.
- Kerner P., Degnan S.M., Marchand L. et al.*, 2013. Evolution of RNA-binding proteins in animals: Insights from genome-wide analysis in the sponge *Amphimedon queenslandica* // Mol. Biol. Evol. V. 28. № 8. P. 2289–2303.
- Kikumoto R., Tahata M., Nishizawa M. et al.*, 2014. Nitrogen isotope chemostratigraphy of the Ediacaran and Early Cambrian platform sequence at Three Gorges, South China // Gondwana Res. V. 25. № 3. P. 1057–1069.
- Killian C.E., Metzler R.A., Gong Y.U.T. et al.*, 2009. Mechanism of calcite co-orientation in the sea urchin tooth // J. Am. Chem. Soc. V. 131. № 51. P. 18404–18409.
- Kimm M.A., Prpic N.-M.*, 2006. Formation of the arthropod labrum by fusion of paired and rotated limb-bud-like primordia // Zoomorphology. V. 125. № 3. P. 147–155.
- Kouchinsky A.*, 2000. Skeletal microstructure of hyoliths from the Early Cambrian of Siberia // Alcheringa. V. 24. № 2. P. 65–81.

- Kouchinsky A., Bengtson S., 2002. The tube wall of Cambrian anabaritids // *Acta Palaeontol. Pol.* V. 47. № 3. P. 431–444.
- Kouchinsky A.V., Bengtson S., Gershwin L.-A., 1999. Cnidarian-like embryos associated with the first shelly fossils in Siberia // *Geology*. V. 27. № 7. P. 609–612.
- Kouchinsky A., Bengtson S., Runnegar B. et al., 2012. Chronology of early Cambrian biomineralization // *Geol. Mag.* V. 149. № 2. P. 221–251.
- Kounas N.A., Nakielna J., Behensky F. et al., 2011. NHR-23 dependent collagen and hedgehog-related genes required for molting // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* V. 413. № 3. P. 515–520.
- Kozloff E.N., 2007. Stages of development, from first cleavage to hatching, of an *Echinoderes* (Phylum Kinorhyncha: Class Cyclorhagida) // *Cah. Biol. Mar.* V. 48. № 2. P. 199–206.
- Kristensen R.M., 2002. An introduction to Loricifera, Cyathiphora, and Micrognathozoa // *Integr. Comp. Biol.* V. 42. № 3. P. 641–651.
- Kröger B., Vinther J., Fuchs D., 2011. Cephalopod origin and evolution: A congruent picture emerging from fossils, development and molecules // *BioEssays*. V. 33. № 8. P. 602–613.
- Kruse P.D., Zhuravlev A.Yu., 2008. Middle-Late Cambrian *Rankenella-Girvanella* reefs of the Mila Formation, northern Iran // *Can. J. Earth Sci.* V. 45. № 6. P. 619–639.
- Kruse P.D., Zhuravlev A.Yu., James N.P., 1995. Primordial metazoan-calcimicrobial reefs: Tommotian (Early Cambrian) of the Siberian Platform // *Palaios*. V. 10. № 4. P. 291–321.
- Kuzdal-Fick J.J., Foster K.R., Queller D.C., Strassmann J.E., 2007. Exploiting new terrain: an advantage to sociality in the slime mold *Dictyostelium discoideum* // *Behav. Ecol.* V. 18. № 2. P. 433–437.
- Lacalli T., 2005. Protochordate body plan and the evolutionary role of larvae: old controversies resolved? // *Can. J. Zool.* V. 83. № 1. P. 216–224.
- Lacalli T., 2012. The Middle Cambrian fossil *Pikaia* and the evolution of chordate swimming // *EvoDevo*. V. 3: 12. doi:10.1186/2041-9139-3-12.
- Laflamme M., Xiao S., Kowalewski M., 2009. Osmotrophy in modular Ediacara organisms // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 106. № 34. P. 14438–14443.
- Laflamme M., Darroch S.A.F., Tweedt S.M. et al., 2013. The end of the Ediacara biota: Extinction, biotic replacement, or Cheshire Cat? // *Gondwana Res.* V. 23. № 2. P. 558–573.
- Lambert J.D., 2010. Developmental patterns in spiralian embryos // *Curr. Biol.* V. 20. № 2. P. R72–R77.
- Land M.F., 2005. The optical structures of animal eyes // *Curr. Biol.* V. 15. № 9. P. R319–R323.
- Landing E., Kröger B., 2009. The oldest cephalopods from East Laurentia // *J. Paleont.* V. 83. № 1. P. 123–127.
- Landing E., English A., Keppe J.D., 2010. Cambrian origin of all skeletalized metazoan phyla—Discovery of Earth's oldest bryozoans (Upper Cambrian, southern Mexico) // *Geology*. V. 38. № 6. P. 547–550.
- Larsson C.M., Skovsted C.B., Brock G.A. et al., 2014. *Paterimitra pyramidalis* from South Australia: sclerite, shell structure and evolution of a lower Cambrian stem group brachiopod // *Palaeontology*. V. 57. № 2. P. 417–446.
- Laurie J.R., 1986. Phosphatic fauna of the Early Cambrian Todd River Dolomite, Amadeus Basin, central Australia // *Alcheringa*. V. 10. № 3/4. P. 432–454.
- Legg D.A., Sutton M.D., Edgecombe G.D., Caron J.-B., 2012. Cambrian bivalved arthropod reveals origin of arthropodization // *Proc. R. Soc. Lond. B.* V. 279. № 1748. P. 4699–4704.
- Legg D.A., Sutton M.D., Edgecombe G.D., 2013. Arthropod fossil data increase congruence of morphological and molecular phylogenies // *Nat. Commun.* V. 4: 2485. doi:10.1038/ncomms3485.
- Lemburg C., 1999. Ultrastrukturelle Untersuchungen an den Larven von *Halicypterus spinulosus* und *Priapulus caudatus*. Hypothesen zur Phylogenie der Priapulida und deren Bedeutung für die Evolution der Nemathelminthes. Göttingen: Cuviller. 393 p.
- Li C.-W., Chen J.-Y., Hua T.-E., 1998. Precambrian sponges with cellular structures // *Science*. V. 279. № 5352. P. 879–882.
- Li C., Love G.D., Lyons T.W. et al., 2010. A stratified redox model for the Ediacaran ocean // *Science*. V. 328. № 5974. P. 80–83.
- Linsley R.M., Kier W.M., 1984. The Paragastropoda: a proposal for a new class of Paleozoic Mollusca // *Malacologia*. V. 25. № 1. P. 241–254.
- Liu J., Han J., Simonetta A.M., 2006. New observations of the lobopod-like worm *Facivermis* from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte // *China Sci. Bull.* V. 51. № 3. P. 358–363.
- Liu J., Steiner M., Dunlop J.A. et al., 2011. An armoured Cambrian lobopodian from China with arthropod-like appendages // *Nature*. V. 470. № 7335. P. 526–530.
- Liu P., Xiao S., Yin C. et al., 2008. Systematic description and phylogenetic affinity of tubular microfossils from the Ediacaran Doushantuo Formation at Weng'an, South China // *Palaeontology*. V. 51. № 2. P. 339–366.
- Liu P.-J., Chen S.-M., Tang F., Gao L.-Z., 2010. Affinity, distribution and stratigraphic significance of tubular microfossils from the Ediacaran Doushantuo Formation in South China // *Acta. Palaeontol. Sin.* V. 49. № 3. P. 308–324 (in Chinese, with English abstract).
- Liu Y., Xiao S., Shao T. et al., 2014. The oldest known priapulid-like scalidophoran animal and its implications

- for the early evolution of cycloneuralians and ecdysozoans // *Evol. Dev.* V. 16. № 3. P. 155–165.
- Logan G.A., Hayes J.M., Heishima G.B., Summons R.E.*, 1995. Terminal Proterozoic reorganization of biogeochemical cycles // *Nature*. V. 376. № 6535. P. 53–56.
- Love G.D., Grosjean E., Stalvies C. et al.*, 2009. Fossil steroids record the appearance of Demospongiae during the Cryogenian period // *Nature*. V. 457. № 7230. P. 718–721.
- Lowe C.J.*, 2008. Molecular genetic insights into deutostome evolution from the direct-developing hemichordate *Saccoglossus kowalevskii* // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. V. 363. № 1496. P. 1569–1578.
- Ma X., Hou X., Bergström J.*, 2009. Morphology of *Luolishania longicurvis* (Lower Cambrian, Chengjiang Lagerstätte, SW China) and the phylogenetic relationships within lobopodians // *Arthropod Struct. Dev.* V. 38. № 4. P. 271–291.
- Ma X., Hou X., Edgecombe G.D., Strausfeld N.J.*, 2012. Complex brain and optic lobes in an early Cambrian arthropod // *Nature*. V. 490. № 7419. P. 258–261.
- Ma X., Edgecombe G.D., Legg D.A., Hou X.*, 2014. The morphology and phylogenetic position of the Cambrian lobopodian *Diania cactiformis* // *J. Syst. Palaeontol.* V. 12. № 4. P. 445–457.
- Maas A., Waloszek D.*, 2001. Cambrian derivatives of the early arthropod stem lineage, pentastomids, tardigrades and lobopodians – An ‘Orsten’ perspective // *Zool. Anz.* V. 240. № 3–4. P. 451–459.
- Maas A., Braun A., Dong X.-P. et al.*, 2006. The ‘Orsten’ – More than a Cambrian Konsrvat-Lagerstätte yielding exceptional preservation // *Palaeoworld*. V. 15. № 3–4. P. 266–282.
- Maas A., Waloszek D., Haug J.T., Müller K.J.*, 2007. A possible larval roundworm from the Cambrian ‘Orsten’ and its bearing on the phylogeny of Cycloneuralia // *Mem. Assoc. Australas. Palaeontols.* V. 34. P. 499–519.
- Maas A., Waloszek D., Haug J.T., Müller K.J.*, 2009. Loricate larva (Scalidophora) from the Middle Cambrian of Australia // *Mem. Assoc. Australas. Palaeontols.* V. 37. P. 281–302.
- Maldonado M.*, 2004. Choanoflagellates, choanocytes, and animal multicellularity // *Invertebr. Biol.* V. 123. № 1. P. 1–22.
- Maletz J.*, 2014. Hemichordata (Pterobranchia, Enteropneusta) and the fossil record // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* V. 398. P. 16–27.
- Malooft A.C., Porter S.M., Moore J.L. et al.*, 2010a. The earliest Cambrian record of animals and ocean geochemical change // *GSA Bull.* V. 122. № 11–12. P. 1731–1774.
- Malooft A.C., Rose C.V., Beach R. et al.*, 2010b. Possible animal-body fossils in pre-Marinoan limestones from South Australia // *Nat. Geosci.* V. 3. № 9. P. 653–659.
- Mángano M.G., Buatois L.A.*, 2014. Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran – Cambrian transition: evolutionary and geobiological feedback // *Proc. R. Soc. Lond. B*. V. 281: 20140038. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.0038>.
- Mángano M.G., Buatois L.A., Astini R., Rindsberg A.K.*, 2014. Trilobites in early Cambrian tidal flats and the landward expansion of Cambrian explosion // *Geology*. V. 42. № 2. P. 143–146.
- Marléta F., Gilles A., Caubit X. et al.*, 2008. Chaetognath transcriptome reveals ancestral and unique features among bilaterians // *Genome Biol.* V. 9. № 6: R94. doi:10.1186/gb-2008-9-6-r94.
- Martí Mus M., Bergström J.*, 2007. Skeletal microstructure of helens, lateral spines of hyolithids // *Palaeontology*. V. 50. № 5. P. 1231–1243.
- Martin C., Mayer G.*, 2014. Neuronal tracing of oral nerves in a velvet worm – Implications for the evolution of the ecdysozoan brain // *Front. Neuroanat.* V. 8. № 7. doi:10.3389/fnana.2014.00007.
- Martin M.W., Grazhdankin D.V., Bowring S.A. et al.*, 2000. Age of Neoproterozoic bilatarian [sic!] body and trace fossils, White Sea, Russia: Implications for metazoan evolution // *Science*. V. 288. № 5467. P. 841–845.
- Martindale M.Q.*, 2013. Evolution of development: The details are in the entrails // *Curr. Biol.* V. 23. № 1. P. R25–R28.
- Martindale M.Q., Hejnol A.*, 2009. A developmental perspective: Changes in the position of the blastopore during bilaterian evolution // *Dev. Cell*. V. 17. № 2. P. 162–174.
- Martín-Durán J.M., Janssen R., Wennberg S. et al.*, 2012. Deuterostomic development in protostome *Priapulus caudatus* // *Current Biology*. V. 22. № 22. P. 2161–2166.
- Maslakova S.A., Martindale M.Q., Norenburg J.L.*, 2004. Vestigial prototroch in a basal nemertean, *Carinoma tremaphoros* (Nemertea; Palaeonemertea) // *Evol. Dev.* V. 6. № 4. P. 219–226.
- Matz M.V., Frank T.M., Marshall N.J. et al.*, 2008. Giant deep-sea protist produces bilaterian-like traces // *Curr. Biol.* V. 18. № 23. P. 1849–1854.
- Mayer G.*, 2006. Structure and development of onychophoran eyes: What is the ancestral visual organ in arthropods? // *Arthropod Struct. Dev.* V. 35. № 4. P. 231–245.
- Mayer G., Koch M.*, 2005. Ultrastructure and fate of nephridial anlagen in the antennal segment of *Epiperipatus bolleyi* (Onychophora, Peripatidae) – evidence for the onychophoran antennae being modified legs // *Arthropod Struct. Dev.* V. 34. № 4. P. 471–480.
- Mayer G., Harzsch S.*, 2007. Immunolocalization of serotonin in Onychophora argues against segmented ganglia being an ancestral feature of arthropods // *BMC Evol. Biol.* V. 7: 118. doi:10.1186/1471-2148-7-118.

- Mazurek D., Zatón M., 2011. Is *Nectocaris pteryx* a cephalopod? // *Lethaia*. V. 44. № 1. P. 2–4.
- Merz R.A., Woodin S.A., 2006. Polychaete chaetae: Function, fossils, and phylogeny // *Integr. Comp. Biol.* V. 46. № 4. P. 481–496.
- Meyer M., Schiffbauer J.D., Xiao S. et al., 2012. Taphonomy of the upper Ediacaran enigmatic ribbonlike fossil *Shaanxilithes* // *Palaios*. V. 27. № 5. P. 354–372.
- Meyer N.P., Boyle M.J., Martindale M.Q., Seaver E.C., 2010. A comprehensive fate map by intracellular injection of identified blastomeres in the marine polychaete *Capitella teleta* // *EvoDevo*. V. 1: 8. doi:10.1186/2041-9139-1-8.
- Mierzejewski P., Kulicki C., 2001. Graptolite-like fibril pattern in the fusellar tissue of Palaeozoic rhabdopleurid pterobranchs // *Acta Palaeontol. Pol.* V. 46. № 3. P. 349–366.
- Mikhailov K.V., Konstantinova A.V., Nikitin M.A. et al., 2009. The origin of Metazoa: a transition from temporal to spatial cell differentiation // *BioEssays*. V. 31. № 7. P. 758–768.
- Miyazaki K., 2002. On the shape of the foregut lumen in sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* V. 82. № 6. P. 1037–1038.
- Morris V.B., 2007. Origins of radial symmetry identified in an echinoderm during adult development and the inferred axes of ancestral bilateral symmetry // *Proc. R. Soc. Lond. B.* V. 274. № 1617. P. 1511–1516.
- Morse J.W., Andersson A.J., Mackenzie F.T., 2006. Initial responses of carbonate-rich shelf sediments to rising atmospheric $p\text{CO}_2$ and “ocean acidification”: Role of high Mg-calcites // *Geochim. Cosmochim. Acta*. V. 70. № 23. P. 5814–5830.
- Mounce R.C.P., Wills M.A., 2011. Phylogenetic position of *Diania* challenged // *Nature*. V. 476. № 7359. P. E1.
- Müller K.J., 1979. Phosphatocopine ostracodes with preserved appendages from the Upper Cambrian of Sweden // *Lethaia*. V. 12. № 1. P. 1–27.
- Müller K.J., Hinz-Schallreuter I., 1993. Palaeoscolecid worms from the Middle Cambrian of Australia // *Palaeontology*. V. 36. № 3. P. 549–592.
- Müller W.E.G., Li J., Schröder H.C. et al., 2007. The unique skeleton of siliceous sponges (Porifera; Hexactinellida and Demospongidae) that evolved first from the Urmetazoa during the Proterozoic: a review // *Biogeosciences*. V. 4. № 1. P. 219–232.
- Murdock D.E.J., Donoghue P.C.J., Bengtson S., Mareone F., 2012. Ontogeny and microstructure of the enigmatic Cambrian tommotiid *Sunnaginia* Missarzhevsky, 1969 // *Palaeontology*. V. 55. № 3. P. 661–676.
- Mutvei H., Zhang Y.-B., Dunca E., 2007. Late Cambrian plectonocerid nautiloids and their role in cephalopod evolution // *Palaeontology*. V. 50. № 6. P. 1327–1333.
- Nakano H., Lindin K., Bourlat S.J. et al., 2013. *Xenoturbella* exhibits direct development with similarities to Acoelomorpha // *Nat. Commun.* V. 4: 1537. doi:10.1038/ncomms2556.
- Nemliher J., Kallaste T., 2012. Conodont bioapatite resembles vertebrate enamel by XRD properties // *Est. J. Earth Sci.* V. 61. № 3. P. 191–192.
- Nesnidal M.P., Helmkampf M., Meyer A. et al., 2013. New phylogenomic data support the monophyly of Lophophorata and an Ectoproct-Phoronid clade and indicate that Polyzoa and Kryptrochozoa are caused by systematic bias // *BMC Evol. Biol.* V. 13: 253. http://www.biomedcentral.com/1471-2148/13/253.
- Neuhaus B., Kristensen R.M., Lemburg C., 1996. Ultrastructure of the cuticle of the Nemathelminthes and electron microscopical localization of chitin // *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* V. 89. P. 221.
- Neuhaus B., Bresciani J., Peters W., 1997. Ultrastructure of the pharyngeal cuticle and lectin labelling with wheat germ agglutinin-gold conjugate indicating chitin in the pharyngeal cuticle of *Oesophagostomum dentatum* (Strongylida, Nematoda) // *Acta Zool. (Stockholm)*. V. 78. № 3. P. 205–213.
- Nichols S.A., Roberts B.W., Richter D.J. et al., 2012. Origin of metazoan cadherin diversity and the antiquity of the classical cadherin/β-catenin complex // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 109. № 32. P. 13046–13051.
- Nielsen C., 1991. The development of the brachiopod *Crania (Neocrania) anomala* (O.F. Müller) and its phylogenetic significance // *Acta Zool. (Stockholm)*. V. 72. № 1. P. 7–28.
- Nielsen C., 1995. Animal evolution: Interrelationships of the living phyla. 1st edn. Oxford: Oxford Univ. Press. 467 p.
- Nielsen C., 2001. Animal evolution: Interrelationships of the living phyla. 2nd edn. Oxford: Oxford Univ. Press. 563 p.
- Nielsen C., 2003. Proposing a solution to the Articulata-Ecdysozoa controversy // *Zool. Scr.* V. 32. № 5. P. 475–482.
- Nielsen C., 2012. How to make a protostome // *Invertebr. Syst.* V. 26. № 1. P. 25–40.
- Nielsen C., 2013. Life cycle evolution: was the eumetazoan ancestor a holopelagic, planktotrophic gastraea? // *BMC Evol. Biol.* V. 13: 171. doi:10.1186/1471-2148-13-171.
- Nielsen C., Haszprunar G., Ruthensteiner B., Wanninger A., 2007. Early development of the aplacophoran mollusc *Chaetoderma* // *Acta Zool. (Stockholm)*. V. 88. № 3. P. 231–247.
- Nomaksteinsky M., Röttinger E., Dufour H.D. et al., 2009. Centralization of the Deuterostome nervous system predates chordates // *Curr. Biol.* V. 19. № 15. P. 1–6.
- Nosenko T., Schreiber F., Adamska M. et al., 2013. Deep metazoan phylogeny: When different genes tell

- different stories // Mol. Phylogen. Evol. V. 67. № 1. P. 223–233.
- Nützel A., Lehert O., Frýda J., 2007. Origin of planktotrophy—evidence from early molluscs: a response to Freeman and Lundelius // Evol. Dev. V. 9. № 4. P. 313–318.
- Oeschger R., 1990. Long-term anaerobiosis in sublitoral marine invertebrates from the Western Baltic Sea: *Halicypritus spinulosus* (Priapulida), *Astarte borealis* and *Arctica islandica* (Bivalvia) // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 59. P. 133–143.
- Ogino K., Tsuneki K., Furuya H., 2010. Unique genome of dicyemid mesozoan: Highly shortened spliceosomal introns in conservative exon/intron structure // Gene. V. 449. № 1–2. P. 70–76.
- Ou Q., Liu J., Shu D. et al., 2011. A rare onychophoran-like lobopodian from the Lower Cambrian Chengjiang Lagerstätte, southwestern China, and its phylogenetic implications // J. Paleont. V. 85. № 3. P. 587–594.
- Ou Q., Conway Morris S., Han J. et al., 2012a. Evidence for gill slits and pharynx in Cambrian vetulicolians: implications for the early evolution of deuterostomes // BMC Biology. V. 10: 81. doi:10.1186/1741-7007-10-81.
- Ou Q., Shu D., Mayer G., 2012b. Cambrian lobopodians and extant onychophorans provide new insights into early cephalisation in Panarthropoda // Nat. Commun. V. 3: 1261. doi:10.1038/ncomms2272.
- Panganiban G., Irvine S.M., Lowe C., 1997. The origin and evolution of animal appendages // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 94. № 10. P. 5162–5166.
- Paps J., Baguñà J., Riutort M., 2009. Lophotrochozoa internal phylogeny: new insights from an up-to-date analysis of nuclear ribosomal genome // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 276. № 1660. P. 1245–1254.
- Park T.-y., Woo J., Lee D.-J. et al., 2011. A stem-group cnidarian described from the mid-Cambrian of China and its significance for cnidarian evolution // Nat. Commun. V. 2: 442. doi:10.1038/ncomms1457.
- Parkhaev P.Yu., 2008. The Early Cambrian radiation of Mollusca // Phylogeny and evolution of the Mollusca / Eds Ponder W.F., Lindberg D.R. Berkeley, California: Univ. California Press. P. 33–69.
- Passamaneck Y., Halanych K.M., 2006. Lophotrochozoan phylogeny assessed with LSU and SSU data: Evidence of lophophorate polyphyly // Mol. Phylogen. Evol. V. 40. № 1. P. 20–28.
- Paterson J.R., García-Bellido D.C., Lee M.S.Y. et al., 2011. Acute vision in the giant Cambrian predator *Anomalocaris* and the origin of compound eyes // Nature. V. 480. № 7376. P. 237–240.
- Peel J.S., 1991. Functional morphology, evolution, and systematics of Early Palaeozoic univalved molluscs // Grønl. Geol. Unders. № 161. P. 1–116.
- Peel J.S., 2010. A corset-like fossil from the Cambrian Sirius Passet Lagerstätte of North Greenland and its implications for cycloneuralian evolution // J. Paleont. V. 84. № 2. P. 332–340.
- Pennerstorfer M., Scholz G., 2012. Early cleavage in *Phoronis muelleri* (Phoronida) displays spiral features // Evol. Dev. V. 14. № 6. P. 484–500.
- Peters K.E., Moldowan J.M., 1993. The biomarker guide: Interpreting molecular fossils in petroleum and ancient sediments. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice Hall. 363 p.+i–xvi.
- Peterson K.J., Waggoner B., Hagadorn J.W., 2003. A fungal analog for Newfoundland Ediacaran fossils? // Integr. Comp. Biol. V. 43. № 1. P. 127–136.
- Peterson K.J., Lyons J.B., Nowak K.S. et al., 2004. Estimating metazoan divergence times with a molecular clock // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 101. № 17. P. 6536–6541.
- Philip G.K., Creevey C.J., McInerney J.O., 2005. The Opisthokonta and the Ecdysozoa may not be clades: Stronger support for the grouping of plant and animal than for animal and fungi and stronger support for the Coelomata than Ecdysozoa // Mol. Biol. Evol. V. 22. № 5. P. 1175–1184.
- Philippe H., Brinkmann H., Copley R.R. et al., 2011. Acoelomorph flatworms are deuterostomes related to *Xenoturbella* // Nature. V. 470. № 7333. P. 255–258.
- Pi D.-H., Liu C.-Q., Shields-Zhou G., Jiang S.-Y., 2013. Trace and rare earth element geochemistry of black shale and kerogen in the early Cambrian Niutitang Formation in Guizhou province, South China: Constraints for redox environments and origin of metal enrichments // Precambrian Res. V. 225. P. 218–229.
- Pick K.S., Philippe H., Schreiber F. et al., 2010. Improved phylogenomic taxon sampling noticeably affects non-bilaterian relationships // Mol. Biol. Evol. V. 27. № 9. P. 1983–1987.
- Plazzi Q., Ribani A., Passamonti M., 2013. The complete mitochondrial genome of *Solemya velum* (Mollusca: Bivalvia) and its relationships with Conchifera // BMC Genomics. V. 14: 409. doi:10.1186/1471-2164-14-409.
- Plotnick R.E., 1990. Paleobiology of the arthropod cuticle // Arthropod paleobiology: Short courses in paleontology. V. 3 / Ed. Mikulic D.G. Knoxville, Tennessee: Paleontol. Soc. Publ., Univ. Tennessee. P. 177–196.
- Podar M., Haddock S.H., Sogin M.L., Harbison G.R., 2001. Phylogenetic framework for the phylum Ctenophora using 18S rRNA genes // Mol. Phylogen. Evol. V. 21. № 2. P. 218–230.
- Pojeta J., Jr., Runnegar B., 1976. The paleontology of rostroconch mollusks and the early history of the phylum Mollusca // U.S. Geol. Surv. Prof. Paper. V. 968. P. 1–88.
- Ponder W.F., Parkhaev P.Yu., Beechey D.L., 2007. A remarkable similarity in scaly shell structure in Early Cambrian univalved limpets (Monoplacophora; Maikhanelidae) and a Recent fissurellid limpet

- (Gastropoda: Vetigastropoda) with a review of Mai-khanellidae // *Mollusc. Res.* V. 27. № 3. P. 153–163.
- Popov L.E., Holmer L.E., Bassett M.G.*, 1996. Radiation of the earliest calcareous brachiopods // *Brachiopods / Eds Copper P., Jin J.* Rotterdam: Balkema. P. 209–213.
- Popov L.E., Bassett M.G., Holmer L.E.*, 2012. Earliest ontogeny of Early Palaeozoic Craniiformea: compelling evidence for lecithotrophy // *Lethaia*. V. 45. № 4. P. 566–573.
- Porter S.M.*, 2006. The Proterozoic fossil record of heterotrophic eukaryotes // *Neoproterozoic geobiology and paleobiology / Eds Xiao S., Kaufman A.J.* Dordrecht: Springer. P. 1–21. (Topics Geobiol. V. 27).
- Porter S.M.*, 2008. Skeletal microstructure indicates chancelloriids and halkieriids are closely related // *Palaeontology*. V. 51. № 4. P. 865–879.
- Porter S.M.*, 2010. Calcite and aragonite seas and the *de novo* acquisition of carbonate skeletons // *Geobiology*. V. 8. № 4. P. 256–277.
- Prpic N.-M.*, 2008. Parasegmental appendage allocation in annelids and arthropods and the homology of parapodia and arthropodia // *Frontiers Zool.* V. 5: 17. doi:10.1186/1742-9994-5-17.
- Prud'homme B., de Rosa R., Arendt D. et al.*, 2003. Arthropod-like expression patterns of *engrailed* and *wingless* in the annelid *Platynereis dumerilii* suggest a role in segment formation // *Curr. Biol.* V. 13. № 21. P. 1876–1881.
- Putnam N.H., Butts T., Ferrier D.E. et al.*, 2008. The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype // *Nature*. V. 453. № 7198. P. 1064–1072.
- Raff R.A.*, 2008. Origins of the other metazoan body plans: the evolution of larval forms // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. V. 363. № 1496. P. 1473–1479.
- Ramsköld L., Chen J.*, 1998. Cambrian lobopodians: Morphology and phylogeny // *Arthropod fossils and phylogeny / Ed. Edgecombe G.D.* N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 107–150.
- Reitner J., Wörheide G.*, 2002. Non-lithistid fossil Demospongiae—Origins of their palaeobiodiversity and highlights in history of preservation // *Systema Porifera: A guide to the classification of sponges / Eds Hooper J.N.A., Van Soest R.W.M.* N.Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers. V. 1. P. 52–68.
- Retallack G.J.*, 1994. Were the Ediacaran fossilslichens? // *Paleobiology*. V. 20. № 4. P. 523–544.
- Reuter O.M.*, 1913. Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte. Berlin: R. Friedländer & Sohn. xvi+448 p.
- Rigby J.K., Hou X.-G.*, 1995. Lower Cambrian demosponges and hexactinellid sponges from Yunnan, China // *J. Paleont.* V. 69. № 6. P. 1009–1019.
- Rigby J.K., Collins D.*, 2004. Sponges of the Middle Cambrian Burgess Shale and Stephen formations, British Columbia // *ROM Contrib. Sci.* V. 1. P. 1–155.
- Rigby S., Milsom C.V.*, 2000. Origins, evolution, and diversification of zooplankton // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* V. 31. P. 293–313.
- Robson E.A.*, 1964. The cuticle of *Peripatopsis moseleyi* // *Quart. J. Microsc. Sci.* V. 105. № 3. P. 281–299.
- Rota-Stabelli O., Daley A.C., Pisani D.*, 2013. Molecular timetrees reveal a Cambrian colonization of land and a new scenario for ecdysozoan evolution // *Curr. Biol.* V. 23. № 5. P. 392–398.
- Rouse G.W.*, 1999. Trochophore concepts: ciliary bands and the evolution of larvae in spiralian Metazoa // *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* V. 66. № 4. P. 411–464.
- Ruben J.A., Bennett A.A.*, 1987. The evolution of bone // *Evolution*. V. 41. № 6. P. 1187–1197.
- Runnegar B.*, 1996. Early evolution of the Mollusca // *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca / Ed. Taylor J.* Oxford: Oxford Univ. Press. P. 77–87.
- Runnegar B.*, 2007. No evidence for planktotrophy in Cambrian molluscs // *Evol. Dev.* V. 9. № 4. P. 311–312.
- Runnegar B.*, 2011. Once again: Is *Nectocaris pteryx* a stem-group cephalopod? // *Lethaia*. V. 44. № 4. P. 373.
- Runnegar B., Jell P.A.*, 1976. Australian Middle Cambrian molluscs and their bearing on early molluscan evolution // *Alcheringa*. V. 1. № 2. P. 109–138.
- Runnegar B., Pojeta J., Morris N.J. et al.*, 1975. Biology of the hyolitha // *Lethaia*. V. 6. № 2. P. 181–191.
- Ryan J.F., Pang K., NISC Comparative Sequencing Program et al.*, 2010. The homeodomain complement of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* suggests that Ctenophora and Porifera diverged prior to the ParaHoxozoa // *EvoDevo*. V. 1: 9. doi:10.1186/2041-9139-1-9.
- Saltzman M.R.*, 2005. Phosphorus, nitrogen, and the redox evolution of the Paleozoic oceans // *Geology*. V. 33. № 7. P. 573–576.
- Sandberg P.A.*, 1983. An oscillating trend in Phanerozoic non-skeletal carbonate mineralogy // *Nature*. V. 305. № 5929. P. 19–22.
- Sansom R.S., Gabbott S.E., Purnell M.A.*, 2011. Decay of vertebrate characters in hagfish and lamprey (Cyclostomata) and the implications for the vertebrate fossil record // *Proc. R. Soc. Lond. B*. V. 278. № 1709. P. 1150–1157.
- Saran S., Meima M.E., Alvarez-Curto E. et al.*, 2002. cAMP signaling in *Dictyostelium*. Complexity of cAMP synthesis, degradation and detection // *J. Muscle Res. Cell.* V. 23. № 7–8. P. 793–802.
- Savarese M.*, 1992. Functional analysis of archaeocyathan skeletal morphology and its paleobiological implications // *Paleobiology*. V. 18. № 4. P. 464–480.
- Schaap P.*, 2007. Evolution of size and pattern in the social amoebas // *BioEssays*. V. 29. № 7. P. 635–644.

- Scheltema A.H., Ivanov D.L.*, 2002. An aplacophoran postlarva with iterated dorsal groups of spicules and skeletal similarities to Paleozoic fossils // *Invertebr. Biol.*. V. 121. № 1. P. 1–19.
- Schierwater B., DeSalle R.*, 2001. Current problems with the zootype and the early evolution of the *Hox* genes // *J. Exp. Zool.* V. 291. № 2. P. 169–174.
- Schierwater B., Eitel M., Jakob W. et al.*, 2009. Concatenated molecular and morphological analysis sheds light on early metazoan evolution and fuels a modern “Urmetazoon” hypothesis. *PLoS Biology*. V. 7. № 1: e1000020. doi:10.1371/journal.pbio.1000020.
- Schmidt-Rhaesa A.*, 2006. Perplexities concerning the Ecdysozoa: A reply to Pilato et al. // *Zool. Anz.* V. 244. № 3–4. P. 205–208.
- Schmidt-Rhaesa A., Rothe B.H.*, 2006. Postembryonic development of dorsoventral and longitudinal musculature in *Pycnophyes kielensis* (Kinorhyncha, Homalorhagida) // *Integr. Comp. Biol.* V. 46. № 2. P. 144–150.
- Schmidt-Rhaesa A., Bartolomaeus T., Lemburg C. et al.*, 1998. The position of the Arthropoda in the phylogenetic system // *J. Morphol.* V. 238. № 3. P. 263–285.
- Schoenemann B., Liu J.-N., Shu D.-G. et al.*, 2009. A minuscule optimized visual system in the Lower Cambrian // *Lethaia*. V. 42. № 3. P. 265–273.
- Schulz H.N., Schulz H.D.*, 2005. Large sulfur bacteria and the formation of phosphorite // *Science*. V. 307. № 5708. P. 416–418.
- Schulze J., Schierenberg E.*, 2008. Cellular pattern formation, establishment of polarity and segregation of colored cytoplasm in embryos of the nematode *Romanomermis culicivorax* // *Dev. Biol.* V. 315. № 2. P. 426–436.
- Sebé-Pedrós A., Roger A.J., Lang F.B. et al.*, 2010. Ancient origin of integrin-mediated adhesion and signalling machinery // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 107. № 22. P. 10142–10147.
- Sebé-Pedrós A., Irimia M., del Campo J. et al.*, 2013. Regulated aggregative multicellularity in a close unicellular relative of metazoa // *eLife*. V. 2. № e01287. doi:10.7554/eLife.01287.
- Seilacher A.*, 1989. Vendozoa: organismic constructions in the Proterozoic biosphere // *Lethaia*. V. 22. № 3. P. 229–239.
- Seilacher A.*, 1992. Vendobionta and Psammocorallia: lost constructions of the Precambrian evolution // *J. Geol. Soc. Lond.* V. 149. № 4. P. 607–613.
- Seilacher A., Pfleiderer F.*, 1994. From biomats to benthic agriculture: A biohistoric revolution // *Biostabilization of sediments / Eds Krumbein W.E., Paterson D.M., Stal L.J. Oldenburg: BIS*. P. 97–105.
- Serezhnikova E.A.*, 2007. Vendian *Hiemalora* from Arctic Siberia reinterpreted as holdfasts of benthic organisms // The rise and fall of the Ediacaran biota / Eds Vickers-Rich P., Komarower P. *Geol. Soc. Lond. Spec. Publ.* V. 286. P. 319–324.
- Shigeno S., Sasaki T., Moritaki T. et al.*, 2008. Evolution of the cephalopod head complex by assembly of multiple molluscan body parts: Evidence from *Nautilus* embryonic development // *J. Morphol.* V. 269. № 1. P. 1–17.
- Shields-Zhou G., Zhu M.*, 2013. Biogeochemical changes across the Ediacaran–Cambrian transition in South China // *Precambrian Res.* V. 225. P. 1–6.
- Shu D.*, 2003. A paleontological perspective of vertebrate origin // *Chinese Sci. Bull.* V. 48. № 8. P. 725–735.
- Shu D., Conway Morris S.*, 2003. Response to comment “A new species of *Yunnanozoan* [sic!] with implications for deuterostome evolution” // *Science*. V. 300. № 5624. P. 1372d.
- Shu D.-G., Conway Morris S., Zhang X.-L.*, 1996. A *Pikaia*-like chordate from the Lower Cambrian of China // *Nature*. V. 384. № 6605. P. 157–158.
- Shu D.-G., Luo H.-L., Conway Morris S. et al.*, 1999. Lower Cambrian vertebrates from south China // *Nature*. V. 402. № 6757. P. 42–46.
- Shu D.-G., Chen L., Han J., Zhang X.-L.*, 2001. An early Cambrian tunicate from China // *Nature*. V. 411. № 6836. P. 472–473.
- Shu D.-G., Conway Morris S., Han J. et al.*, 2003a. Head and backbone of the early Cambrian vertebrate *Haikouichthys* // *Nature*. V. 421. № 6922. P. 526–529.
- Shu D., Conway Morris S., Zhang Z.F. et al.*, 2003b. A new species of *Yunnanozoan* [sic!] with implications for deuterostome evolution // *Science*. V. 299. № 5611. P. 1380–1384.
- Shu D.-G., Conway Morris S., Zhang Z.-F., Han J.*, 2010. The earliest history of the deuterostomes: the importance of the Chengjiang fossil-Lagerstätte // *Proc. R. Soc. Lond. B.* V. 277. № 1678. P. 165–174.
- Shubin N., Tabin C., Carroll S.*, 1997. Fossils, genes and the evolution of animal limbs // *Nature*. V. 388. № 6643. P. 639–648.
- Signor P.W., Vermeij G.J.*, 1994. The plankton and the benthos: Origins and early history of an evolving relationships // *Paleobiology*. V. 20. № 3. P. 297–319.
- Sigwart J.D., Sutton M.D.*, 2007. Deep molluscan phylogeny: synthesis of palaeontological and neontological data // *Proc. R. Soc. Lond. B.* V. 274. № 1624. P. 2413–2419.
- Singer A., Plotnick R., Laflamme M.*, 2013. Experimental fluid mechanics of an Ediacaran frond // *Palaeontol. Electr.* V. 15. № 2 (19A). 14 p.
- Skovsted C.B., Balthasar U., Brock G.A. et al.*, 2009a. The tommotiid *Camenella reticulosa* from the early Cambrian of South Australia: Morphology, scleritome reconstruction, and phylogeny // *Acta Palaeontol. Pol.* V. 54. № 3. P. 525–540.

- Skovsted C.B., Brock G.A., Holmer L.E., Paterson J.R.*, 2009b. First report of the early Cambrian stem group brachiopod *Mickwitzia* from East Gondwana // *Gondwana Res.* V. 16. № 1. P. 145–150.
- Skovsted C.B., Holmer L.E., Larsson C.M. et al.*, 2009c. The scleritome of *Paterimitra*: an early Cambrian stem group brachiopod from South Australia // *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* V. 276. № 1662. P. 1651–1656.
- Skovsted C.B., Brock G.A., Topper T.P. et al.*, 2011. Scleritome construction, biofacies, biostratigraphy and systematics of the tommotiid *Eccentrotheca helenia* sp. nov. from the early Cambrian of South Australia // *Palaeontology*. V. 54. № 2. P. 253–286.
- Sly B.J., Snock M.S., Raff R.A.*, 2003. Who came first – larvae or adults? Origins of bilaterian metazoan larvae // *Int. J. Dev. Biol.* V. 47. № 7/8. P. 623–632.
- Smith A.B.*, 2012. Cambrian problematica and the diversification of deuterostomes // *BMC Biology*. V. 10: 79. doi:10.1186/1741-7007-10-79.
- Smith A.B., Zamora S., Álvaro J.J.*, 2013. The oldest echinoderm faunas from Gondwana show that echinoderm body plan diversification was rapid // *Nat. Commun.* V. 4: 1385. doi:10.1038/ncomms2391.
- Smith M.R.*, 2012. Mouthparts of the Burgess Shale fossils *Odontogriphus* and *Wiwaxia*: implications for the ancestral molluscan radula // *Proc. Biol. Sci.* V. 279. № 1745. P. 4285–4295.
- Smith M.R.*, 2013. Nectocaridid ecology, diversity, and affinity: early origin of a cephalopod-like body plan // *Paleobiology*. V. 39. № 2. P. 297–321.
- Smith M.R., Caron J.-B.*, 2010. Primitive soft-bodied cephalopods from the Cambrian // *Nature*. V. 465. № 7297. P. 469–472.
- Smith S.A., Wilson N.G., Goetz F.E. et al.*, 2011. Resolving the evolutionary relationships of molluscs with phylogenomic tools // *Nature*. V. 480. № 7377. P. 364–367.
- Sperling E.A., Vinther J.*, 2010. A placozoan affinity for *Dickinsonia* and the evolution of late Proterozoic metazoan feeding modes // *Evol. Dev.* V. 12. № 2. P. 201–209.
- Sperling E.A., Pisani D., Peterson K.J.*, 2007. Poriferan paraphyly and its implications for Precambrian palaeobiology // The rise and fall of the Ediacaran biota / Eds Vickers-Rich P., Komarower P. *Geol. Soc. Lond. Spec. Publ.* V. 286. P. 355–368.
- Sperling E.A., Robinson J.M., Pisani D., Peterson K.J.*, 2010. Where's the glass? Biomarkers, molecular clocks, and microRNAs suggest a 200-Myr missing Precambrian record of siliceous sponge spicules // *Geobiology*. V. 8. № 1. P. 24–36.
- Srivastava M., Begovic E., Chapman J. et al.*, 2008. The *Trichoplax* genome and the nature of placozoans // *Nature*. V. 454. № 7207. P. 955–960.
- Stanley S.M., Hardie L.A.*, 1999. Hypercalcification: paleontology links plate tectonics and geochemistry to sedimentology // *GSA Today*. V. 9. № 2. P. 1–7.
- Stein M., Waloszek D., Maas A. et al.*, 2008. The stem crustacean *Oelandocaris oelandica* re-visited // *Acta Palaeontol. Pol.* V. 53. № 3. P. 461–484.
- Steiner M., Qian Y., Li G. et al.*, 2014. The developmental cycles of early Cambrian Olivooidea fam. nov. (?Cycloneuralia) from the Yangtze Platform (China) // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* V. 398. P. 97–124.
- Sternfeld J., O'Mara R.*, 2005. Aerial migration of the *Dictyostelium* slug // *Develop. Growth Differ.* V. 47. № 1. P. 49–58.
- Störcz V., Higgins R.P., Morse P.*, 1989. Ultrastructure of the body wall of *Meiopriapulus fijiensis* (Priapulida) // *Trans. Am. Microsc. Soc.* V. 108. № 4. P. 319–331.
- Strausfeld N.J., Strausfeld C.M., Stowe S. et al.*, 2006. The organization and evolutionary implications of neuropils and their neurons in the brain of the onychophoran *Euperipatoides rovelli* // *Arthropod Struct. Dev.* V. 35. № 3. P. 169–196.
- Struck T.H.*, 2013. The impact of paralogy on phylogenetic studies – A case study on annelid relationships // *PLoS ONE*. V. 8. № 5: e62892. doi:10.1371/journal.pone.0062892.
- Struck T.H., Fisse F.*, 2008. Phylogenetic position of Nemertea derived from phylogenomic data // *Mol. Biol. Evol.* V. 25. № 4. P. 728–736.
- Struck T.H., Paul C., Hill N. et al.*, 2011. Phylogenomic analyses unravel annelid evolution // *Nature*. V. 471. № 7336. P. 95–100.
- Suga S.A., Ruiz-Trillo I.*, 2013. Development of ichthyosporean shed light on the origin of metazoan multicellularity // *Dev. Biol.* V. 377. № 1. P. 284–292.
- Suga S.A., Chen Z., de Mendoza A. et al.*, 2013. The *Capsaspora* genome reveals a complex unicellular prehistory of animals // *Nat. Commun.* V. 4: 2325. doi:10.1038/ncomms3325.
- Summons R.E., Bradley A.S., Jahnke L.L., Waldbauer J.R.*, 2006. Steroids, tripenoids and molecular oxygen // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* V. 361. № 1471. P. 951–968.
- Sutton M.D., Briggs D.E.G., Siveter D.J., Siveter D.J.*, 2001. An exceptionally preserved vermiform mollusc from the Silurian of England // *Nature*. V. 410. № 6827. P. 461–463.
- Sutton M.D., Briggs D.E.G., Siveter D.J. et al.*, 2012. A Silurian armoured aplacophoran and implications for molluscan phylogeny // *Nature*. V. 490. № 7418. P. 94–97.
- Swalla B.J., Smith A.B.*, 2008. Deciphering deuterostome phylogeny: molecular, morphological and palaeontological perspectives // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* V. 363. № 1496. P. 1557–1568.

- Szaniawski H.*, 2002. New evidence for the protoconodont origin of chaetognaths // *Acta Palaeontol. Pol.* V. 47. № 3. P. 405–419.
- Tanaka G., Hou X., Ma X. et al.*, 2013. Chelicerate neural ground pattern in a Cambrian great appendage arthropod // *Nature*. V. 502. № 7471. P. 364–367.
- Telford M.J., Copley R.R.*, 2011. Improving animal phylogenetics with genomic data // *Trends in Genetics*. V. 27. № 5. P. 186–195.
- Topper T.P., Holmer L.E., Skovsted C.B. et al.*, 2013a. The oldest brachiopods from the lower Cambrian of South Australia // *Acta Palaeontol. Pol.* V. 58. № 1. P. 93–109.
- Topper T.P., Skovsted C.B., Peel J.S., Harper D.A.T.*, 2013b. Moultling in the lobopodian *Onychodictyon* from the lower Cambrian of Greenland // *Lethaia*. V. 46. № 4. P. 490–495.
- Torruella G., Derelle R., Paps J.*, 2012. Phylogenetic relationships within the Opisthokonta based on phylogenomic analyses of conserved single-copy protein domains // *Mol. Biol. Evol.* V. 29. № 2. P. 531–544.
- Ungerer P., Scholtz G.*, 2009. Cleavage and gastrulation in *Pycnogonum litorale* (Arthropoda, Pycnogonida): morphological support for the Ecdysozoa? // *Zoomorphology*. V. 128. № 3. P. 263–274.
- Urbanek A., Mierzejewska G.*, 1983. The fine structure of zooidal tubes in Sabelliditida and Pogonophora // Upper Precambrian and Cambrian palaeontology of the East-European Platform / Eds Urbanek A., Rozanov A.Yu. Warsaw: Wydawnictwa Geol. P. 100–111.
- van Iten H., Cox R.S., Mapes R.H.*, 1992. New data on the morphology of *Sphenothallus* Hall: Implications for its affinities // *Lethaia*. V. 25. № 2. P. 135–144.
- van Iten H., Simões M.G., Marques A., Collins A.*, 2006. Reassessment of the phylogenetic position of conulariids in the subphylum Medusozoa (phylum Cnidaria) // *J. Syst. Palaeontol.* V. 4. № 2. P. 109–118.
- van Iten H., Zhu M., Li G.*, 2010. Redescription of *Hexaconularia* He and Yag, 1986 (Lower Cambrian, South China): Implications for the affinities of conulariid-like small shelly fossils // *Palaeontology*. V. 53. № 1. P. 191–199.
- Vannier J., Steiner M., Renvoisé E. et al.*, 2007. Early Cambrian origin of modern food webs: evidence from predator arrow worms // *Proc. R. Soc. Lond. B.* V. 274. № 1610. P. 627–633.
- Vannier J., Calandra I., Gaillard C., Źylińska A.*, 2010. Priapulid worms: Pioneer horizontal burrowers at the Precambrian-Cambrian boundary // *Geology*. V. 38. № 8. P. 711–714.
- Vanreusel A., De Groote A., Gollner S., Bright M.*, 2010. Ecology and biogeography of free-living nematodes associated with chemosynthetic environments in the deep sea: A review // *PLoS ONE*. V. 5. № 8: e12449. doi:10.1371/journal.pone.0012449.
- Vendrasco M.J., Porter S.M., Kouchinsky A. et al.*, 2010. New data on molluscs and their shell microstructures from the Middle Cambrian Gowers Formation, Australia // *Paleontology*. V. 53. № 1. P. 97–135.
- Vendrasco M.J., Checa A.G., Kouchinsky A.V.*, 2011. Shell microstructure of the early bivalve *Pojetaia* and the independent origin of nacre within the mollusca // *Paleontology*. V. 54. № 4. P. 825–850.
- Vendrasco M.J., Checa A., Heimbrock W.P., Baumann S.D.J.*, 2013. Nacre in molluscs from the Ordovician of the Midwestern United States // *Geosciences*. V. 3. № 1. P. 1–29.
- Vermeij G.J.*, 1990. The origin of skeletons // *Palaios*. V. 4. № 6. P. 585–589.
- Vinn O.*, 2006. Possible cnidarian affinities of *Torellella* (Hyolithelminthes, Upper Cambrian, Estonia) // *Paläontol. Z.* V. 80. № 4. P. 384–389.
- Vinn O., Mutvei H.*, 2009. Calcareous tubeworms of the Phanerozoic // *Est. J. Earth Sci.* V. 58. № 4. P. 286–296.
- Vinn O., Zaton M.*, 2012. Inconsistencies in proposed annelid affinities of early biomimicized organism *Cloudina* (Ediacaran): structural and ontogenetic features // *Carnets Geol. (Notebooks Geol.)*. V. 2012/03 (CG2012_A03). P. 39–47.
- Vinn O., ten Hove H.A., Mutvei H.*, 2008. On the tube ultrastructure and origin of calcification in sabellids (Annelida, Polychaeta) // *Palaeontology*. V. 51. № 2. P. 295–301.
- Vinther J.*, 2009. The canal system in sclerites of Lower Cambrian *Sinosachites* (Halkieriidae: Sachitida): Significance for the molluscan affinities of the sachitids // *Palaeontology*. V. 52. № 4. P. 689–712.
- Vinther J., Nielsen C.*, 2005. The Early Cambrian *Halkieria* is a mollusc // *Zool. Scr.* V. 34. № 1. P. 81–89.
- Vinther J., Briggs D.E.G.*, 2009. Machaeridian locomotion // *Lethaia*. V. 42. № 3. P. 357–364.
- Vinther J., Van Roy P., Briggs D.E.G.*, 2008. Machaeridians are Palaeozoic armoured annelids // *Nature*. V. 451. № 7175. P. 185–188.
- Vinther J., Smith M.P., Harper D.A.T.*, 2011. Vetulicolians from the Lower Cambrian Sirius Passet Lagerstätte, North Greenland, and the polarity of morphological characters in basal deuterostomes // *Palaeontology*. V. 54. № 3. P. 711–719.
- Vinther J., Sperling E.A., Briggs D.E.G., Peterson K.J.*, 2012. A molecular palaeobiological hypothesis for the origin of aplacophoran molluscs and their derivation from chiton-like ancestors // *Proc. R. Soc. Lond. B.* V. 279. № 1732. P. 1259–1268.
- Vogel S.*, 1988. Life's devices. Princeton: Princeton Univ. Press. 367 p.
- Wägele J.-W., Misoff B.*, 2001. On quality of evidence in phylogeny reconstruction: a reply to Zrzavý's defence

- of the ‘Ecdysozoa’ hypothesis // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* V. 39. № 3. P. 165–176.
- Walcott C.D.*, 1911a. Cambrian geology and paleontology. II. № 3. Middle Cambrian holothurians and medusae // *Smiths. Miscell. Collect. Contrib.* № 2011. P. 41–68.
- Walcott C.D.*, 1911b. Cambrian geology and paleontology. II. № 5. Middle Cambrian annelids // *Smiths. Miscell. Collect. Contrib.* № 2014. P. 109–144.
- Walcott C.D.*, 1912. Cambrian geology and paleontology. II. № 6. Middle Cambrian Branchiopoda, Malacostraca, Trilobita, and Merostomata // *Smiths. Miscell. Collect. Contrib.* № 2051. P. 145–228.
- Wallberg A., Thollesson M.A., Farris J.S., Jondelius U.*, 2004. The phylogenetic position of the comb jellies (Ctenophora) and the importance of taxonomic sampling // *Cladistics*. V. 20. № 6. P. 558–578.
- Wallraff E., Wallraff H.G.*, 1997. Migrating and bidirectional phototaxis in *Dictyostelium discoideum* slugs lacking the action cross-linking 120 kDa gelation factor // *J. Exper. Biol.* V. 200. № 24. P. 3213–3220.
- Waloszek D., Dunlop J.A.*, 2002. A larval sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) from the Upper Cambrian ‘Orsten’ of Sweden, and the phylogenetic position of pycnogonids // *Palaeontology*. V. 45. № 3. P. 421–446.
- Westheide W.*, 1997. The direction of evolution within the Polychaeta // *J. Nat. Hist.* V. 31. № 1. P. 1–5.
- Whittington H.B., Briggs D.E.G.*, 1985. The largest Cambrian animal, *Anomalocaris*, Burgess Shale, British Columbia // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* V. 309. № 1141. P. 569–609.
- Whittington P.M., Mayer G.*, 2011. The origins of the arthropod nervous system: Insights from the Onychophora // *Arthropod Struct. Dev.* V. 40. № 3. P. 193–209.
- Wilkinson B.H.*, 1979. Biomineralization, paleoceanography, and the evolution of calcareous marine organisms // *Geology*. V. 7. № 11. P. 524–527.
- Williams A., Carlson S.J., Brunton C.H.C. et al.*, 1996. A supra-ordinal classification of the Brachiopoda // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* V. 351. № 1344. P. 1171–1193.
- Williams T., Blachuta B., Hegna T.A., Nagy L.M.*, 2012. Decoupling elongation and segmentation: *Notch* involvement in anostracan crustacean segmentation // *Evol. Dev.* V. 14. № 4. P. 372–382.
- Wood R.A., Zhuravlev A.Yu.*, 2012. Escalation and ecological selectivity in the Cambrian radiation of skeletons // *Earth-Sci. Rev.* V. 115. № 4. P. 249–261.
- Wood R.A., Zhuravlev A.Yu., Debrenne F.*, 1992. Functional biology and ecology of Archaeocyatha // *Palaios*. V. 7. № 2. P. 131–156.
- Wood R.A., Grotzinger J.P., Dickson J.A.D.*, 2002. Proterozoic modular biomineralized metazoan from the Nama Group, Namibia // *Science*. V. 296. № 5577. P. 2383–2386.
- Wu W., Zhu M., Steiner M.*, 2014. Composition and tiering of the Cambrian sponge communities // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol.* V. 398. P. 86–96.
- Xiao S.H., Zhang Y., Knoll A.H.*, 1998. Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite // *Nature*. V. 391. № 6667. P. 553–558.
- Xiao S., Shen B., Zhou C. et al.*, 2005. A uniquely preserved Ediacaran fossil with direct evidence for a quilted bodyplan // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 102. № 29. P. 10227–10232.
- Yang J., Ortega-Hernández J., Butterfield N.J., Zhang X.-g.*, 2013. Specialized appendages in fuxianhuiids and the head organization of early euarthropods // *Nature*. V. 494. № 7438. P. 468–471.
- Yin L., Xiao S., Yuan X.*, 2001. New observations on spicule-like structures from Doushantuo phosphorites at Weng'an, Guizhou Province // *Chinese Sci. Bull.* V. 46. № 21. P. 1828–1832.
- Yin Z., Zhu M., Tafforeau P. et al.*, 2013. Early embryogenesis of potential bilaterian animals with polar lobe formation from the Ediacaran Weng'an Biota, South China // *Precambrian Res.* V. 225. P. 44–57.
- Yin Z., Liu P., Li G. et al.*, 2014. Biological and taphonomic implications of Ediacaran fossil embryos undergoing cytokinesis // *Gondwana Res.* V. 25. № 3. P. 1019–1026.
- Yochelson E.L.*, 1975. Discussion of early Cambrian “molluses” // *J. Geol. Soc. Lond.* V. 131. № 6. P. 661–662.
- Yochelson E.L.*, 1978. An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient molluscs // *Malacologia*. V. 17. № 2. P. 165–191.
- Yokobori S.-i., Iseto T., Asakawa S. et al.*, 2008. Complete nucleotide sequences of mitochondrial genomes of two solitary entoprocts, *Loxocorone allax* and *Loxosomella aloxiata*: Implications for lophotrochozoan phylogeny // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 47. № 2. P. 612–628.
- Young G.A., Hagadorn J.W.*, 2010. The fossil record of cnidarian medusae // *Palaeoworld*. V. 19. № 3–4. P. 212–221.
- Zamora S., Smith A.B.*, 2012. Cambrian stalked echinoderms show unexpected plasticity of arm construction // *Proc. R. Soc. Lond. B.* V. 279. № 1727. P. 293–298.
- Zamora S., Rahman I.A., Smith A.B.*, 2012. Plated Cambrian bilaterians reveal the earliest stages of echinoderm evolution // *PLoS ONE*. V. 7. № 6: e38296. doi:10.1371/journal.pone.0038296.
- Zamora S., Sumrall C.D., Vizcaíno D.*, 2013. Morphology and ontogeny of the Cambrian edrioasteroid echinoderm *Cambraster cannati* from western Gondwana // *Acta Palaeontol. Pol.* V. 58. № 3. P. 545–559.

- Zhang X.-G., Pratt B.R., 1996. Early Cambrian palaeoscolecid cuticles from Shaanxi, China // J. Paleont. V. 70. № 2. P. 275–279.
- Zhang X., Briggs D.E.G., 2007. The nature and significance of the appendages of *Opabinia* from the Middle Cambrian Burgess Shale // Lethaia. V. 40. № 2. P. 161–173.
- Zhang X.-G., Hou X.-G., Bergström J., 2006. Early Cambrian priapulid worms buried with their lined burrows // Geol. Mag. V. 143. № 6. P. 743–748.
- Zhang Z., Han J., Zhang X. et al., 2004. Soft-tissue preservation in the Lower Cambrian linguloid brachiopod from South China // Acta Palaeontol. Pol. V. 49. № 2. P. 259–266.
- Zhang Z., Li G., Emig C.C. et al., 2009. Architecture and function of the lophophore in the problematic brachiopod *Heliomedusa orienta* (Early Cambrian, South China) // Geobios. V. 42. № 5. P. 649–661.
- Zhang Z., Holmer L.E., Ou Q. et al., 2011. The exceptionally preserved Early Cambrian stem rhynchonelliform brachiopod *Longtancunella* and its implications // Lethaia. V. 44. № 4. P. 490–495.
- Zhang Z., Holmer L.E., Skovsted C.B. et al., 2013. A sclerite-bearing stem group ectoproct from the early Cambrian and its implications // Sci. Rep. V. 3: 1066. doi:10.1038/srep01066.
- Zhao F., Caron J.-B., Bottjer D.J. et al., 2013. Diversity and species abundance patterns of the early Cambrian (Series 2, Stage 3) Chengjiang Biota from China // Paleobiology. V. 40. № 1. P. 50–69.
- Zhu M.-y., van Iten H., Cox R.S. et al., 2000. Occurrence of *Byronia* Matthew and *Sphenothallus* Hall in the Lower Cambrian of China // Paläontol. Z. V. 74. № 3. P. 227–238.
- Zhu M.-Y., Zhao Y.-L., Chen J.-Y., 2002. Revision of the Cambrian discoidal animals *Stellosomites eumorphus* and *Pararotadiscus guizhouensis* from South China // Geobios. V. 35. № 2. P. 165–185.
- Zhu M., Gehling J.G., Xiao S. et al., 2008. Eight-armed Ediacara fossil preserved in contrasting taphonomic windows from China and Australia // Geology. V. 36. № 11. P. 867–870.
- Zhuravlev A.Yu., 1986. Radiocyathids // Problematic fossil taxa / Eds Hoffman A., Nitecki M.H. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 35–44.
- Zhuravlev A.Yu., 1989. Poriferan aspects of archaeocyathan skeletal function // Mem. Assoc. Australas. Palaeontols. V. 8. P. 387–399.
- Zhuravlev A.Yu., 1993a. Were Ediacaran Vendobionta multicellulars? // N. Jahr. Zentr. Geol. Paläontol., Abh. V. 190. № 2/3. P. 299–314.
- Zhuravlev A.Yu., 1993b. A functional morphological approach to the biology of the Archaeocyatha // N. Jahr. Zentr. Geol. Paläontol., Abh. V. 190. № 2/3. P. 315–327.
- Zhuravlev A.Yu., 2001a. Paleoecology of Cambrian reef ecosystems // The history and sedimentology of ancient reef systems / Ed. Stanley J.D., Jr. N.Y.: Plenum Press. P. 121–157 (Topics Geobiol. V. 17).
- Zhuravlev A.Yu., 2001b. Biota diversity and structure during the Neoproterozoic-Ordovician transition // The ecology of the Cambrian radiation / Eds Zhuravlev A.Yu., Riding R. N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 173–199.
- Zhuravlev A.Yu., Naimark E.B., 2005. Alpha, beta, or gamma: Numerical view on the Early Cambrian world // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. V. 220. № 1–2. P. 207–225.
- Zhuravlev A.Yu., Wood R.A., 2008. Eve of biomimeticization: Controls on skeletal mineralogy // Geology. V. 36. № 12. P. 923–926.
- Zhuravlev A.Yu., Debrenne F., Lafuste J., 1993. Early Cambrian microstructural diversification of Cnidaria // Cour. Forsch. Senckenberg. V. 164. P. 365–372.
- Zhuravlev A.Yu., Gámez Vintaned J.A., Ivantsov A. Yu., 2009. First finds of problematic Ediacaran fossil *Gaojiashania* in Siberia and its origin // Geol. Mag. V. 146. № 5. P. 775–780.
- Zhuravlev A.Yu., Gámez Vintaned J.A., Ivantsov A. Yu., 2011a. Discussion of ‘First finds of problematic Ediacaran fossil *Gaojiashania* in Siberia and its origin’: reply // Geol. Mag. V. 148. № 2. P. 329–333.
- Zhuravlev A.Yu., Gámez Vintaned J.A., Liñán E., 2011b. The Palaeoscolecida and the evolution of the Ecdysozoa // Palaeontogr. Can. V. 31. P. 177–204.
- Zhuravlev A.Yu., Liñán E., Gámez Vintaned J.A. et al., 2012. New finds of skeletal fossils in the terminal Neoproterozoic of the Siberian Platform and Spain // Acta Palaeontol. Pol. V. 57. № 1. P. 205–224.

Early history of the Metazoa – a palaeontologist's viewpoint

A. Yu. Zhuravlev

*Geological Institute, Russian Academy of Sciences
119017 Moscow, Pyzhevskiy per., 7
e-mail: ayzhur@mail.ru*

The molecular biology success, which became influential for a revision of principal views on the relationships and evolutionary pathways of major groups (“phyla”) of multicellular animals, were much more appreciated by palaeontologists rather than by neontologists. This is not surprising because this is the fossil record that serves as a firm test for molecular biological hypotheses. The fossil record indicates that the different “phyla” united nowadays into the Ecdysozoa, namely, arthropods, onychophorans, tardigrades, priapulids, nematomorphs, comprise a number of transitional forms having become extinct already in the early Palaeozoic. The very appearance of those organisms fits entirely to hypothetical ancestral forms which have to exist in accordance with some data on ontogeny. There are no even tentative intermediates between arthropods and annelids in the fossil record. The oldest Deuterostomia, which is the only branch of the Bilateria being agreed upon by all the biological disciplines, allow us, although in less details, to present their early history and point to agile bilaterally-symmetrical forms at the dawn of chordates, hemichordates, and echinoderms. The interpretation of the early history of the Lophotrochozoa is even more difficult because in comparison to other bilaterians, their oldest fossils are preserved as mineralized skeletons only. However, a unity of microstructures of molluscs, brachiopods, and bryozoans, absent in other metazoans, is indicative of the presence of close relatives among different earliest lophotrochozoans some of which are sedentary filterers while others are motile epibenthic detritophages. In the aggregate, modern data of molecular biology, palaeontology, and comparative embryology/morphology, having got a second wind with an introduction of new microscopy techniques, imply that the suggestion of a planktotrophic gastraea-like common ancestor is the least possible among diverse suggestions on the Metazoa origins. The common ancestor of the Bilateria had to be a motile epibenthic animal and the explosive metazoan diversification embracing the late Ediacaran – early Cambrian interval (c. 40 Ma) was probably a real event, which was predated by a long (c. a billion years) assembly of the metazoan genome within unicellular and colonial common ancestors of the Opisthokonta and even the Unikonta as a whole.