



Anatomia eksplozji kambryjskiej, czyli o czynnikach napędzających wczesną ewolucję zwierząt

Aleksander Majchrzyk¹, Anna Żylińska²



The anatomy of the Cambrian Explosion – on the factors driving early animal evolution.
Prz. Geol., 73: 711–723; doi: 10.7306/2025.75

Abstract. Understanding the origin of the animal kingdom, and the roots and course of the Cambrian Explosion is one of the Holy Grails of modern palaeontology and evolutionary biology. Modern interdisciplinary studies reveal a complex picture of tangled environmental, ecological and genetic components influencing these profound evolutionary events. This contribution reviews the factors shaping the early evolution of animals and discusses the possible triggers of the Cambrian Explosion.

A. Majchrzyk

A. Żylińska

Keywords: Cambrian Explosion, Ediacaran, origin of Metazoa, environmental changes, oxygen

Dotychczas opisano prawie 2 mln gatunków zwierząt, a ich rzeczywista liczba jest na pewno znacznie większa (Mora i in., 2011; Wiens, 2023). Ogromna bioróżnorodność współczesnego królestwa zwierząt jest efektem setek milionów lat ewolucji w dynamicznie zmieniającym się środowisku naszej planety. Początków i przyczyn tego bogactwa należy się doszukiwać w eksplozji kambryjskiej – ogromnej radiacji ewolucyjnej zwierząt, mającej swój największy wyraz w zapisie kopalnym na początku kambru, a rozpoczętej znacznie wcześniej. Zapis kopalny zwierząt (Metazoa) sięga bowiem wstecz co najmniej do ediakaru (m.in. Majchrzyk, Żylińska, 2022). Z tego okresu opisano wiele zespołów faunistycznych składających się często z trudnych do zaklasyfikowania organizmów, z których część jednak niewątpliwie należała do królestwa zwierząt (m.in. Xiao, Laflamme, 2009; Zhang i in., 2014; Bobrovskiy i in., 2018; Majchrzyk, Żylińska, 2022; ryc. 1 i 2). Badając je, można prześledzić stopniowy wzrost komplikacji budowy tych organizmów i wykształcanie ekologicznych innowacji kluczowych dla dalszej ewolucji zwierząt. Natomiast dane genetyczne bądź analizy porównawcze z bliską zwierzętom grupą protistów pozwalają sięgnąć jeszcze dalej wstecz (m.in. Erwin i in., 2011; Cavalier-Smith, 2017; Majchrzyk, Żylińska, 2022).

Przyczyny pojawienia się zwierząt w zapisie kopalnym w późnym neoproterozoiku oraz geneza eksplozji kambryjskiej pozostają jednak nadal w dużej mierze zagadką i są jednymi z najpilniej badanych zagadnień współczesnej paleontologii. By rozwiązać tę zagadkę, prowadzi się interdyscyplinarne badania obejmujące wiele dziedzin, tj. paleobiologię, ekologię, geochemię, ewolucyjną biologię rozwoju, genetykę i wiele innych. Dają one złożony obraz wczesnej ewolucji zwierząt oraz eksplozji kambryjskiej,

wymykający się jednemu prostemu wyjaśnieniu czy wskazaniu jednej konkretnej przyczyny. Niektórzy badacze wskazują nawet, że eksplozja kambryjska tak naprawdę nie nastąpiła, a była częścią jednego, długiego procesu, ciągnącego się od ediakaru aż po ordowik (Servais i in., 2023).

Nie ulega jednak wątpliwości fakt, że ewolucja jest procesem, który nie dzieje się w próżni. Rozwój organizmów żywych jest nierozzerwalnie związany z warunkami środowiska, w których bytują, a zmiany tych warunków mogą być motorem kształtowania się ważnych adaptacji ewolucyjnych (m.in. Fike i in., 2006; Zhang i in., 2014; Stockey i in., 2024; ryc. 1). Wydaje się, że nie inaczej było w przypadku wczesnej ewolucji zwierząt, gdzie głębokie przemiany środowiskowe, jakie zaszły na Ziemi pod koniec neoproterozoiku, mogły mieć kluczowe znaczenie dla wykształcenia się w tej grupie licznych innowacji ewolucyjnych, poczynając od rozwoju coraz to bardziej skomplikowanych form wielokomórkowości, a kończąc na pojawieniu się drapieżnictwa czy zdolności do biomineralizacji i penetracji osadu, co w konsekwencji stworzyło podwaliny eksplozji kambryjskiej.

Czynniki, takie jak globalne perturbacje klimatyczne związane z serią zlodowaceń (m.in. Hoffman i in., 1998; Papineau, 2010; Planavsky i in., 2010), wzrostem ilości wolnego tlenu w atmosferze (Fike i in., 2006; Knoll, 2011; Stockey i in., 2024), wzrostem stężenia składników odżywczych (Papineau, 2010; Planavsky i in., 2010; Stockey i in., 2024) oraz jonów wapnia w oceanie (Brennan i in., 2004) czy ze zmianami w składzie pierwotnych producentów w ówczesnych morzach (Bobrovskiy i in., 2020), są rozpatrywane jako potencjalne czynniki środowiskowe wpływające na rozwój wczesnych zwierząt. Niebagatelną rolę

¹ Uniwersytet Jagielloński, Wydział Geografii i Geologii, Instytut Nauk Geologicznych, ul. Gronostajowa 3a, 30–387 Kraków; aleksander.majchrzyk@uj.edu.pl; ORCID ID: 0000-0001-6435-3364

² Uniwersytet Warszawski, Wydział Geologii, ul. Żwirki i Wigury 93, 02–089 Warszawa; anna.zylinska@uw.edu.pl; ORCID ID: 0000-0001-6924-4984

musiały grać także czynniki genetyczne (m.in. Knoll, Caroll, 1999; Valentine, 2002; Zhang i in., 2014; Holland, 2015; Erwin, 2020; Zhang, Shu, 2021) czy też samonapędzający się rozrost sieci relacji ekologicznych między wczesnymi Metazoa (m.in. Zhang i in., 2014).

Celem niniejszej pracy jest przedstawienie czynników kształtujących wczesną ewolucję zwierząt, a także możliwych przyczyn samej eksplozji kambryjskiej. W tym celu dokonaliśmy przeglądu najbardziej reprezentatywnych, często interdyscyplinarnych prac dotyczących tej tematyki. Artykuł ten jest kontynuacją i uzupełnieniem pracy, która ukazała się na łamach *Przeglądu Geologicznego* w 2022 r. (nr 8, str. 571–580) i traktowała o zapisie kopalnym i ewolucji najwcześniejszych zwierząt (Majchrzyk, Żylińska, 2022).

ZMIANY ŚRODOWISKOWE A WCZESNA EWOLUCJA ZWIERZĄT

Nasza planeta po długim okresie stosunkowej stabilności pod względem klimatycznym i tektonicznym (nazywanym niekiedy *nudnym miliardem*; m.in. Brasier, Lindsay, 1998; Roberts, 2013; Mukherjee, 2018) w późnym neoproterozoiku stała się areną wielkoskalowych zmian środowiskowych. Ukształtowały one warunki odpowiednie do rozwoju złożonych organizmów, stanowiąc ogromny krok w kierunku współczesnego wyglądu ziemskiego ekosystemu.

Jednym z takich wydarzeń był rozpad superkontynentu Rodinia, który nastąpił mniej więcej 750–600 mln lat temu (m.in. Li i in., 2008, 2013). Postuluje się, że jednym z jego efektów (ze względu na produkcję nowej skorupy oceanicznej w strefach spredingu) był wzrost poziomu ówczesnego wszechoceanu. Skutkowało to także tym, że obok tworzących się nowych zbiorników oceanicznych powstawały płytkie morza szelfowe, stanowiące odpowiednie środowisko kształtowania się nowych ekosystemów.

W czasie rozpadu superkontynentu zaznaczył się także znaczny wzrost tempa wietrzenia chemicznego tworzących się ówczesnie lądów (spotęgowany również ich okołorównikowym położeniem), które doprowadziło do znacznego spadku stężenia dwutlenku węgla w atmosferze. Mogło to być jedną z przyczyn ówczesnego ochłodzenia klimatu (Donnadieu i in., 2004) i czynników sprawczych, jakie wpłynęły na rozwój niezwykle intensywnych zlodowaceń.

Seria zlodowaceń ze schyłku neoproterozoiku, o nie-spotykanej już później skali, była zapewne kluczowa dla dalszego rozwoju biosfery. Mowa tutaj o kriogeńskich zlodowaceniach Sturt i Marino, określanych często zbiorczym terminem Ziemi Śnieżki (*Snowball Earth*), oraz, w nieco mniejszej skali, późniejszym (ediakarskim) zlodowaceniu Gaskiers (m.in. Kirschvink, 1992; Hofmann i in., 1998, 2017; Ramme, Marotzke, 2022; ryc. 1). Mechanizmy odpowiedzialne za początek i koniec zlodowaceń, a także ich wcześniej zakładany globalny zasięg, są szeroko dyskutowane w literaturze (m.in. Hofmann i in., 1998, 2017; Fairchild, Kennedy, 2007; Micheels, Montenari, 2008; Moczyłowska, 2008; Ramme, Marotzke, 2022) i ze względu na złożoność tematu nie będą dokładnie opisywane w niniejszym artykule, w którym skupiono się na ich skutkach i wpływie na rozwój królestwa zwierząt. Warto jednak zaznaczyć, że pomimo dowodów na obecność lądolodów w niskich szerokościach geograficznych, przynajmniej okresowo w rejonach równikowych musiały istnieć obszary morskie wolne

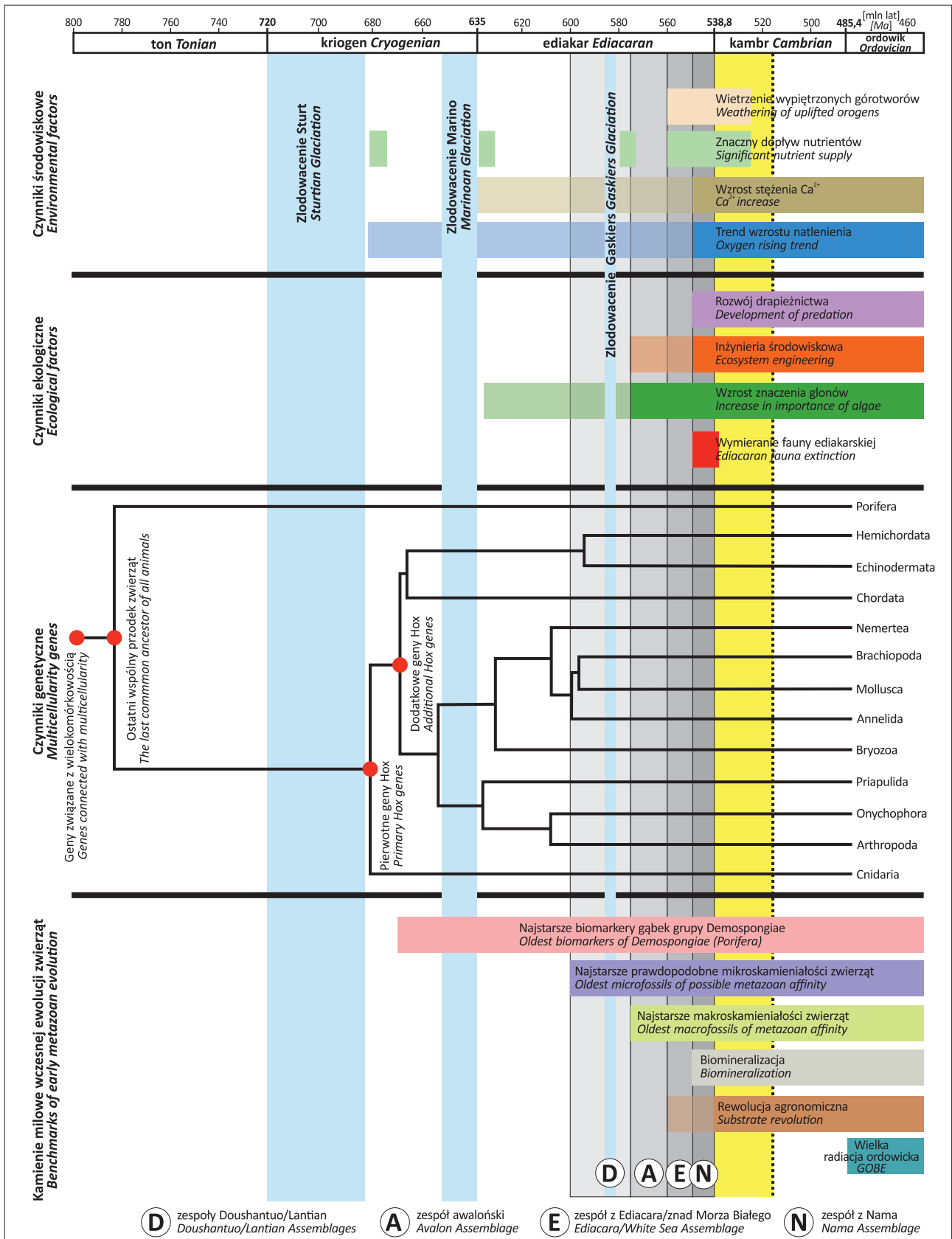
od lodu (lub pokryte jedynie warstwą lodu o grubości rzędu kilku metrów), które umożliwiły przetrwanie form życia zależnych od fotosyntezy (m.in. Fairchild, Kennedy, 2007; Micheels, Montenari, 2008; Moczyłowska, 2008) i w konsekwencji dalszy rozwój ekosystemów będących przedmiotem tego artykułu. Wspomniane wydarzenia, powodując zanik, zmianę istniejących i powstawanie nowych nisz ekologicznych, stanowiły element presji ewolucyjnej na ówczesne organizmy. Najpewniej były również, przynajmniej częściowo, przyczyną wielu innych, donośnych przemian środowiskowych, tj. wzrostu stężenia tlenu w środowisku, zmiany chemizmu oceanów, czy wzrostu produkcji pierwotnej.

Stężenie tlenu a ewolucja zwierząt

Tlen jest pierwiastkiem koniecznym do rozwoju zwierząt. Oddychanie tlenowe jest znacznie wydajniejsze energetycznie od oddychania beztlenowego, a wyższe stężenie dostępnego tlenu umożliwia rozwój złożonych organizmów wielokomórkowych, pozwala im wykształcić wydajny metabolizm i w konsekwencji wpływa na aktywny tryb życia i wzrost rozmiarów (Knoll, Caroll, 1999; Knoll, Sperling, 2014). Wydaje się, że zmiany stężenia tlenu nierozzerwalnie łączą się z wczesną ewolucją zwierząt (m.in. Fike i in., 2006; Tostevin i in., 2016; Bowyer i in., 2020), a brak w zapisie kopalnym skamieniałości bezdyskusyjnych, makroskopowych wielokomórkowców do późnego neoproterozoiku najprawdopodobniej był spowodowany m.in. właśnie niewystarczającym stężeniem wolnego tlenu w środowisku (Knoll, 2011).

Rekonstrukcja warunków redoks na pograniczu prekambriu i kambriu jest przedmiotem wielu prac, ale również wielu kontrowersji (m.in. Fike i in., 2006; Tostevin, Mills, 2020; Stockey i in., 2021). Wydaje się jednak, że począwszy od kriogenu można mówić o generalnym trendzie wzrostu stężenia wolnego tlenu w środowisku, aczkolwiek nie był to jednostajny wzrost, a raczej dynamiczny proces, składający się z serii pulsów (m.in. Fike i in., 2006; Tostevin, Mills, 2020; ryc. 1). Pulsy te najpewniej były powiązane ze wspomnianymi, wielkoskalowymi wydarzeniami, tj. rozpadem superkontynentu Rodinia bądź zlodowaczeniami Sturt, Marino i Gaskiers (Tostevin, Mills, 2020). Zlodowacenia te wywołały erę o niezwyklej skali. Z kolei czas ich recesji, spowodowanej gwałtownym ociepleniem i bezpośrednio po nim, zaznaczył się znacznym wzrostem tempa wietrzenia chemicznego. Wpłynęło to na zwiększoną dostawę składników odżywczych, takich jak fosfor, do ówczesnych mórz (Papineau, 2010; Planavsky i in., 2010). Niezwykle łatwa dostępność nutrientów spowodowała znaczny wzrost produkcji pierwotnej, a w następstwie tempa pogrzebienia węgla organicznego oraz produkcji tlenu przez fitoplankton (Papineau, 2010; Planavsky i in., 2010).

Wzrost ilości tlenu w atmosferze i w konsekwencji częściowe utlenienie górnych partii oceanu światowego oraz dostarczenie do niego dużej ilości nutrientów stworzyło odpowiednie warunki do rozwoju bardziej złożonych form życia (Papineau, 2010; Planavsky i in., 2010). W ediakarze warunki te podlegały dalszym zmianom; są one korelowane z pojawianiem się kolejnych morfologicznych i ekologicznych innowacji wśród wczesnych zwierząt. Na podstawie analizy izotopów stabilnych Fike i in. (2006) opisali wiele pulsów oksydacyjnych w tym okresie,

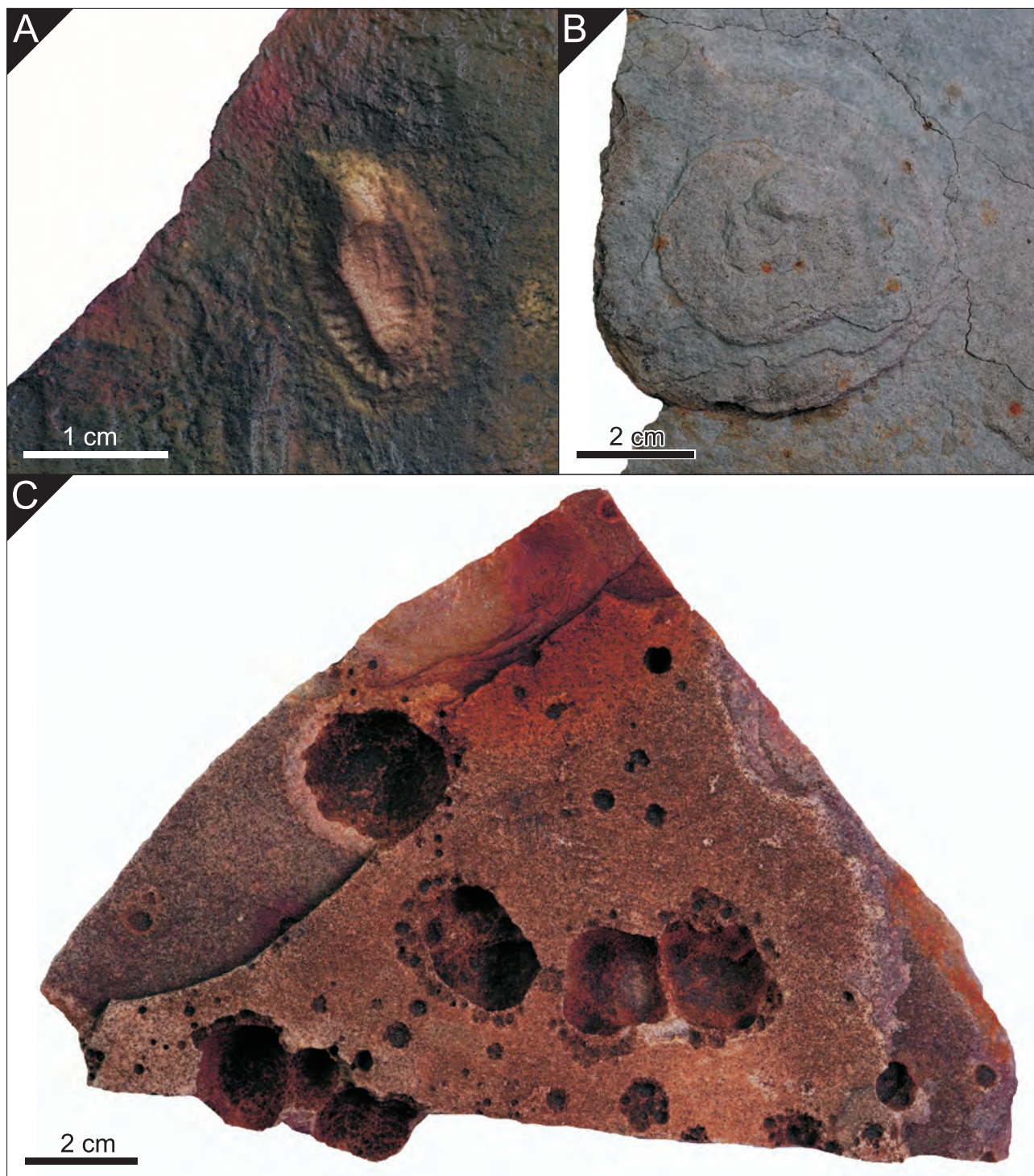


Ryc. 1. Najważniejsze czynniki wpływające na wczesną ewolucję zwierząt i kluczowe wydarzenia w ich rozwoju w przedziale czasowym 800–460 mln lat temu (aktualny schemat stratygraficzny wg: www.stratigraphy.org; dane filogenetyczne za: Erwin i in., 2011; Erwin, 2020; pozostałe dane na podstawie: Kaźmierczak i in., 2013; Zhang i in., 2014; Brocks i in., 2017; Darroch i in., 2018; Mángano, Buatois, 2020; Tostevin, Mills, 2020)

Fig. 1. The most important factors influencing the early evolution of animals and the key events in the development of this group in the time range of 800–460 million years ago (global chronostratigraphic scheme after: www.stratigraphy.org; phylogenetic data after: Erwin et al., 2011; Erwin, 2020; other data based on: Kaźmierczak et al., 2013; Zhang et al., 2014; Brocks et al., 2017; Darroch et al., 2018; Mángano, Buatois, 2020; Tostevin, Mills, 2020)

dowiązując do nich główne innowacje ewolucyjne pojawiające się wśród ówczesnych wielokomórkowców, w tym zwierząt. Związek między natlenieniem środowiska a obecnością ekosystemów współtworzonych przez zwierzęta został dobrze udokumentowany np. w ediakarskim zespole Nama w Namibii (m.in. Penny i in., 2014; zwięzły opis

zespołu patrz: Majchrzyk, Żylińska, 2022), gdzie na podstawie badań geochemicznych (analiza izotopów stabilnych oraz obecność anomalii stężenia pierwiastków ziem rzadkich) udało się odtworzyć warunki redoks panujące w ówczesnym środowisku (Wood i in., 2015; Tostevin i in., 2016; Bowyer i in., 2020).



Ryc. 2. Przedstawiciele fauny ediakarskiej: **A** – *Kimberella* sp., CEP-DG-85, wybrzeże Morza Białego, Rosja (odlew); **B** – *Ediacaria flindersi* Sprigg, 1947, CEP-DG-20860, Novodnistrovsk, Ukraina; **C** – *Namacalathus hermanastes* Grotzinger, Watters et Knoll, 2000, CEP-DG-699, Kanion Fish River, Namibia. Okazy pochodzą z kolekcji Centrum Edukacji Przyrodniczej Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie. Wszystkie fot. A. Majchrzyk

Fig. 2. Representatives of Ediacaran fauna: **A** – *Kimberella* sp., CEP-DG-85, White Sea coast, Russia (cast); **B** – *Ediacaria flindersi* Sprigg, 1947, CEP-DG-20860, Novodnistrovsk, Ukraine; **C** – *Namacalathus hermanastes* Grotzinger, Watters et Knoll, 2000, CEP-DG-699, Fish River Canyon, Namibia. Specimens housed in the collections of the Nature Education Centre, Jagiellonian University, Cracow. All photos by A. Majchrzyk

Asocjacje rafowe tworzące się w zespole Nama (ryc. 2C), a także te składające się z organizmów miękkościowych, były liczne jedynie na wyżej wyniesionych, płytszych obszarach szelfu o dobrym natlenieniu, podczas gdy głębsze środowiska, gdzie tlenu było mniej lub nie było go wcale, pozostawały niedostępne dla zwierząt (Wood i in., 2015; Tostevin i in., 2016; Bowyer i in., 2020). Warunki redoks nie były stałe i rozwój niektórych zespołów faunistycznych bywał przez nie hamowany, jednak w badanym regionie występowania zespołu Nama jest wskazywany generalny trend stopniowego rozrostu obszarów natlenionych ku schyłkowi ediakaru (Bowyer i in., 2020). Warto jednak zwrócić uwagę, że pomimo wzrostu stężenia wolnego tlenu w atmosferze oraz w środowiskach płytkomorskich na pograniczu neoproterozoiku i kambru, osiągnięcie zawartości tego pierwiastka zbliżonej do jego współczesnych wartości, a także natlenienie głębin oceanicznych nastąpiło zdecydowanie później, najprawdopodobniej dopiero w dewonie (Tostevin, Mills, 2020; Stockey i in., 2021).

Stężenie jonów wapnia

Ważnym zjawiskiem, częściowo związanym z upowszechnieniem się tlenu w środowisku, jest znaczny wzrost stężenia jonów wapnia w wodzie morskiej pod koniec neoproterozoiku i we wczesnym kambry (m.in. Brennan i in., 2004; ryc. 1). Przez znaczną część prekambryjskiej historii naszej planety oceany były silnie nasycone węglanem wapnia, dzięki czemu na dnie morskim na szeroka skalę mogły się chemicznie wytrącać mineralizacje węglanowe, często spektakularne, i łatwo powstawać struktury budowane przez kalcyfikujące mikroby (Grotzinger, Knoll, 1995; Grotzinger, James, 2000; Hood, Wallace, 2018). Było to możliwe dzięki szeregowi reakcji chemicznych powiązanych z redukcją siarczanów, zachodzących w środowisku anoksycznym (Kempe, Kaźmierczak, 1994; Grotzinger, Knoll, 1995). Stan ten zaczął się zmieniać wraz z postępującym natlenieniem środowisk morskich pod koniec neoproterozoiku, a podobne warunki powtarzały się później jedynie podczas globalnych zdarzeń anoksycznych (m.in. Pruss i in., 2006; Saitoh i in., 2015; Majchrzyk i in., 2022).

Według Kempego i Kaźmierczaka (1994) w prekambryjskich, pozbawionych tlenu wodach jony wapnia były szybko usuwane ze środowiska w wyniku masowego wytrącania się węglanu wapnia. Żyjące w takich warunkach organizmy nie były więc przystosowane do radzenia sobie z wysokim stężeniem tej toksycznej dla nich substancji. Natomiast w późnym neoproterozoiku, gdy wody były już lepiej natlenione, proces usuwania na bieżąco jonów wapniowych nie mógł być kontynuowany. Organizmy żywe musiały więc znaleźć sposób radzenia sobie ze znacznymi ilościami tej szkodliwej substancji (m.in. Kaźmierczak i in., 1985, 2013; Brennan i in., 2004). Możliwym rozwiązaniem tego problemu wydaje się wykształcenie mechanizmów odpowiedzialnych za tworzenie szkieletu mineralnego (m.in. Kaźmierczak i in., 1985, 2013; Knoll, 2003; Brennan i in., 2004), czego pierwsze przykłady pojawiają się w zapisie kopalnym jeszcze przed eksplozją kambryjską (m.in. Penny i in., 2014). Oprócz pozbycia się szkodliwych substancji, wytworzenie mineralnego szkie-

letu było niezwykle przydatną adaptacją również ze względu na możliwość strukturalnego wsparcia ciała i utrzymania jego kształtu czy zwiększenie mobilności zwierząt poprzez m.in. zapewnienie miejsca do przyczepu mięśni (Sommerfeldt, Rubin, 2001; Knoll, 2003). Niebagatelną rolę w dobie rozwoju drapieźnictwa zaczęła odgrywać także ochronna rola szkieletu mineralnego (Brennan i in., 2004; Hay i in., 2006; Fernandez-Busquets i in., 2009). Powstanie pod koniec ediakaru pierwszych ekosystemów rafowych, zkonieczonych przez organizmy kalcyfikujące, żyjące w dobrze natlenionych wodach, wskazuje, że te dwie zmiany środowiskowe musiały odgrywać ważną rolę jeszcze przed eksplozją kambryjską (m.in. Penny i in., 2014; Wood i in., 2015; ryc. 2C). Możliwe jednak, że organizmy żywe znalazły zastosowanie dla jonów wapniowych jeszcze przed wykształceniem szkieletu mineralnego, co wiązało się bezpośrednio z ewolucją zespołu genów umożliwiających rozwój wielokomórkowców i pojawienie się zwierząt.

GENY ODPOWIEDZIALNE ZA WCZESNĄ EWOLUCJĘ ZWIERZĄT

Morfologia i ekologia danego organizmu są w dużej mierze odzwierciedleniem jego genotypu. Nie dziwi więc, że przyczyn sprawczych wczesnej ewolucji zwierząt czy też samej eksplozji kambryjskiej zaczęto szukać także wśród czynników genetycznych.

Samo powstanie zwierząt jako złożonych wielokomórkowców nie byłoby możliwe bez wykształcenia wielu fundamentalnych mechanizmów związanych z łączeniem komórek, przesyłaniem sygnałów i substancji odżywczych między nimi, a także bez podziału ich pracy (różne funkcje poszczególnych typów komórek będą wstępem do późniejszej ewolucji poszczególnych tkanek i narządów), czy apoptozy (programowanej śmierci komórki, kluczowej dla usuwania starych, źle działających komórek i unikania powstawania nowotworów). Co ciekawe, większość genów odpowiedzialnych za te mechanizmy jest wspólna niemal dla wszystkich zwierząt, a często także dla siostrzanej do nich grupy wiciowców kołnierzykowych (Choanoflagellata), mającej z nimi bezpośredniego, wspólnego przodka, tj. jednokomórkowych lub kolonijnych protistów (m.in. Knoll, 2011; Cavalier-Smith, 2017; Erwin, 2020). Pokazuje to, że duża część wachlarza genetycznego odpowiedzialnego za późniejszy sukces ewolucyjny zwierząt była już obecna u ich wspólnego przodka, a nawet wcześniej, przed manifestacją w zapisie kopalnym kodowanych przez niego cech (Knoll, 2011; Cavalier-Smith, 2017; Erwin, 2020). Musiało zatem zaistnieć jeszcze wiele dodatkowych warunków, takich jak obecność korzystnego dla rozwoju zwierząt środowiska, aby dany zestaw genów został odpowiednio wykorzystany. Przykładem tego może być wykształcenie już podczas ewolucyjnych początków zwierząt kluczowego systemu sygnalizacji międzykomórkowych, wykorzystującego wspomniane już jony Ca^{2+} (Cai, 2008).

Analizując wyodrębnianie się poszczególnych grup zwierząt i ich charakterystycznych cech, warto przyjrzeć się mechanizmowi sprawującemu kontrolę nad rozwojem planów budowy organizmu zwierzęcego. Odpowiada za to zestaw genów, którego kluczowym elementem są geny homeotyczne (*homeobox genes*; *Hox genes*; m.in. Zhang i in., 2014; Erwin, 2020). Od dosyć dawna postulowano,

że powstanie tych genów, a także wzrost ich zróżnicowania i ich mutacje mogły być przyczyną dywersyfikacji zwierząt i późniejszej eksplozji kambryjskiej (m.in. Knoll, Carroll, 1999). Nowsze badania pokazują jednak, że zestaw genów *Hox* jest w dużej mierze wspólny dla wszystkich zwierząt dwubocznie symetrycznych (jamochłony dziela tylko część tego zestawu), a więc musiał się wykształcić u ich wspólnego przodka jeszcze w neoproterozoiku (Valentine, 2002; Zhang i in., 2014; Holland, 2015; ryc. 1). Co ciekawe, fakt ten nie zamyka jednak przestrzeni do poszukiwania genetycznych czynników sprawczych różnicowania się zwierząt w kambrze.

CZYNNIKI EKOLOGICZNE A WCZESNA EWOLUCJA ZWIERZĄT

Presja ewolucyjna

Wielkoskalowe zmiany środowiskowe z końca neoproterozoiku niewątpliwie stanowiły także element dużej presji ewolucyjnej na ówczesne organizmy, czyli siły będącej motorem doboru naturalnego i wpływającej na sukces reprodukcyjny danych populacji, charakteryzujących się określonymi cechami. Przykładem tego mogą być trudne warunki panujące podczas neoproterozoicznych zlodowaceń, umożliwiające życie tylko na niewielkich obszarach czy refugiach pozbawionych lodu. Warunki takie mogłyby indukować presję na szybsze zmiany ewolucyjne u najwcześniejszych przodków zwierząt oraz promować rozwój form wielokomórkowych (Hoffman i in., 1998; Zhang i in., 2014). Organizmy wielokomórkowe mogą wydajniej zdobywać pokarm niż organizmy jednokomórkowe, a także poprzez zwiększenie rozmiaru unikać wielu zagrożeń (m.in. Ratcliff i in., 2015; Cavalier-Smith, 2017), co mogło być korzystne w ówczesnych warunkach. Tezę tę zdają się potwierdzać wyniki badań filogenetycznych, wskazujące, że do rozdzielenia się linii ewolucyjnych prowadzących do głównych grup zwierząt doszło w trakcie zlodowaceń lub bezpośrednio po nich (Erwin i in., 2011; Erwin, 2020), chociaż warto zwrócić uwagę na dosyć dużą niedokładność datowań tak odległych zdarzeń. Również zapis kopalny wydaje się przynajmniej częściowo wspierać taką zależność. Przykładem może być pojawienie się niedługo po okresie zlodowaceń najwcześniejszych potencjalnych przedstawicieli zwierząt z formacji Doushantuo czy Lantian (m.in. Chen i in., 2009; Jiang i in., 2011; Majchrzyk, Żylińska, 2022; Yang i in., 2022). Co ciekawe, późniejszy rozrost stref morskich o dobrym natlenieniu również mógł stanowić rodzaj presji ewolucyjnej i promować organizmy, które były w stanie jak najszybciej zaadaptować się do nowo powstających nisz ekologicznych i korzystać z ich zasobów.

Zmiany w zespołach pierwotnych producentów

Niebagatelną rolę w kształtowaniu ekosystemów pod koniec neoproterozoiku, oprócz wspomnianego wzrostu produkcji pierwotnej w efekcie ustąpienia zlodowaceń, miały także zmiany w strukturze taksonomicznej fitoplanktonu, które udało się odtworzyć dzięki badaniom biomarkerów (Brocks i in., 2017; Bobrovskiy i in., 2020; ryc. 1). Okazuje się, że na obszarach, gdzie występowały zespoły fauny ediakarskiej, najistotniejszą grupą pierwotnych pro-

ducentów były glony, wypierające wcześniej dominujące sinice (Bobrovskiy i in., 2020). Zwiększenie znaczenia glonów w morskich ekosystemach ediakaru jest tłumaczone lepszym wykorzystywaniem przez nie wzrostu stężenia nutrientów w ówczesnych oceanach w porównaniu z fotosyntezującymi prokariotami (Brocks i in., 2017; Brocks, 2018; Bobrovskiy i in., 2020), a także możliwą redukcją biomasy tych drugich przez rozwijające się w tym czasie pierwotniaki oraz gąbki (Lenton, Daines, 2018; Van Maldegem i in., 2019; Bobrovskiy i in., 2020).

Nowa struktura taksonomiczna pierwotnych producentów spowodowała ogromną zmianę w ziemskim ekosystemie i w podstawach wielu sieci troficznych. Jest to stan, który utrzymywał się przez cały fanerozoik i trwa do dzisiaj. Wydaje się, że ten nowy ekosystem, bogaty w lepiej przyswajalny pokarm, i jego dalsza ewolucja miały niebagatelny wpływ na rozwój fauny w ediakarze, przez co stanowił on doskonałe miejsce do późniejszej dywersyfikacji zwierząt w kambrze (ryc. 1; Bobrovskiy i in., 2020).

EKSPLOZJA KAMBRYJSKA I JEJ PRZYCZYNY

Czym była eksplozja kambryjska?

Zapis kopalny zwierząt zaczyna się kilkadziesiąt milionów lat przed eksplozją kambryjską, a pośrednie dane wskazują, że historia tej grupy może sięgać jeszcze dalej w przeszłość (m.in. Xiao, Laflamme, 2009; Zhang i in., 2014; Bobrovskiy i in., 2018; Majchrzyk, Żylińska, 2022). Również innowacje powszechnie kojarzone z eksplozją kambryjską, takie jak wytwarzanie przez zwierzęta szkieletu mineralnego czy pojawienie się bioturbacji, pojawiły się jeszcze w ediakarze (m.in. Bengtson, Zhao, 1992; Mángano, Buatois, 2020; Majchrzyk, Żylińska, 2022). Eksplozji kambryjskiej nie można zatem przedstawić, wbrew utartej opinii, jako nagłego pojawienia się zwierząt w zapisie kopalnym wraz z innowacjami ekologicznymi charakterystycznymi dla tej grupy. Wydawać by się mogło, że stwierdzenie takie odbiera w pewnym sensie niezwykle znaczenie eksplozji kambryjskiej, jednak nic bardziej mylnego, gdyż jest to czas wyjątkowy z wielu względów.

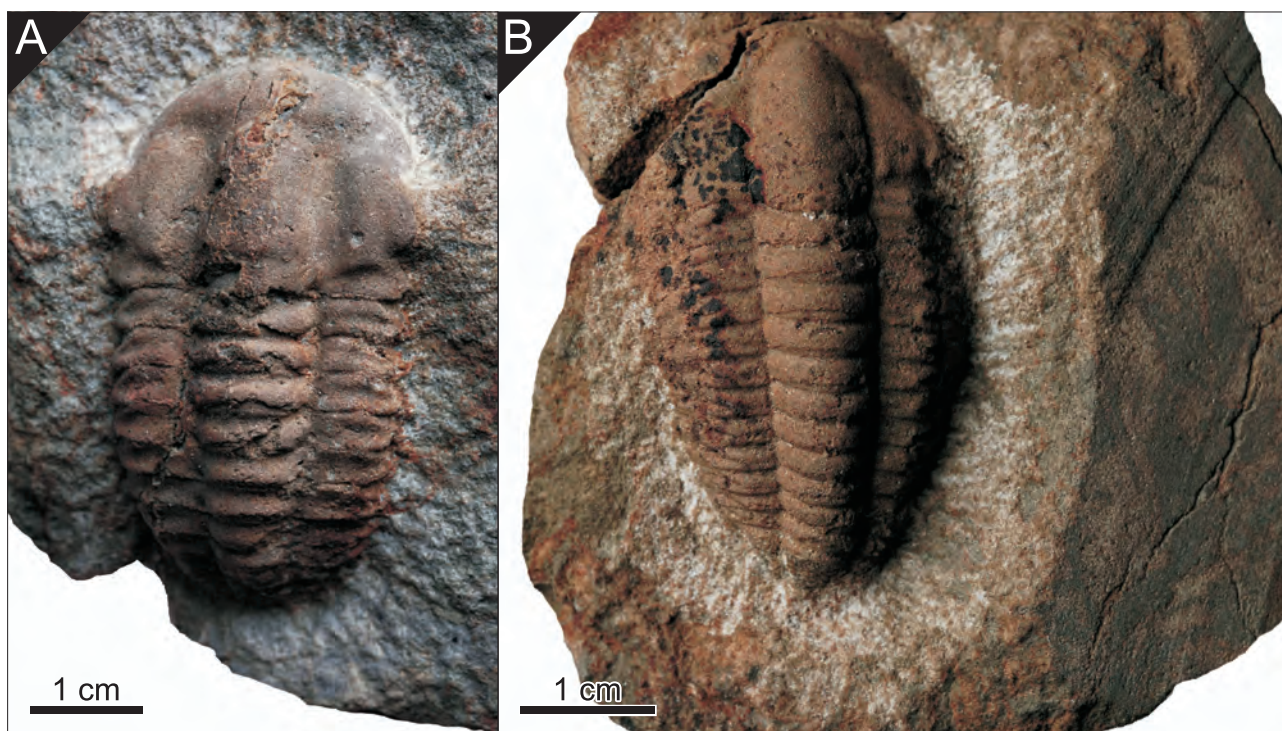
W tym czasie w zapisie kopalnym pojawili się przedstawiciele większości typów zwierząt, a przynajmniej ich grup koronnych (obejmujących wszystkich żyjących przedstawicieli danej grupy wraz z wymarłymi przodkami, aż do ostatniego wspólnego przodka grupy). Mimo że ewolucyjne początki tych grup sięgają często ediakaru, to nagłe pojawienie się ich skamieniałości w kambrze oznacza, że zwierzęta w tym okresie musiały stać się znacznie bardziej powszechne w ekosystemach morskich i były dużo bardziej zróżnicowane.

Na samo zróżnicowanie kambryjskiej fauny możemy spojrzeć z dwóch stron, od strony zróżnicowania gatunkowego (*diversity*) oraz zróżnicowania morfologicznego (*disparity*) między gatunkami (lub wyższymi jednostkami systematycznymi). Przy czym zróżnicowanie morfologiczne (*disparity*) jest znacznie większe pomiędzy gąbką, krabem i delfinem niż pomiędzy 100 gatunkami mrówek (*diversity*). Według Marshalla (2006) eksplozja kambryjska cechuje się zarówno wielkim tempem zróżnicowania morfologicznego, poprzez pojawienie się większości typów zwierząt o skrajnie odmiennych planach budowy, jak i samego zróżnicowania gatunkowego, przy czym

wzrost tego drugiego był bardziej rozłożony w czasie. Wyjątkowość eksplozji kambryjskiej objawia się zwłaszcza wzrostem zróżnicowania morfologicznego ówczesnych zwierząt, który nigdy wcześniej ani także później w fanerozoiku nie osiągnął takiej skali (Marshall, 2006). I chociaż okresy wzmoczonego wzrostu zróżnicowania gatunkowego zwierząt zdarzały się później, np. podczas wielkiej radiacji ordowickiej (*Great Ordovician Biodiversity Event*; m.in. Servais, Harper, 2018) czy radiacji adaptatywnych po wielkich wymieraniach (m.in. Chen, Benton, 2012), to podczas tych wydarzeń zróżnicowanie morfologiczne nie rosło tak gwałtownie i nie objawiało się powstaniem nowych typów zwierząt (Marshall, 2006).

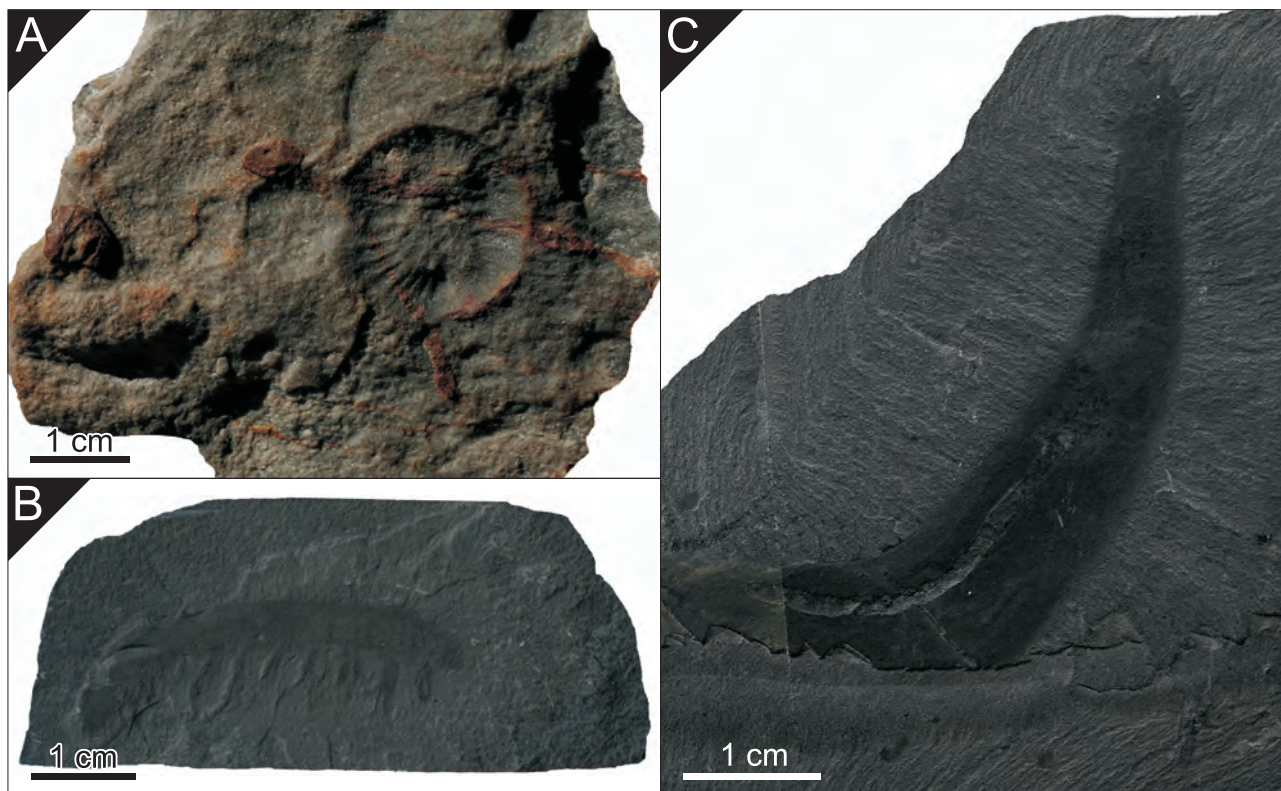
Okazuje się, że początek kambru to czas w dziejach Ziemi, kiedy tempo ewolucji przybrało niespotykane wartości. Badania tempa ewolucji fenotypowej i ewolucji molekularnej u stawonogów pokazują, że było ono odpowiednio 4 i 5,5 razy szybsze w porównaniu z resztą fanerozoiku (Lee i in., 2013). Co ciekawe, badania tempa ewolucji pozwalają oszacować czas trwania samej eksplozji kambryjskiej. Paterson i in. (2019), na podstawie zróżnicowania gatunkowego, morfologicznego i geograficznego trylobitów zaraz po ich pojawieniu się w zapisie kopalnym ok. 520 mln lat temu (ryc. 3), wykazali, że biodywersyfikacja trylobitów nastąpiła w trakcie pierwszych 20 mln lat kambru i potem już się nie zwiększała. Zasugerowali zatem, że w tym interwale wydarzył się główny puls eksplozji. Wnioskowanie to jest zgodne z danymi ukazującymi wzrost zróżnicowania morfologicznego zwierząt w kambrze (Marshall, 2006).

Nasza wiedza na temat zróżnicowania zwierząt w kambrze, a zwłaszcza w samych jego początkach, jest jednak dalej niepełna. Ogromu informacji dostarczają stanowiska paleontologiczne o charakterze okien tafonomicznych, np. łupki z Burgess (Kanada, miaoling, ok. 508 mln lat temu; m.in. Conway Morris, 1992; Śliwiński, Żylińska, 2013), łupki z Chengjiang (Chiny, oddział 2 kambru, ok. 518 mln lat temu; m.in. Zhao i in., 2010) czy stanowisko Sirius Passet (Grenlandia, oddział 2 kambru, ok. 518 mln lat temu; m.in. Harper i in., 2019), które słyną ze znalezisk ikonicznych skamieniałości, m.in. *Opabinia*, *Anomalocaris* czy *Ottoia* (ryc. 4). Badania tych stanowisk wskazują jednak na dwa istotne problemy. Po pierwsze, jedynie niewielka część skamieniałości pochodzi od organizmów o twardym szkielecie; w przypadku stanowisk łupków z Burgess zaledwie ok. 14% z rozpoznanych rodzajów miało elementy twardego szkieletu (Conway Morris, 1986), a w łupkach z Chengjiang – jedynie ok. 3% (Leslie i in., 1996). Wskazuje to na ogromne braki w zapisie kopalnym organizmów o słabym potencjale fosylizacyjnym, które nie mogły się dobrze zachować w mniej sprzyjających warunkach, jak w przypadku okien tafonomicznych. Po drugie, według obecnych datowań najstarsze z dobrze rozpoznanych kambryjskich okien tafonomicznych liczy sobie jedynie ok. 518 mln lat (Yang i in., 2018), pozostawiając słabo poznaną lukę ok. 20 mln lat (cały terenew), podczas której tak naprawdę miał nastąpić główny puls eksplozji kambryjskiej. Trwają jednak intensywne badania tego interwału i wkrótce ten stan może się zmienić.



Ryc. 3. Przykłady najstarszych skamieniałości trylobitów: **A** – *Protolenus (Protolenus) expectans* Orłowski, 1985, MWGUW ZI/29/2131, Nowa Łagowica, Góry Świętokrzyskie, Polska, oddział 2 kambru; **B** – *Issafeniella trifida* (Orłowski, 1985), MWGUW ZI/29/2146, Wola Jastrzębska, Góry Świętokrzyskie, Polska, oddział 2 kambru. Okazy pochodzą z kolekcji Muzeum Geologicznego im. Stanisława Józefa Thugutta, Wydział Geologii, Uniwersytet Warszawski

Fig. 3. Examples of some of the oldest trilobite fossils: **A** – *Protolenus (Protolenus) expectans* Orłowski, 1985, MWGUW ZI/29/2131, Nowa Łagowica, Holy Cross Mountains, Poland, Cambrian Series 2; **B** – *Issafeniella trifida* (Orłowski, 1985), MWGUW ZI/29/2146, Wola Jastrzębska, Holy Cross Mountains, Poland, Cambrian Series 2. Specimens housed in the collections of the Stanisław Józef Thugutt Geological Museum, Faculty of Geology, University of Warsaw



Ryc. 4. Przedstawiciele kambryjskiej fauny typu Burgess: **A** – odcisk aparatu gębowego radiodonta *Peytoia* sp., MWGUW ZI/66/0118; Wiśniówka Duża, Góry Świętokrzyskie, Polska, furong (patrz: Masiak, Żylińska, 1994); **B** – odnóże chwytne radiodonta *Anomalocaris canadensis* Whiteaves, 1892, MWGUW 002306; Mt. Stephen, Kolumbia Brytyjska, Kanada, miaoling; **C** – niezmogowiec *Ottoia prolifica* Walcott, 1911, MWGUW 002304; Field, Kolumbia Brytyjska, Kanada, miaoling. Okazy pochodzą z kolekcji Muzeum Geologicznego im. Stanisława Józefa Thugutta, Wydział Geologii, Uniwersytet Warszawski

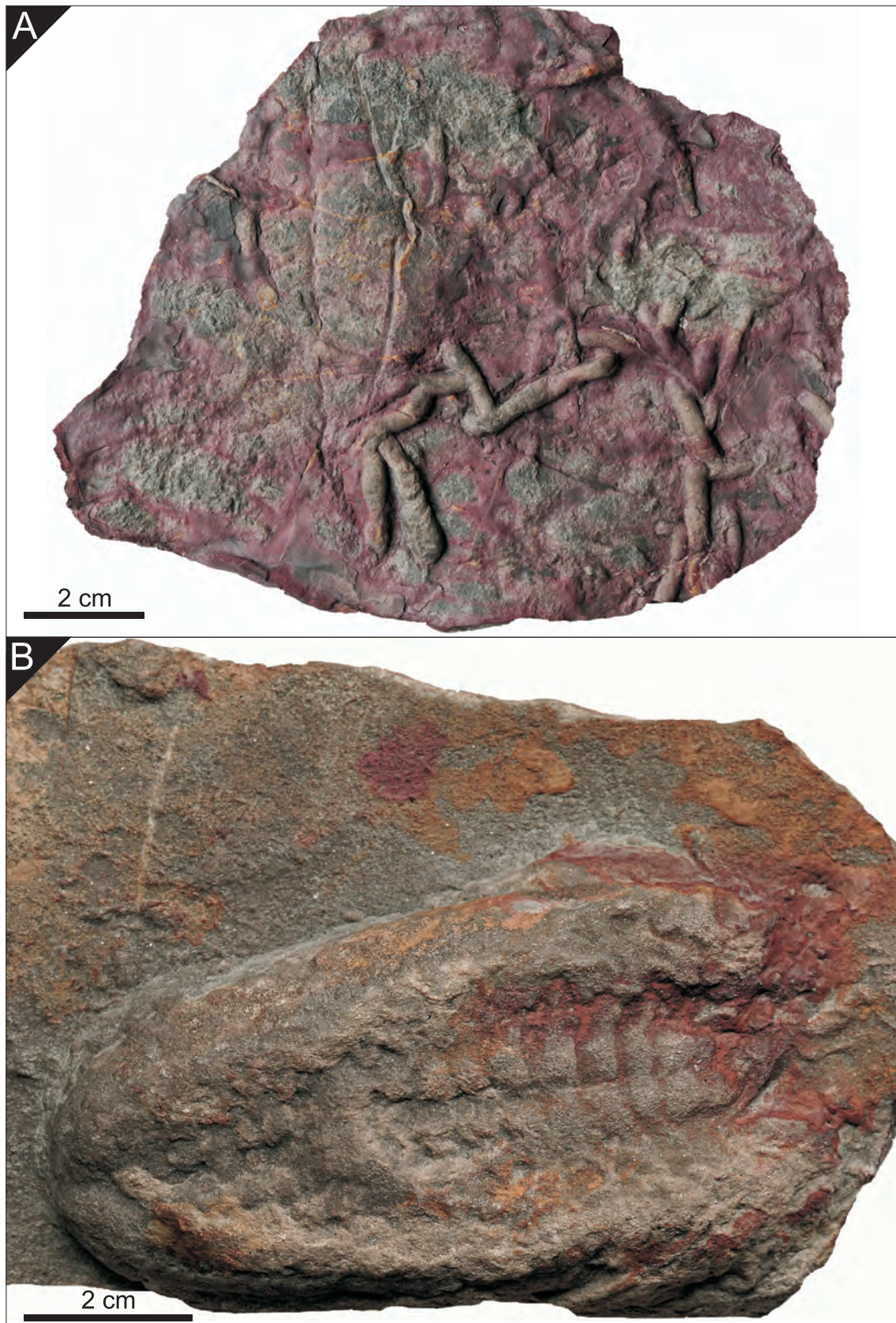
Fig. 4. Representatives of the Cambrian Burgess shale-type fauna: **A** – mould of the oral cone of the radiodont *Peytoia* sp., MWGUW ZI/66/0118; Wiśniówka Duża, Holy Cross Mountains, Poland, Furongian (see: Masiak, Żylińska, 1994); **B** – gripping appendage of the radiodont *Anomalocaris canadensis* Whiteaves, 1892, MWGUW 002306; Mt. Stephen, British Columbia, Canada, Miaolingian; **C** – the priapulid *Ottoia prolifica* Walcott, 1911, MWGUW 002304; Field, British Columbia, Canada, Miaolingian. Specimens housed in the collections of the Stanisław Józef Thuggut Geological Museum, Faculty of Geology, University of Warsaw

W kontekście tym niebagatelną rolę w badaniu dynamiki eksplozji kambryjskiej pełnią skamieniałości śladowe (ryc. 5), stanowiące unikatowe źródło wiedzy o budowie i rozwoju zwierząt, często niemających mineralnego szkieletu. Ediakarskie skamieniałości śladowe przypisywane zwierzętom cechują się bardzo niewielkim stopniem skomplikowania i, poza nielicznymi przykładami rycia pod powierzchnią osadu ze schyłku tego okresu, najczęściej reprezentują ślady pozostawione na powierzchni osadu (m.in. Bottjer, 2010; Mángano, Buatois, 2014, 2017, 2020). Jednak niezależnie od tego pokazują stopniowy wzrost złożoności ekologicznej ówczesnych ekosystemów. Natomiast kambryjski zapis bioturbacji świadczy o nastąpieniu prawdziwego przełomu we frekwencji i poziomie skomplikowania tych form, nie bez powodu nazywanego rewolucją agronomiczną lub rewolucją substratu (*Agronomic/Substrate revolution*; m.in. Bottjer, 2010; Mángano, Buatois, 2014, 2017, 2020). Informacje płynące z zapisu ichnoskamieniałości pokazują, że już na samym początku kambru, w fortunie wykształcił się szeroki wachlarz typów budowy zwierząt, natomiast wzrost złożoności relacji ekologicznych w kambryjskich ekosystemach trwał dalej, do końca terenewu (Mángano, Buatois, 2014). Dokładne analizy pozwoliły ujawnić cztery fazy rewolucji agronomicznej (Mángano, Buatois, 2020). Pierwsze dwie wydarzyły się jeszcze w ediakarze. Pierwsza jest zapisana w postaci pro-

stych śladów na powierzchni osadu, reprezentujących najwcześniejsze zdolne do ruchu zwierzęta, a druga – jako nieco bardziej złożone ślady z hipotetycznymi przykładami pionowego rycia pod powierzchnią osadu, związane z zespołem Nama. Trzecia faza, która nastąpiła na początku kambru (fortun), zapisała się ogromnym wzrostem złożoności ichnoskamieniałości, wskazującym na niezwykle rozwój morfologiczny i ekologiczny zwierząt oraz główny puls eksplozji. Natomiast czwarta faza, zaczynająca się mniej więcej 520 mln lat temu, dokumentuje zwiększenie głębokości dna morskiego, na której powstawały ślady, i dalszy wzrost ich złożoności, do poziomu zbliżonego do reszty fanerozoiku.

Co stało za eksplozją kambryjską?

Co mogło spowodować nagle wykształcenie się tak wielu planów budowy zwierząt podczas eksplozji kambryjskiej? Jak wspomniano, przyczyn eksplozji zaczęto szukać w genomach zwierząt. Wiemy już, że zespoły genów odpowiedzialne za rozwój morfologiczny są w dużej mierze wspólne dla wielu grup zwierząt. Zatem, mimo że wspomniany zestaw genów był niezbędny do powstania wielkiego zróżnicowania planów budowy zwierząt, to ze względu na jego dużą uniwersalność, kluczową rolę w wykształceniu się różnorodności morfologicznej poszcze-



Ryc. 5. Przykłady kambryjskich skamieniałości śladowych: **A** – *Treptichnus rectangularis* Orłowski et Żylińska, 1996, MWGUW ZI/29/3164, Wiśniówka Duża, Góry Świętokrzyskie, Polska, furong; **B** – *Rusophycus polonicus* Orłowski, Radwański et Roniewicz, 1970; MWGUW ZI/86/055, Wiśniówka Duża, Góry Świętokrzyskie, Polska, furong. Okazy pochodzą z kolekcji Muzeum Geologicznego im. Stanisława Józefa Thugutta, Wydział Geologii, Uniwersytet Warszawski
Fig. 5. Examples of Cambrian ichnofossils: **A** – *Treptichnus rectangularis* Orłowski et Żylińska, 1996, MWGUW ZI/29/3164, Wiśniówka Duża, Holy Cross Mountains, Poland, Furongian; **B** – *Rusophycus polonicus* Orłowski, Radwański et Roniewicz, 1970; MWGUW ZI/86/055, Wiśniówka Duża, Holy Cross Mountains, Poland, Furongian. Specimens housed in the collections of the Stanisław Józef Thugutt Geological Museum, Faculty of Geology, University of Warsaw

gólnych grup zwierząt odgrywało to, jak, kiedy i które konkretne geny były aktywowane.

Aktywacja genów odbywa się w ramach mechanizmów ekspresji genowej – czyli procesów, w których informacja zawarta w genach jest przekładana na powstanie odpowiedniego produktu, zazwyczaj białka (m.in. Erwin i in., 2011; Zhang i in., 2014; Erwin, 2020). Duże znaczenie miała także ewolucja samego zestawu genów, objawiająca się m.in. przez zmiany w ich strukturze (czyli w sposobie organizacji odpowiadających tym genom fragmentów DNA), pełnionych funkcjach czy kształtowaniu się nowych szlaków sygnałowych, tj. mechanizmów odpowiedzialnych za dostarczanie sygnałów z zewnątrz do wnętrza komórki i w efekcie m.in. wpływających na wspomnianą ekspresję genów. Odmienne drogi ewolucji owych procesów u różnych grup zwierząt spowodowały, że w dużej mierze wspólny zestaw genów zaowocował niezwykle zróżnicowanymi planami budowy (m.in. Erwin i in., 2011; Zhang i in., 2014; Erwin, 2020). Wydaje się jednak, że podobnie jak w przypadku genów odpowiedzialnych za wykształcenie się wielokomórkowości, na ich odpowiednie wykorzystanie musiało wpłynąć wiele innych czynników, m.in. środowiskowych lub ekologicznych. Pierwszy z tych czynników to warunki środowiskowe. Poszczególne czynniki, tj. wzrost stężenia tlenu w środowisku, chemizm oceanów i wpływ zlodowaceń, zostały już szczegółowo opisane we wcześniejszych rozdziałach. Warto jednak zwrócić uwagę na fakt, że zmiany te były stopniowe, a ewolucyjna odpowiedź na te czynniki także wymagała czasu. Na przykład w późnym neoproterozoiku zawartość tlenu w atmosferze zwiększała się stopniowo (Fike i in., 2006; Tostevin, Mills, 2020; Stockey i in., 2021). Na owe kumulujące się procesy nałożyły się na przełomie ediakaru i kambru także zdarzenia tektoniczne, tj. formowanie się hipotetycznego superkontynentu Pannotja oraz paleokontynentu Gondwana (Meert, Lieberman, 2008; Zhang i in., 2014). Związane z tym było wypiętrzanie wielkich łańcuchów górskich, czego konsekwencją było znaczne tempo wietrzenia i erozji oraz zwiększona dostawa substancji odżywczych (tj. fosforu) do basenów morskich. Podobnie jak w opisanym wcześniej procesie zaniku zlodowaceń, skutkowało to zapewne zwiększoną aktywnością fitoplanktonu i znacznym tempem pogrzebienia materii organicznej, a w konsekwencji dalszym wzrostem stężenia tlenu w środowisku (Campbell, Squire, 2010).

Od niedawna wskazuje się także na niebagatelne znaczenie zmian poziomu morza w kształtowaniu warunków redoks i szerzej ewolucji zwierząt u zarania eksplozji kambryjskiej (m.in. Dalziel, 2014; Wood i in., 2023; Bowyer i in., 2024). Między innymi wskazano korelację niektórych epizodów transgresywnych ze wzrostem poziomu natlenienia w środowisku i związanym z tym zwiększeniem bioróżnorodności na przełomie ediakaru i kambru (Bowyer i in., 2024). Jeden z takich epizodów nastąpił właśnie w początkowej fazie eksplozji kambryjskiej. Powstające wówczas rozległe obszary stosunkowo dobrze natlenionych, płytkich mórz szelfowych były idealnym środowiskiem do rozwoju ówczesnej fauny (Bowyer i in., 2024). Wydaje się więc, że ze względu na wiele sprzyjających czynników, na przełomie ediakaru i kambru stężenie tlenu mogło być na tyle znaczące, by mógł on pojawić się w szerokim spektrum środowisk morskich, umożliwiając rozwój zwierząt w różnych niszach ekologicznych.

Pewnym preludium tego procesu u schyłku ediakaru wydaje się rozwój zespołu Nama, który ze względu na swoją złożoność, tj. obecność biomineralizacji, struktur rafowych, śladów drapieźnictwa i stopień skomplikowania bioturbacji, bardziej przypomina ekosystemy kambryjskie niż wcześniejsze fauny ediakarskie (Darroch i in., 2018). Możliwe więc, że pierwszy akt eksplozji rozegrał się jeszcze przed początkiem kambru.

Ze względu na pewne trudności w korelacji zmian środowiskowych i ewolucji genomu z eksplozją kambryjską (spowodowane m.in. niedokładnością zegarów molekularnych) warto również zwrócić uwagę na czynniki ekologiczne, jakie mogły być odpowiedzialne za to wydarzenie. Zjawiskiem często związanym z eksplozją kambryjską jest pojawienie się drapieźnictwa. Swoisty wyścig zbrojeń między drapieźnikiem a ofiarą stanowiłby doskonałą presję ewolucyjną na wykształcanie się coraz to nowszych mechanizmów obronnych (tj. wykorzystanie mineralnego szkieletu czy ukrywanie się pod powierzchnią osadu) i przeciwnych do nich adaptacji drapieźników, co mogłoby mieć niebagatelny wpływ na różnicowanie się zwierząt w kambrze (m.in. Peterson i in., 2005; Dzik, 2007; Erwin i in., 2011). Ślady interpretowane jako przejawy drapieźnictwa są znane już ze schyłku ediakaru (m.in. Bengtson, Zhao, 1992; ryc. 1). Zhang i in. (2014) zwracają jednak uwagę, że nie znaleziono dotąd potencjalnego kandydata, który mógł zostawić te ślady, a najwcześniejszymi znanymi z zapisu kopalnego drapieźnikami są pojawiające się ok. 520 mln lat temu protokonodonty. Otwarta pozostaje również kwestia czynnika, jaki spowodował pojawienie się zwierząt drapieźnych. Wydaje się więc, że drapieźnictwo, mimo że stanowiło ważny element samej eksplozji kambryjskiej, nie musiało być jej główną przyczyną.

Nie bez wpływu mogło być także dalsze różnicowanie się grupy pierwotnych producentów. Wyniki badań pokazują, że na początku kambru szybko rozwinęły się nowe grupy fitoplanktonu, o czym świadczy pojawienie się wielu nowych typów akritarchów (cyst przetrwalnikowych różnych grup glonów) oraz wzrost znaczenia wielokomórkowych form glonów (m.in. Moczydłowska, 2011; Nowak i in., 2015; Harvey, 2023). Bez wątpienia organizmy te były podstawą nowych, bogatszych sieci pokarmowych, a owo większe różnicowanie źródeł pokarmu musiało z kolei pozytywnie odbić się na wzroście bioróżnorodności ówczesnych zwierząt (m.in. Moczydłowska, 2011; Nowak i in., 2015; Harvey, 2023). Pewnymi śladami tych procesów mogą być m.in. znaleziska niestrawionych form przetrwalnikowych zielenic w sfosylizowanych odchodach zwierząt kambryjskich (Harvey, 2023).

Po każdym wymieraniu następuje okres gwałtownego różnicowania się fauny, który pozwala wypełnić puste nisze ekologiczne. Pojawiły się więc sugestie, że eksplozja kambryjska mogła być radiacją adaptatywną po wymarciu fauny ediakarskiej (ryc. 1; Darroch i in., 2018; Tarhan i in., 2018; Mussini, Dunn, 2024). Szczegółowe badania pokazały jednak, że tak naprawdę nie mieliśmy do czynienia z jednym epizodem wymierania, a co najmniej dwoma, tj. wymarciem zespołu znad Morza Białego i zastąpieniem go zespołem z Nama (opis zespołów patrz: Majchrzyk, Żylińska, 2022) jeszcze w ediakarze, a następnie wymieraniem na granicy ediakaru i kambru (Darroch i in., 2018). Co ciekawe, zauważono, że największe zmiany w strukturach ówczesnych ekosystemów oraz w charakterystyce

ekologicznej współtworzących je zwierząt zaszły w pierwszym epizodzie wymierania, a nie na granicy z kambrem. Natomiast zespół z Nama jest, jak wspomniano, pod wieloma względami bardziej podobny do późniejszej fauny kambryjskiej niż do wcześniejszych zespołów ediakarskich (Darroch i in., 2018; Tarhan i in., 2018; Mussini, Dunn, 2024). Duża część ediakarskich taksonów najpewniej faktycznie zanikła na granicy z kambrem, jednak ze względu na niepewną przynależność systematyczną ówczesnych zwierząt stwierdzenie, które konkretne linie ewolucyjne wymarły pod koniec ediakaru, a które kontynuowały się w kambrze jest tak naprawdę bardzo niepewne (Darroch i in., 2018; Tarhan i in., 2018; Mussini, Dunn, 2024). Ciekawym przykładem ciągłości ewolucyjnej między ediakarem i kambrem jest linia ewolucyjna zwierząt przypominających znany z zespołu Nama, biomineralizujący rodzaj *Cloudina*, kontynuujący się i ulegający dalszemu różnicowaniu w kambrze (Park i in., 2021). Warto również zaznaczyć, że mimo nagłego wzrostu bioróżnorodności, obserwowanego po epizodach późniejszych, fanerozoicznych wielkich wymierań (m.in. Chen, Benton, 2012; Stroud, Losos, 2016), zróżnicowanie morfologiczne zwierząt podczas tych wydarzeń nie rosło tak gwałtownie i nie objawiało się powstawaniem całkowicie nowych planów budowy organizmów, jak wydarzyło się w przypadku eksplozji kambryjskiej (Marshall, 2006). Wydaje się zatem, że także wymieranie fauny ediakarskiej mogło mieć wpływ na eksplozję kambryjską, ale nie było jej główną przyczyną.

Niewykluczone jednak, że samo istnienie zwierząt pod koniec neoproterozoiku, w ramach tzw. inżynierii środowiskowej (*ecosystem engineering*; tj. procesu, w którym organizmy żywe lub ich procesy życiowe wpływają na środowisko, kształtując dostępność zasobów lub nisze ekologiczne dla innych organizmów), przygotowało niejako grunt pod niespotykany rozwój Metazoa w kambrze (m.in. Meysman i in., 2006; Bottjer, 2010; Erwin, Tweedt, 2012; Zhang i in., 2014). Pojawienie się pierwszych bioturbacji u schyłku ediakaru spowodowało z czasem zanik charakterystycznych dla tego okresu mat mikrobialnych spajających osad i wspomagało natlenienie dna morskiego; z kolei działalność filtratorów, np. gąbek, powodowała usuwanie nadmiaru materii organicznej, co również mogło mieć pozytywny wpływ na natlenienie wód przydennych.

Powstanie coraz bardziej złożonych ekosystemów, takich jak zespół z Nama, wpłynęło na tworzenie się nowych nisz ekologicznych, które mogły być zajmowane przez coraz bardziej wyspecjalizowane zwierzęta. Tworzyło to pewnego rodzaju sprzężenie zwrotne, gdzie powstawanie bardziej złożonych ekosystemów wpływało na dalszy wzrost ich złożoności. Na początku kambru proces ten nabrał jeszcze większego tempa. Wydaje się więc, że tak naprawdę zespół wzajemnie zależnych od siebie i napędzających się czynników genetycznych, środowiskowych i ekologicznych stanowił motor eksplozji kambryjskiej, a tak złożonego procesu nie da się wyjaśnić jedną prostą przyczyną. Natomiast korzenie eksplozji kambryjskiej sięgają znacznie głębiej w przeszłość.

Ciekawym głosem w dyskusji nad eksplozją kambryjską, wartym przytoczenia na końcu niniejszego tekstu, jest niedawna praca Servais i in. (2023). Autorzy argumentują w niej, że sama eksplozja kambryjska tak naprawdę nie wydarzyła się, tylko była, wraz z późniejszą radiacją ordo-

wicką, częścią długiego procesu wczesnopaleozoicznej radiacji zwierząt, w dużej mierze kontrolowanej ewolucją układu ówczesnych kontynentów. Servais i in. (2023) wskazują, że wydzielanie osobno tych dwóch radiacji może wynikać z niewystarczającej ilości danych pochodzących z dzielącego je interwału, tj. furongu (późnego kambru). Chociaż główna myśl cytowanej pracy jest bardzo kontrowersyjna, to podkreśla jednak ważny fakt ciągłości ewolucji ziemskiej biosfery, wskazuje, jak wielu danych dotyczących wczesnej ewolucji zwierząt wciąż brakuje i podkreśla możliwość zmiany w przyszłości wielu utartych poglądów na temat tego doniosłego procesu.

PODSUMOWANIE

Wydaje się, że eksplozja kambryjska nie ma jednego prostego wyjaśnienia. Było to niezwykle złożone zdarzenie, którego wyjątkowość leży w wielu wzajemnie napędzających się procesach. Odpowiedni wachlarz genetyczny mógł być optymalnie wykorzystany dzięki korzystnym warunkom środowiskowym i dodatkowo napędzany ekologicznymi sprzężeniami zwrotnymi. Pokazuje to, że tak naprawdę każdy z tych elementów był niezbędny i nie można rozpatrywać eksplozji kambryjskiej w oderwaniu od któregośkolwiek z nich. Warto zwrócić uwagę, że korzenie eksplozji kambryjskiej i czynników ją napędzających sięgają znacznie głębiej w przeszłość, co najmniej do ediakaru, kiedy kształtowały się warunki odpowiednie do rozwoju zwierząt i pojawiały się kolejne innowacje ewolucyjne, które upowszechniły się i podlegały gwałtownemu różnicowaniu w kambrze. Kluczowym faktem jest też to, że do pełnego zrozumienia eksplozji kambryjskiej nie wystarczy analiza samego zapisu kopalnego; potrzeba także wielu danych otrzymywanych w wyniku badań nad biologią i genetyką współczesnych organizmów. Wydaje się, że na ewolucję zwierząt w neoproterozoiku i kambrze możemy spojrzeć jak na jeden ciągły proces, który wraz z kumulacją korzystniejszych warunków nabrał rozpędu i zaowocował prawdziwą eksplozją życia.

Składamy serdeczne podziękowania Panu Dr. Mariuszowi Niechwedowiczowi (Muzeum Geologiczne im. S.J. Thugutta, Wydział Geologii Uniwersytetu Warszawskiego) oraz Panu Dr. Bartłomiejowi Kajdasowi (Centrum Edukacji Przyrodniczej Uniwersytetu Jagiellońskiego) za możliwość sfotografowania okazów zaprezentowanych w niniejszym artykule. Dziękujemy również dwóm anonimowym Recenzentom za cenne uwagi do pierwotnej wersji niniejszego artykułu.

LITERATURA

- BENGTSON S., ZHAO Y. 1992 – Predatorial borings in late Precambrian mineralized exoskeletons. *Science*, 25: 367–369.
- BOBROVSKIY I., HOPE J.M., IVANTSOV A., NETTERSHEIM B.J., HALLMANN C., BROCKS J.J. 2018 – Ancient steroids establish the Ediacaran fossil Dickinsonia as one of the earliest animals. *Science*, 361: 1246–1249.
- BOBROVSKIY I., HOPE J.M., GOLUBKOVA E., BROCKS J.J. 2020 – Food sources for the Ediacara biota communities. *Nature Communications*, 11 (1): 9–14.
- BOTTJER D.J. 2010 – The Cambrian substrate revolution and early evolution of the phyla. *Journal of Earth Sciences*, 21: 21–24.
- BOWYER F.T., SHORE A.J., WOOD R.A., ALCOTT L.J., THOMAS A.L., BUTLER I.B., CURTIS A., HAINANAN S., CURTIS-WALCOTT S., PENNY A.M., POULTON S.W. 2020 – Regional nutrient decrease drove redox stabilisation and metazoan diversification in the late Ediacaran Nama Group, Namibia. *Scientific Reports*, 10: 2240.

- BOWYER F.T., WOOD R.A., YILALES M. 2024 – Sea level controls on Ediacaran-Cambrian animal radiations. *Science Advances*, 10 (31), eado6462.
- BRASIER M.D., LINDSAY J.F. 1998 – A billion years of environmental stability and the emergence of eukaryotes: New data from northern Australia. *Geology*, 26 (6): 555–558.
- BRENNAN S.T., LOWENSTEIN T.K., HORITA J. 2004 – Seawater chemistry and the advent of biocalcification. *Geology*, 32: 473–476.
- BROCKS J.J. 2018 – The transition from a cyanobacterial to algal world and the emergence of animals. *Emerging Topics in Life Sciences*, 2 (2): 181–190.
- BROCKS J.J., JARRETT A.J., SIRANTOINE E., HALLMANN C., HOSHINO Y., LIYANAGE T. 2017 – The rise of algae in Cryogenian oceans and the emergence of animals. *Nature*, 548 (7699): 578–581.
- CAI X. 2008 – Unicellular Ca²⁺ signaling ‘toolkit’ at the origin of Metazoa. *Molecular Biology and Evolution*, 25 (7): 1357–1361.
- CAMPBELL I.H., SQUIRE R.J. 2010 – The mountains that triggered the Late Neoproterozoic increase in oxygen: the second Great Oxidation Event. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 74: 4187–4206.
- CAVALIER-SMITH T. 2017 – Origin of animal multicellularity: Precursors, causes, consequences – the choanoflagellate/sponge transition, neurogenesis and the Cambrian explosion. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372, 20150476.
- CHEN J.Y., BOTTJER D.J., LI G., HADFIELD M.G., GAO F., CAMERON A.R., ZHANG C.Y., XIAN D.C., TAFFOREAU P., LIAO X., YIN Z.J. 2009 – Complex embryos displaying bilaterian characters from Precambrian Doushantuo phosphate deposits, Weng’an, Guizhou, China. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 19056–19060.
- CHEN Z.Q., BENTON M.J. 2012 – The timing and pattern of biotic recovery following the end-Permian mass extinction. *Nature Geoscience*, 5 (6): 375–383.
- CONWAY MORRIS S. 1986 – The community structure of the Middle Cambrian phyllopod bed (Burgess Shale). *Palaeontology*, 29 (3): 423–467.
- CONWAY MORRIS S. 1992 – Burgess Shale-type faunas in the context of the “Cambrian explosion”: a review. *Journal of the Geological Society, London*, 149: 631–636.
- DARROCH S.A., SMITH E.F., LAFLAMME M., ERWIN D.H. 2018 – Ediacaran extinction and Cambrian explosion. *Trends in Ecology & Evolution*, 33 (9): 653–663.
- DONNADIEU Y., GODDÉRIIS Y., RAMSTEIN G., NÉDÉLEC A., MEERT J. 2004 – A ‘snowball Earth’ climate triggered by continental break-up through changes in runoff. *Nature*, 428 (6980): 303–306.
- DALZIEL I. W. 2014 – Cambrian transgression and radiation linked to an Iapetus-Pacific oceanic connection? *Geology*, 42 (11): 979–982.
- DZIK J. 2007 – The Verdun Syndrome: simultaneous origin of protective armour and infaunal shelters at the Precambrian–Cambrian transition. *Geological Society of London, Special Publications*, 286: 405–414.
- ERWIN D.H. 2020 – The origin of animal body plans: A view from fossil evidence and the regulatory genome. *Development*, 147 (4), dev182899.
- ERWIN D.H., TWEEDT S. 2012 – Ecological drivers of the Ediacaran-Cambrian diversification of Metazoa. *Evolutionary Ecology*, 26 (2): 417–433.
- ERWIN D.H., LAFLAMME M., TWEEDT S.M., SPERLING E.A., PISANI D., PETERSON K.J. 2011 – The Cambrian conundrum: early divergence and later ecological success in the early history of animals. *Science*, 334: 1091–1097.
- FAIRCHILD I.J., KENNEDY M.J. 2007 – Neoproterozoic glaciation in the Earth System. *Journal of the Geological Society, London*, 164 (5): 895–921.
- FERNANDEZ-BUSQUETS X., KÖRNIG A., BUCIOR I., BURGER M.M., ANSELMETTI D. 2009 – Self-recognition and Ca²⁺-dependent carbohydrate-carbohydrate cell adhesion provide clues to the Cambrian explosion. *Molecular Biology and Evolution*, 26: 2551–2561.
- FIKE D., GROTZINGER J., PRATT L., SUMMONS R. 2006 – Oxidation of the Ediacaran ocean. *Nature*, 444: 742–747.
- GROTZINGER J.P., JAMES N.P. 2000 – Precambrian carbonates: evolution of understanding. *SEPM Special Publications*, 67: 1–21.
- GROTZINGER J.P., KNOLL A.H. 1995 – Anomalous carbonate precipitates: is the Precambrian the key to the Permian? *Palaiois*, 10 (6): 578–596.
- HARPER D.A., HAMMARLUND E.U., TOPPER T.P., NIELSEN A.T., RASMUSSEN J.A., PARK T.Y., SMITH M.P. 2019 – The Sirius Passet Lagerstätte of North Greenland: a remote window on the Cambrian explosion. *Journal of the Geological Society*, 176 (6): 1023–1037.
- HARVEY T.H. 2023 – Colonial green algae in the Cambrian plankton. *Proceedings of the Royal Society B*, 290 (2009), 20231882.
- HAY W.W., MIGDISOV A., BALUKHOVSKY A.N., WOLD C.N., FLÖGEL S., SÖDING E. 2006 – Evaporites and the salinity of the ocean during the Phanerozoic: implications for climate, ocean circulation and life. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 240: 3–46.
- HOFFMAN P.F., KAUFMAN A.J., HALVERSON G.P., SCHRAG D.P. 1998 – A Neoproterozoic snowball earth. *Science*, 281: 1342–1346.
- HOFFMAN P.F., ABBOT D.S., ASHKENAZY Y., BENN D.I., BROCKS J.J., COHEN P.A., COX G.M., CREVELING J.R., DONNADIEU Y., ERWIN D.H., FAIRCHILD I.J., FERREIRA D., GOODMAN J.C., HALVERSON G.P., JANSEN M.F., LE HIR G., LOVE G.D., MACDONALD F.A., MALOOF A.C., PARTIN C.A., RAMSTEIN G., ROSE B.E.J., ROSE C.V., SADLER P.M., TZIPERMAN E., VOIGT A., WARREN S.G. 2017 – Snowball Earth climate dynamics and Cryogenian geology-geobiology. *Science Advances*, 3, e1600983.
- HOLLAND P.W.H. 2015 – Did homeobox gene duplications contribute to the Cambrian explosion? *Zoological Letters*, 1: 1–8.
- HOOD A., WALLACE M.W. 2018 – Neoproterozoic marine carbonates and their paleoceanographic significance. *Global and Planetary Change*, 160: 28–45.
- JIANG G., SHI X., ZHANG S., WANG Y., XIAO S. 2011 – Stratigraphy and paleogeography of the Ediacaran Doushantuo Formation (ca. 635–551 Ma) in south China. *Gondwana Research*, 19 (4): 831–849.
- KAŹMIERCZAK J., ITTEKOT V., DEGENS E.T. 1985 – Biocalcification through time: environmental challenge and cellular response. *Paläontologische Zeitschrift*, 59: 15–33.
- KAŹMIERCZAK J., KEMPE S., KREMER B. 2013 – Calcium in the early evolution of living systems: a biohistorical approach. *Current Organic Chemistry*, 17 (16): 1738–1750.
- KEMPE S., KAŹMIERCZAK J. 1994 – The role of alkalinity in the evolution of ocean chemistry, organization of living systems, and biocalcification processes. *Bulletin de la Institut Océanographique (Monaco)*, 13: 61–117.
- KIRSCHVINK J.L. 1992 – Late Proterozoic low-latitude global glaciation: the snowball Earth. [W:] Schopf J.W., Klein C. (red.), *The Proterozoic biosphere: a multidisciplinary study*. Cambridge University Press, Nowy Jork: 51–52.
- KNOLL A.H. 2003 – Biomineralization and evolutionary history. *Reviews in mineralogy and geochemistry*, 54 (1): 329–356.
- KNOLL A.H. 2011 – The multiple origins of complex multicellularity. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 39 (1), 217–239.
- KNOLL A.H., CARROLL S.B. 1999 – Early animal evolution: emerging views from comparative biology and geology. *Science*, 284: 2129–2137.
- KNOLL A.H., SPERLING E.A. 2014 – Oxygen and animals in Earth history. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111 (11), 3907–3908.
- LEE M.S., SOUBRIER J., EDGEcombe G.D. 2013 – Rates of phenotypic and genomic evolution during the Cambrian explosion. *Current Biology*, 23 (19): 1889–1895.
- LENTON T.M., DAINES S.J. 2018 – The effects of marine eukaryote evolution on phosphorus, carbon and oxygen cycling across the Proterozoic–Phanerozoic transition. *Emerging Topics in Life Sciences*, 2 (2): 267–278.
- LESLIE S.A., BABCOCK L.E., ZHANG W.T. 1996 – Community composition and taphonomic overprint of the Chengjiang Biota (Early Cambrian, China): Sixth North American Paleontological Convention, Abstracts of Papers, Paleontological Society Special Publication, 8, 237.
- LI Z.X., BOGDANOVA S.V., COLLINS A.S., DAVIDSON A., DE WAELE B., ERNST R.E., FITZSIMONS I.C.W., FUCK R.A., GLADKOCHUB D.P., JACOBS J., KARLSTROM K.E., LU S., NATAPOV L.M., PEASE V., PISAREVSKY S.A., THRANE K., VERNIKOVSKY V. 2008 – Assembly, configuration, and break-up history of Rodinia: a synthesis. *Precambrian Research*, 160: 179–210.
- LI Z.X., EVANS D.A., HALVERSON G.P. 2013 – Neoproterozoic glaciations in a revised global palaeogeography from the breakup of Rodinia to the assembly of Gondwanaland. *Sedimentary Geology*, 294: 219–232.
- MAJCHRZYK A., ŻYLIŃSKA A. 2022 – Początki królestwa zwierząt: preludium eksplozji kambryjskiej. *Przegląd Geologiczny*, 70 (8): 571–580.
- MAJCHRZYK A., KOZŁOWSKI W., ŻYLIŃSKA A. 2022 – Authigenic calcium carbonate precipitation in the “bathtub ring” around the anoxic Alum Shale Basin during the Furonian SPICE event (Baltic Basin, northern Poland). *GFF*, 144: 41–58.
- MÁNGANO M.G., BUATOIS L.A. 2014 – Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran–Cambrian transition: evolutionary and geobiological feedbacks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281 (1780), 20140038.
- MÁNGANO M.G., BUATOIS L.A. 2017 – The Cambrian revolutions: Trace-fossil record, timing, links and geobiological impact. *Earth-Science Reviews*, 173: 96–108.
- MÁNGANO M.G., BUATOIS L.A. 2020 – The rise and early evolution of animals: where do we stand from a trace-fossil perspective? *Interface Focus*, 10 (4), 20190103.

- MARSHALL C.R. 2006 – Explaining the Cambrian “explosion” of animals. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 34: 355–384.
- MASIAK M., ŻYLIŃSKA A. 1994 – Burgess Shale-type fossils in Cambrian sandstones of the Holy Cross Mountains. *Acta Palaeontologica Polonica*, 39 (4): 329–340.
- MEERT J.G., LIEBERMAN B.S. 2008 – The Neoproterozoic assembly of Gondwana and its relationship to Ediacaran–Cambrian radiation. *Gondwana Research*, 14: 5–21.
- MEYSMAN F.J.R., MIDDELBURG J.J., HEIP C.H.R. 2006 – Bioturbation: a fresh look at Darwin’s last idea. *Trends in Ecology & Evolution*, 21: 688–695.
- MICHEELS A., MONTENARI M. 2008 – A snowball Earth versus a slushball Earth: Results from Neoproterozoic climate modeling sensitivity experiments. *Geosphere*, 4 (2): 401–410.
- MOCZYDŁOWSKA M. 2008 – The Ediacaran microbiota and the survival of Snowball Earth conditions. *Precambrian Research*, 167 (1–2): 1–15.
- MOCZYDŁOWSKA M. 2011 – The early Cambrian phytoplankton radiation: acritarch evidence from the Lukati Formation, Estonia. *Palynology*, 35 (1): 103–145.
- MORA C., TITTENSOR D.P., ADL S., SIMPSON A.G., WORM B. 2011 – How many species are there on Earth and in the ocean? *PLoS Biology*, 9 (8), e1001127.
- MUKHERJEE I., LARGE R.R., CORKREY R., DANYUSHEVSKY L.V. 2018 – The Boring Billion, a slingshot for complex life on Earth. *Scientific Reports*, 8 (1), 4432.
- MUSSINI G., DUNN F.S. 2024 – Decline and fall of the Ediacarans: late-Neoproterozoic extinctions and the rise of the modern biosphere. *Biological Reviews*, 99 (1): 110–130.
- NOWAK H., SERVAIS T., MONNET C., MOLYNEUX S.G., VANDENBROUCKE T.R. 2015 – Phytoplankton dynamics from the Cambrian Explosion to the onset of the Great Ordovician Biodiversification Event: a review of Cambrian acritarch diversity. *Earth-Science Reviews*, 151: 117–131.
- PAPINEAU D. 2010 – Global biogeochemical changes at both ends of the Proterozoic: Insights from phosphorites. *Astrobiology*, 10 (2): 165–181.
- PARK T.-Y.S., JUNG J., LEE M., LEE S., ZHEN Y.Y., HUA H., WARREN L.V., HUGHES N.C. 2021 – Enduring evolutionary embellishment of cloudinids in the Cambrian. *Royal Society Open Science*, 8(12): 210829.
- PATERSON J.R., EDGECOMBE G.D., LEE M.S. 2019 – Trilobite evolutionary rates constrain the duration of the Cambrian explosion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116 (10): 4394–4399.
- PENNY A.M., WOOD R., CURTIS A., BOWYER F., TOSTEVIN R., HOFFMANN K.H. 2014 – Ediacaran metazoan reefs from the Nama Group, Namibia. *Science*, 344 (6191): 1504–1506.
- PETERSON K.J., MCPHEE M.A., EVANS D.A.D. 2005 – Tempo and mode of early animal evolution: Inferences from rocks, Hox, and molecular clocks. *Paleobiology*, 31 (S2): 36–55.
- PLANAVSKY N.J., ROUXEL O.J., BEKKER A., LALONDE S.V., KONHAUSER K.O., REINHARD C.T., LYONS T.W. 2010 – The evolution of the marine phosphate reservoir. *Nature*, 467: 1088–1090.
- PRUSS S.B., BOTTJER D.J., CORSETTI F.A., BAUD A. 2006 – A global marine sedimentary response to the end-Permian mass extinction: Examples from southern Turkey and the western United States. *Earth-Science Reviews*, 78 (3–4): 193–206.
- RAMME L., MAROTZKE J. 2022 – Climate and ocean circulation in the aftermath of a Marinoan snowball Earth. *Climate of the Past*, 18 (4): 759–774.
- RATCLIFF W.C., FANKHAUSER J.D., ROGERS D.W., GREIG D., TRAVISANO M. 2015 – Origins of multicellular evolvability in snowflake yeast. *Nature Communications*, 6: 1–9.
- ROBERTS N.M. 2013 – The boring billion? – Lid tectonics, continental growth and environmental change associated with the Columbia supercontinent. *Geoscience Frontiers*, 4 (6): 681–691.
- SAITOH M., UENO Y., ISOZAKI Y., SHIBUYA T., YAO J., JI Z., SHOZUGAWA K., MATSUO M., YOSHIDA N. 2015 – Authigenic carbonate precipitation at the end-Guadalupian (Middle Permian) in China: Implications for the carbon cycle in ancient anoxic oceans. *Progress in Earth and Planetary Science*, 2 (1): 2–12.
- SERVAIS T., HARPER D.A. 2018 – The Great Ordovician Biodiversification Event (GOBE): definition, concept and duration. *Lethaia*, 51 (2): 151–164.
- SERVAIS T., CASCALES-MINANA B., HARPER D.A.T., LEFEBVRE B., MUNNECKE A., WANG W., ZHANG Y. 2023 – No (Cambrian) explosion and no (Ordovician) event: A single long-term radiation in the early Palaeozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 623, 111592.
- SOMMERFELDT D., RUBIN C. 2001 – Biology of bone and how it orchestrates the form and function of the skeleton. *European Spine Journal*, 10: 86–95.
- STOCKEY R.G., POHL A., RIDGWELL A., FINNEGAN S., SPERLING E.A. 2021 – Decreasing Phanerozoic extinction intensity as a consequence of Earth surface oxygenation and metazoan ecophysiology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118 (41), e2101900118.
- STOCKEY R.G., COLE D.B., FARRELL U.C., AGIĆ H., BOAG T.H., BROCKS J.J., CANFIELD D.E., CHENG M., CROCKFORD P.W., CUI H., DAHL T.W., DEL MOURO L., DEWING K., DORNBOS S.Q., EMMINGS J.F., GAINES R.R., GIBSON T.M., GILL B.C., GILLEAUDEAU G.J., SPERLING E.A. 2024 – Sustained increases in atmospheric oxygen and marine productivity in the Neoproterozoic and Palaeozoic eras. *Nature Geoscience*, 17 (7): 667–674.
- STROUD J.T., LOSOS J.B. 2016 – Ecological opportunity and adaptive radiation. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 47 (1): 507–532.
- ŚLIWIŃSKI M.G., ŻYLIŃSKA A. 2013 – Fenomen kambryjskich łupków z Burgess w Górach Skalistych (Kanada) – przegląd fauny, środowiska sedimentacji i zjawisk tafonomicznych. *Przegląd Geologiczny*, 61: 746–754.
- TARHAN L.G., DROSER M.L., COLE D.B., GEHLING J.G. 2018 – Ecological expansion and extinction in the late Ediacaran: weighing the evidence for environmental and biotic drivers. *Integrative and Comparative Biology*, 58 (4): 688–702.
- TOSTEVIN R., MILLS B.J.W. 2020 – Reconciling proxy records and models of Earth’s oxygenation during the Neoproterozoic and Palaeozoic. *Interface Focus*, 10, 20190137.
- TOSTEVIN R., WOOD R.A., SHIELDS G.A., POULTON S.W., GUILBAUD R., BOWYER F., PENNY A.M., HE T., CURTIS A., HOFFMANN K.H., CLARKSON M.O. 2016 – Low-oxygen waters limited habitable space for early animals. *Nature Communications*, 7, 12818.
- VALENTINE J.W. 2002 – Prelude to the Cambrian Explosion. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 30: 285–306.
- VALENTINE J.W., MARSHALL C.R. 2015 – Fossil and transcriptomic perspectives on the origins and success of metazoan multicellularity. [W:] Ruiz-Trillo I., Nedelcu A. (red.), *Evolutionary transitions to multicellular life. Advances in Marine Genomics*, vol. 2. Springer Dordrecht: 31–46.
- VAN MALDEGEM L.M., SANSJOFRE P., WEIJERS J.W., WOLKENSTEIN K., STROTHER P.K., WÖRMER L., HEFTER J., NETTERSHEIM B.J., HOSHINO Y., SCHOUTEN S., SINNINGHE DAMSTÉ J.S., NATH N., GRIESINGER C., KUZNETSOV N.B., ELIE M., ELVERT M., TEGELAAR E., GLEIXNER G., HALLMANN C. 2019 – Bisnorgammacerane traces predatory pressure and the persistent rise of algal ecosystems after Snowball Earth. *Nature Communications*, 10 (1): 476.
- WIENS J.J. 2023 – How many species are there on Earth? Progress and problems. *PLoS Biology*, 21 (11), e3002388.
- WOOD R.A., POULTON S.W., PRAVE A.R., HOFFMANN K.H., CLARKSON M.O., GUILBAUD R., LYNE J.W., TOSTEVIN R., BOWYER F., PENNY A.M., CURTIS A., KASEMANN S.A. 2015 – Dynamic redox conditions control late Ediacaran metazoan ecosystems in the Nama Group, Namibia. *Precambrian Research*, 261: 252–271.
- WOOD R., BOWYER F.T., ALEXANDER R., YILATES M., UAHEGO C.I., KAPUTUAZA K., CURTIS A. 2023 – New Ediacaran biota from the oldest Nama Group, Namibia (Tsaus Mountains), and re-definition of the Nama Assemblage. *Geological Magazine*, 160 (9): 1673–1686.
- XIAO S., LAFLAMME M. 2009 – On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota. *Trends in Ecology & Evolution*, 24 (1): 31–40.
- YANG C., LI X.H., ZHU M., CONDON D.J., CHEN J. 2018 – Geochronological constraint on the Cambrian Chengjiang biota, South China. *Journal of the Geological Society, London*, 175 (4): 659–666.
- YANG C., LI Y., SELBY D., WAN B., GUAN C., ZHOU C., LI X.H. 2022 – Implications for Ediacaran biological evolution from the ca. 602 Ma Lantian biota in China. *Geology*, 50 (5): 562–566.
- ZHANG X., SHU D. 2021 – Current understanding on the Cambrian Explosion: questions and answers. *Paläontologische Zeitschrift*, 95 (4): 641–660.
- ZHANG X., SHU D., HAN J., ZHANG Z., LIU J., FU D. 2014 – Triggers for the Cambrian explosion: hypotheses and problems. *Gondwana Research*, 25 (3): 896–909.
- ZHAO F., ZHU M., HU S. 2010 – Community structure and composition of the Cambrian Chengjiang biota. *Science China Earth Sciences*, 53 (12): 1784–1799.

PRZEGLĄD GEOLOGICZNY



Cena 25 zł (w tym 8% VAT)

TOM 73 Nr 8 (SIERPIEŃ) 2025

Indeks 370908 ISSN-0033-2151

Anatomia eksplozji kambryjskiej,
czyli o czynnikach napędzających
wczesną ewolucję zwierząt
Nowe dane na temat miocenijskich
ślimaków słodkowodnych i lądowych
ze złoża węgla brunatnego *Bełchatów*

Zdjęcie na okładce: Kambryjska skamieniałość śladowa *Cruziana semiplicata* Salter, 1854, MWG ZI/86/008, Wiśniówka Duża, Góry Świętokrzyskie, Polska, furong (zobacz artykuł A. Majchrzyka i A. Żylińskiej na str. 711). Okaz pochodzi z kolekcji Muzeum Geologicznego im. Stanisława Józefa Thugutta, Wydział Geologii, Uniwersytet Warszawski. Fot. A. Majchrzyk

Cover photo: Cambrian ichnofossil *Cruziana semiplicata* Salter, 1854, MWG ZI/86/008, Wiśniówka Duża, Holy Cross Mountains, Furongian (see article by A. Majchrzyk and A. Żylińska on p. 711). Specimen housed in the collections of the Stanisław Józef Thugutt Geological Museum, Faculty of Geology, University of Warsaw. Photo by A. Majchrzyk