

# Fjälliga djur från det kambriska havet

Stefan Bengtson och Simon Conway Morris

Den kambriska perioden inleddes för knappt 600 miljoner år sedan och varade i ungefär 100 miljoner år. Övergången från den prekambrisk tidens kännetecknas av en av de största omvälvningar som ägt rum i jordens och livets historia: uppkomsten av formrika marina metazofaunor. Redan mot slutet av kambrium närmar sig formrikedom den vi kan se i våra dagars hav. Djurrikets samtliga nu levande fyla tycks redan vid denna tid ha varit utvecklade; alla grenar på det fylogenetiska trädet fanns på plats.

Men den tidigare fasen av historien, den som vi kan följa i de äldsta kambriska fossila marina avlagringarna, ger en annorlunda och i många stycken mer komplex bild av metazoernas formrikedom än den man finner i de flesta traditionella framställningar av livets historia.

Det ”fylogenetiska trädet”, den metafor som skildrar livets tänkta utveckling via ständigt förgrenande utvecklingslinjer, tycks i själva verket vara en chimär, orsakad av vetenskaplig närsynhet. Inte på så sätt att de tänkta stammarna och grenarna skulle vara påhittade, att utvecklingen skulle ha gått helt andra vägar. Problemet ligger snarare i ordet ”träd”, som antyder en mer eller mindre rak stam och en rikt förgrenad krona. Vi har utgått från de djurgrupper som lever i dag och efter bästa förmåga försökt rekonstruera deras utvecklingslinjer. (Det bör nämnas att även de nu levande fylas härstammingslinjer är långt ifrån oproblematiske, men vi går inte in på dessa problem här.) Men genom att utgå enbart från de nu levande djuren har vi försummat utvecklingens sidokott. Det fylogenetiska trädet är i själva verket resultatet av en mental beskärning av vad som rimligtvis bör ha varit en fylogenetisk *buske*.

Sidokotten utgörs alltså av djurgrupper som inte har givit upphov till några nu levande avkommor, det vill säga utdöda djurgrupper. Dessa kan ofta te sig bisarra till form och byggnad, av den enkla anledningen att vi aldrig har stött på dem på havsstranden eller på fiskdisken, men man bör akta sig för att skylla deras utdöende på någon slags inboende underlägsenhet. De var på sin tid högst välanpassade och framgångsrika. Människoartens livslängd är än så länge ett geologiskt ögonblick i jämförelse med dessa djurs.

Vi vill i denna artikel presentera en av kvistarna på den fylogenetiska busken, halkieriiderna. I ett långt historiskt perspektiv kan dessa förefalla misslyckade och obetydliga, men under den tidigaste delen av den kambriska perioden var de en blomstrande djurgrupp, vars rester nu kan hittas i kambriska avlagringar från de flesta kontinenter.

## De kambriska faunorna

Kambrium brukar betraktas som trilobiternas tid. Trots den redan befästa dominansen av ”moderna” fyla, var den kambriska perioden faunistiskt särpräglad även i jämförelse med de efterföljande paleozoiska perioderna. Vissa grupper bland de skelettbärande (och därmed lätt fossiliserbara) djuren, framför allt trilobiter och inartikulata brachiopoder, dansade den kambriska sommaren för att snart därefter minska kraftigt i betydelse. Men än fler grupper förde en undanskymd tillvaro under kambrium för att sedan plötsligt blomma upp vid dess övergång till den nästföljande ordoviciska perioden. Dit hör till exempel sjöiljor, artikulata brachiopoder, musselkräftor, koraller, grapoliter och

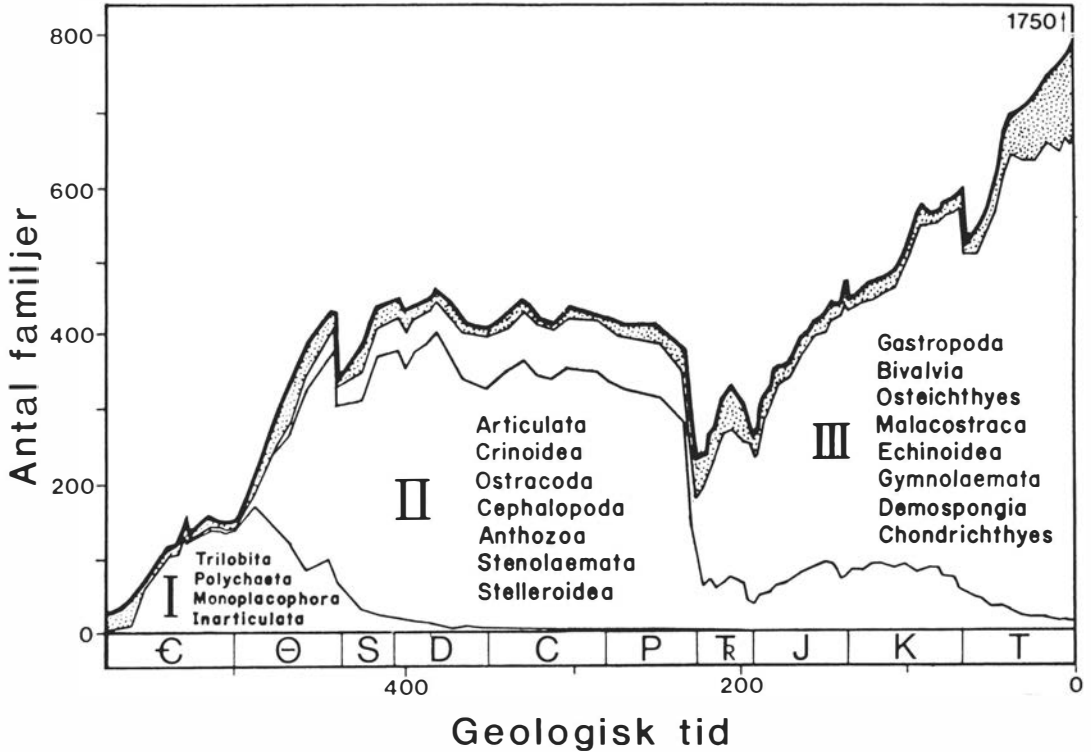


Fig. 1. Familjediversiteten av fossila marina metazoer genom fanerozoikum enligt Sepkoski (1981). Geologiska perioder från kambrium (€) till tertiär (T) markerade utefter den horisontella axeln. De tre fälten markerade med romerska siffror visar de kambriska (I), paleozoiska (II) och mesozoiska–kenozoiska ("moderna"; III) evolutionära faunorna, med de viktigaste taxonomiska grupperna namngivna. Den skuggade övre zonen representerar de familjer som inte grupperade sig med de tre faunorna i faktoranalysen.

*Diversity of families of fossil marine metazoans through the Phanerozoic, according to Sepkoski (1981). Geological periods from Cambrian (€) to Tertiary (T) marked along horizontal axis. The three fields marked with Roman numerals denote the Cambrian (I), Palaeozoic (II) and Mesozoic–Caenozoic ("modern"; III) evolutionary faunas, with the most important taxonomic groups named. The shaded upper zone represents those families that did not group themselves with the three faunas in the factor analysis.*

conodonter. Ytterligare andra fick inte sin stora chans förrän efter den paleozoiska erans slut, men de bildar stommen i de nutida marina faunorna. Dit hör gastropoder, musslor, benfiskar, malacostraca kräftdjur, scleractina koraller, sjöborrar m.fl.

Denna bild av de fanerozoiska (d.v.s. från kambrium till nutiden) marina faunornas diversifiering har på senare tid klargjorts framför allt genom en rad eleganta arbeten av den amerikanske paleontologen J.J. Sepkoski, som har utfört kvantitativa analyser av resultaten av den enorma möda som nedlagts av generationer av taxonomiska paleonto-

loger. Sepkoski särskiljer tre stora "evolutionära faunor" i fanerozoikum: den kambriska, den paleozoiska och den moderna (Fig. 1).

Tittar man närmare på Sepkoskis kurvor finner man åskådliggjort ett förhållande som under de senaste tjuugo åren har blivit alltmer uppenbart för de kambriska paleontologerna: de tidigaste kambriska faunorna är lika särskiljda från de egentliga kambriska faunorna som de senare är från efterföljande tidsperioder. I själva verket utgör de en "analysrest" som ingår i den grå zon som sträcker sig längs överdelen av de fanero-

zoiska kurvorna (se Fig. 1). Denna zon representerar naturligtvis inte på något sätt en homogen grupp. Den består framför allt av allehanda taxa som har för sporadisk fossil representation eller är för kortlivade för att kunna spela någon roll i faunornas större utvecklingsmönster. Den tidigaste kambriska delen av denna gråa zon innehåller så särpräglade djur att det i de flesta fall är meningslöst och även missvisande att försöka föra dem till redan kända fyla.

### Halkieriider

Ihåliga, millimeterstora fjäll- och taggformade skleriter av de så kallade halkieriiderna (Fig. 2) är mycket vanliga och karakteristiska fossil i den undre delen av den underkambriska lagerföljden över stora delar av jorden. Den första publicerade beskrivningen av sådana lämningar gjordes från de "grønne skifre" på Bornholm av Christian Poulsen (1967), som på grundval av materialet uppställde släktet *Halkieria* och familjen Halkieriidae. Poulsen betraktade fossilen som skal av hyolither, ett slags molluskliknande utdöda djur.

Senare fynd, framför allt från Sibirien och Kina, har gett upphov till en vildvuxen flora av släkt- och artnamn, baserad på en knappologiskt inriktad klassifikation av enskilda skleriter. Några paleontologer (t.ex. Jell 1981; Bengtson & Missarzhevsky 1981) har påpekat att varje djur sannolikt bar på en hel uppsättning av ofta mycket variabla skleriter och att detta måste tas i beaktande vid den taxonomiska analysen. Men hur djuren egentligen såg ut har varit okänt. Skleriterna hölls bara på plats av mjukvävnad. När djuret dog föll skelettet sönder och skleriterna sederterade var för sig. Halkieriidernas släktskapsförhållanden är okända; vi har därför inte något känt levande djur att direkt jämföra med.

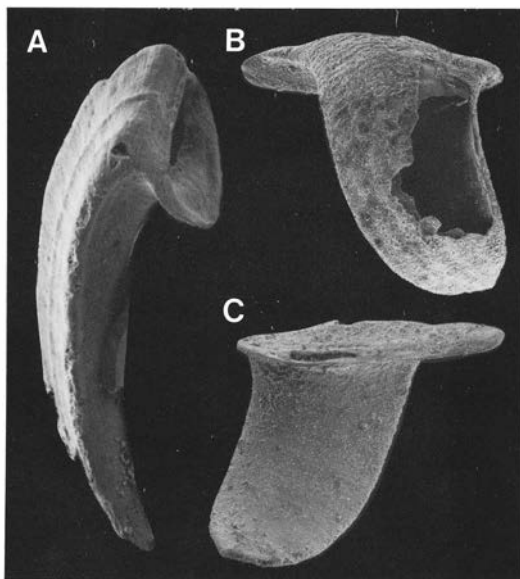


Fig. 2. Cultrat (A) och palmate (B–C) sklerit av *Halkieria* sp. från äldsta kambrium (Tommotetagen på den sibiriska plattformen. Svepelektronmikroskopiska (SEM) bilder,  $\times 35$ .

*Cultrate (A) and palmate (B–C) sclerite of Halkieria sp. from the earliest Cambrian (Tommotian Stage) of the Siberian Platform. Scanning electron microscopical (SEM) pictures  $\times 35$ . Specimens by courtesy of Drs Vladimir V. Missarzhevsky, Moscow, and Nina P. Meshkova, Novosibirsk.*

### Vad för slags djur var *Halkieria*?

Vi har nu gjort ett försök att rekonstruera den gåtfulla *Halkieria*. Som utgångspunkt har vi haft mikrofossilprov med välbevarade halkieriidskleriter från tidigkambriska (tommotiska) kalkstenar från Sibirien, däribland ett unikt exemplar med tre sammanhängande, om än fragmentariska, skleriter (Fig. 3). Vi arbetade med hypotesen att *Halkieria* är nära besläktat med det mellankambriska fjällbärande djuret *Wiwaxia*. Detta är känt från en enda lokalitet i världen, nära den lilla staden Field i British Columbia, från den berömda svarta skiffer som går under namnet Burgess Shale och som upptäcktes av den amerikanske paleontologen Charles D. Walcott redan i början av seklet.

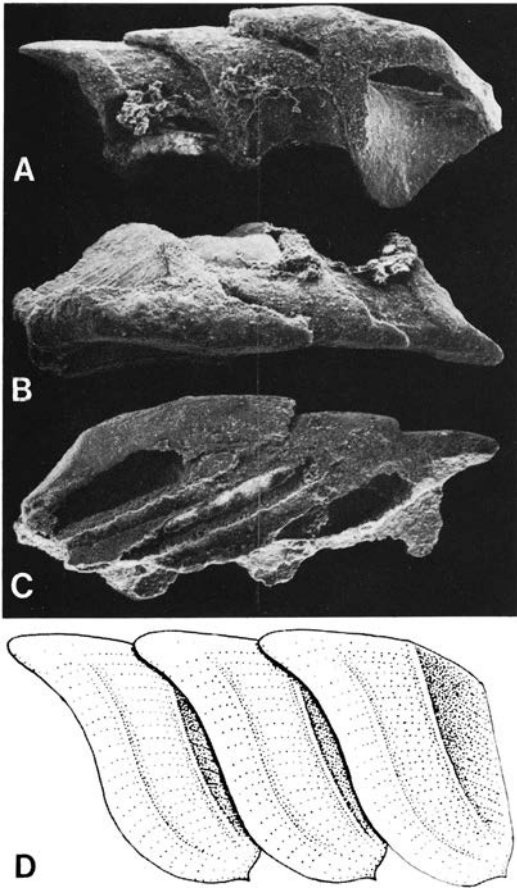


Fig. 3. Tre palmata skleriter (endast basala delarna bevarade) av *Halkieria* sp. i ursprunglig inbördes placering. Exemplet kommer från äldsta kambrium (Tommotetagen) på den sibiriska plattformen. A–C, SEM-bilder; D, rekonstruktion.  $\times 35$ .

*Natural association of three palmate sclerites (only the basal parts preserved) of Halkieria sp. from the earliest Cambrian (Tommotian Stage) of the Siberian Platform. A–C, SEM pictures, D, reconstruction.  $\times 35$ . Specimen by courtesy of Dr Vladimir V. Missarzhevsky. Figs 3–6 are reproduced from Bengtson & Conway Morris 1984.*

Genom en unik kombination av sedimentationsfaktorer har denna skiffer kommit att bevara inte bara mineraliserade skelett av marina djur, utan även deras mjukdelar, vilka representeras av glänsande skikt av silikatmineral på de svarta skifferytorna. Vi har därigenom fått en inblick i en marin djurvärld

som till större delen består av normalt icke-fossiliserbara djur, och detta till på köpet från en tid som ligger mycket nära de marina faunornas stora explosiva radiation omkring den kambriska periodens början (t.ex. Conway Morris & Whittington 1979).

*Wiwaxia corrugata* var ett upp till ca 5 cm långt bottenlevande djur som på ovansidan täcktes av ett pansar av fjäll och taggar (Fig. 4, 5). En ingående analys av dess anatomi har nyligen publicerats (Conway Morris 1985). Att döma av bevaringssättet var dessa fjäll och taggar inte mineraliserade, utan bestod av en fibrös, motståndskraftig kutikula. *Wiwaxia* förflyttade sig antagligen med hjälp av en ventral krypsula och kan ha livnärt sig genom att passera sediment genom tarmkanalen. En käkliknande struktur har hittats i främre delen.

De tidigkambriska halkieriidskleriterna skiljer sig i vissa morfologiska drag från *Wiwaxia*:s skleriter och visar tydliga spår av att ha varit mineraliserade, troligtvis med någon kristallform av kalciumkarbonat. Icke desto mindre finns det tydliga likheter mellan skleriterna hos *Wiwaxia* och dem hos, t.ex., *Halkieria*. Bl.a. förekommer ”taggar” och ”fjäll” i mikrofossilprov med *Halkieria* i ungefär samma proportioner som hos de vuxna *Wiwaxia*-exemplar vi känner till (unga individer av *Wiwaxia* verkar däremot ha saknat taggar).

Men rent morfologiska likheter behöver inte nödvändigtvis bevisa nära släktskap; liknande fjällpansar är kända från en hel rad organismer och organ från myrkottar till grankottar. Viktigare är att skleriterna hos *Halkieria* respektive *Wiwaxia* uppvisar fundamentala likheter i det sätt varpå de bildades.

Halkieriidskleriterna består i fossiliserat tillstånd av en mineraliserad vägg som omsluter en hålighet. Den senare har förbindelse med utsidan genom en trång basal öppning, foramen. Det är lätt att se att en sklerit med



Fig. 4. Ett fullständigt exemplar av *Wiwaxia corrugata* från den mellankambriska Burgess-skiffern i British Columbia.  $\times 4.8$ .

*Complete specimen of Wiwaxia corrugata from the Middle Cambrian Burgess Shale of British Columbia.  $\times 4.8$ .*

denna byggnad inte kunde tillväxa på samma sätt som exempelvis ett molluskskal, genom successiva pålagringar av mineraliserad vävnad längs periferin. Ett sådant skal måste ju kunna bygga in tidigare tillväxtstadier i sin struktur, men även mycket små halkieriid-

skleriter har en trång foramen, vilken inte kan återfinnas i byggnaden hos de större. Om skleriterna över huvud taget själva blev större under djurets tillväxt, måste gamla skleriter antingen ha resorberats (dekomponerats av den levande cellulära vävnaden) eller kastats

av som ett kräftska för att ge plats för nya, större skleriter. (Andra alternativ, såsom infogning av nya skleriter bland äldre, eller plastisk tillväxt av skleriterna, är av skilda skäl mycket osannolika.)

På grund av det annorlunda bevaringstillståndet kan vi inte direkt observera den motsvarande uppbyggnaden av skleriter hos *Wiwaxia*. Men Burgess-skiffern ger andra möjligheter: ett exemplar av en *Wiwaxia* verkar visa en juvenil individ som delvis har krupit ur ett tomt hölje. Detta kan alltså tydas som att även *Wiwaxia* ömsade sina skleriter på samma sätt som halkieriiderna kan antas ha gjort.

Det är inte ovanligt att djur bildar en yttre skyddande kutikula som har en begränsad uttjämningsförmåga och måste kastas av regelbundet vid djurets tillväxt. Detta kan ses hos så skilda grupper som nematoder, artropoder och ormar. Men det är mindre vanligt att sådana kutikulor är mineraliserade; bland nu levande djur är det bara vissa artropoder som ömsar mineraliserade skal. Det krävs en fysiologiskt och morfologiskt sofistikerad process för att skalömsning och bildning av nytt hårt skal skall fungera utan att djurets livsfunktioner störs i alltför hög grad. Men bland de artropoder som har utvecklat en sådan skalömsningsprocedur finner vi några av

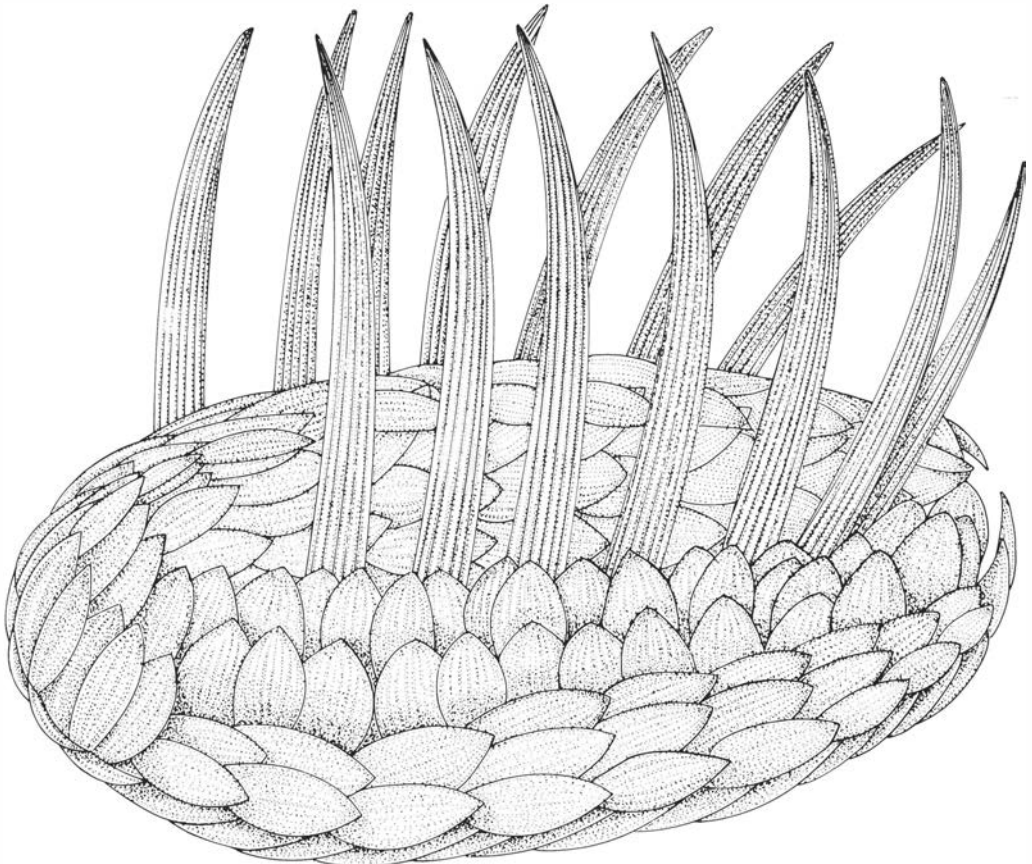


Fig. 5. Rekonstruktion av *Wiwaxia corrugata*, baserad på exemplar funna i Burgess-skiffern. Ca  $\times 5$ .  
*Reconstruction of Wiwaxia corrugata, based on specimens from the Burgess Shale. About  $\times 5$ .*

de mest artrika (t.ex. kräftor och krabbor, och de nu utdöda trilobiterna).

### En rekonstruktion av *Halkieria*

Det såg alltså ut som om jämförelse mellan den tidigkambriska *Halkieria* och den melkankambriska *Wiwaxia* skulle kunna vara fruktbara. Vi försökte därför att plocka ihop de lösa skleriterna av *Halkieria* till ett fungerande exoskelett enligt den mall som de komplett bevarade exemplaren av *Wiwaxia* erbjöd. Tre huvudtyper av *Halkieria*-skleriter kunde särskiljas: palmata (korta, med bred bas och långsmal foramen), cultrata (längre, med smalare bas och rundad foramen) och spiniforma (mycket långa, med rundat avlångt tvärsnitt och rundat avlång foramen). Eftersom de tre sammanhängande exemplaren som visas i Fig. 3 är palmata skleriter som överlappar varandra åt "fel" håll för att representera en längsgående rad på ett mobil djur, antog vi att de istället utgjorde en del av en tvärgående skleritrad på ena sidan om djurets mittlinje.

Det totala antalet skleriter i de båda djuren antogs vara ungefärligen samma. Vad de

spiniforma skleriterna hos *Halkieria* beträffar stämde deras frekvens i mikrofosilproverna med taggarnas relativa andel hos *Wiwaxia*. Vi antog därför att de hos *Halkieria* bildade dorsolaterala längsgående rader av samma typ som hos *Wiwaxia*.

De cultrata skleriternas position i relation till de palmata var problematisk. Uppenbarligen finns det flera möjligheter att placera dem i ett funktionellt exoskelett. Vi stannade till slut för att ta fasta på det faktum att de palmata skleriterna var ungefär fyra gånger vanligare i sedimentproverna än de cultrata. De laterala skleriterna hos *Wiwaxia* (d.v.s. de som låg utanför de longitudinella taggraderna) var ungefär dubbelt så många som de dorsala (de som låg innanför taggraderna), och en svag bas fanns alltså för antagandet att de cultrata skleriterna hos *Halkieria* var homologa med de dorsala skleriterna hos *Wiwaxia* och de palmata homologa med de laterala skleriterna.

Resten var huvudsakligen en fråga om att konstruera ett konstruktionsmorfologiskt plausibelt exoskelett. Den resulterande bilden av *Halkieria* (Fig. 6) visar djuret som det

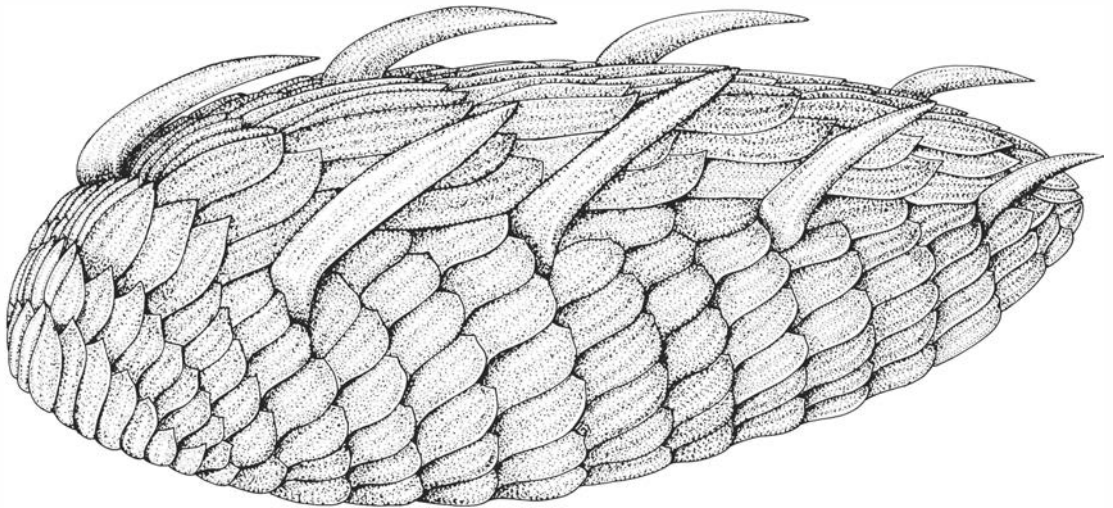


Fig. 6. Rekonstruktion av *Halkieria* sp., baserad på den mall som erbjuds av *Wiwaxia*. Ca  $\times 15$ .

*Reconstruction of Halkieria sp., based on the template provided by Wiwaxia. About  $\times 15$ .*

kunde ha sett ut om våra olika antaganden håller. Huruvida ett sådant kryp någonsin har dragit fram över de kambriska havsbottenarna kan vi veta bättre när vi har kunnat testa de olika antagandena. Riktigt säkra på hur en levande halkieriid egentligen såg ut kan vi knappast bli förrän mera fullständiga exemplar hittas än de tre sammanhängande skleritfragment vi hittills har. Tills sådana fynd har gjorts får vi använda de övriga data vi kan komma åt för att få inblick i hur halkieriiderna och deras kambriska kamrater levde och dog.

För närvarande arbetar vi med att i samarbete med australiska paleontologer undersöka Sydaustraliens tidigkambriska faunor. Materialet, som är rikt och många gånger unikt välbevarat, inkluderar halkieriidskleriter och andra mer eller mindre problematiska fossil. Det goda bevaringstillståndet ger möjligheter att studera inte bara de fossila skelettelementens morfologiska detaljer, utan även deras histologi och mineralogi. Det australiska materialet kompletterar bilden av halkieriiderna som en enhetlig grupp, vars närmaste släktingar står att finna bland de övriga tidigkambriska djuren, men som inte verkar ha givit upphov till några senare levande djurgrupper.

Vi kan nu studera de tidigaste kambriska faunorna i betydligt finare detalj än vad som tidigare var möjligt, och hoppas därigenom kunna lägga grunden till en djupare förståelse av de tidigaste flercelliga marina organismernas evolutionshistoria.

## SUMMARY

### *Scaly animals from the Cambrian sea*

In the early Cambrian, almost 600 million years ago, a number of marine animal groups appear that seem to represent short-lived representatives of an early major radiation of metazoans. One of the most widespread types of fossil from this time is represented by isolated scale- and spine-shaped sclerites; these have been referred to as halkieriids. The anatomy and affinities of the halkieriids are

unknown, and they are not recorded after the Cambrian. Analyses of sclerite growth and function are augmented by comparisons with a presumed near relative from the Middle Cambrian Burgess Shale of British Columbia, the enigmatic metazoan *Wiwaxia* that is preserved intact with articulated sclerites.

The net result is an attempt to reconstruct an early Cambrian halkieriid. Our reconstruction (Fig. 6) shows a bilaterally symmetrical benthic animal, about a centimetre in length. It was covered with a dorsal mail of imbricating sclerites that during growth was shed as a unit in the same manner as arthropods moult their cuticle.

## LITTERATUR

- Bengtson, S. & Conway Morris, S., 1984. A comparative study of lower Cambrian *Halkieria* and Middle Cambrian *Wiwaxia*. *Lethaia* 17: 4, sid. 307–329.
- Bengtson, S. & Missarzhevsky, V.V., 1981. Coeloscлеритophora, a major group of enigmatic Cambrian metazoans. In Taylor, M.E. (red.), Short Papers for the Second International Symposium on the Cambrian System. U.S. Geological Survey Open-File Report 81-743, sid. 19–21.
- Conway Morris, S., 1985. The Middle Cambrian metazoan *Wiwaxia corrugata* (Matthew) from the Burgess Shale and *Ogygopsis* Shale, British Columbia, Canada. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences*, 307: 1134, sid. 507–582.
- Conway Morris, S., & Whittington, H.B., 1979. The Animals of the Burgess Shale. *Scientific American* 241, sid. 122–133.
- Jell, P.A., 1981. *Thambetolepis delicata* gen. et sp. nov., an enigmatic fossil from the Early Cambrian of South Australia. *Alcheringa* 5, sid. 85–93.
- Sepkoski, J.J., Jr., 1981. A factor analytic description of the marine fossil record. *Paleobiology* 7: 1, sid. 36–53.

Manuskriptet inkommet 1985 12 11

Stefan Bengtson  
Paleontologiska  
institutionen,  
Box 558  
751 22 Uppsala

Simon Conway Morris  
Department of Earth  
Sciences  
Downing Street  
Cambridge CB2 3EQ  
England