

Esivanemate embrüod ehk Kes munes esimese muna?

*Oive Tinn**

*Kaaneta laegas, ei võtit, lukku ees,
kuid kallis aare on peidus tema sees?*

J. R. R. Tolkien, „Kääbik“

Klassikalise paleontoloogia pakutavad (valdavalt täiskasvanud) selgroogsete loomade skeletid, brahhiopoodide ja limuste kujud ning lülijalgsete kutiikulid ei tundu olevat liiga paljutootav materjal arengubioloogiliste küsimuste lahendamiseks. Tänapäevaste organismide hulga ja mitmekesisusega vähegi võrreldavat materjali kivine maapõu ei paku, ka uurimismeetodid on üsna raskesti kõrvutatavad. Darwini poolt (1859) igavikku raiutud fossiiliandmestiku puudulikkuse väide on peaaegu aksioomiks saanud ... kuid selle külge kipuvad klammerduma need, kes teaduse hilisemate arengutega kursis ei ole või siis seda ei soovigi.

Ka klassikalise arengubioloogia algaastatel ei vaadatud fossiilide poole, tänapäevaste organismide mitmekesisus tundus olevat piisavalt külluslik kõigi probleemide lahendamiseks. Evo-devo ehk evolutsiooniline arengubioloogia aga jälgib üha suureneva huviga, mida on pakkuda fossiiliandmestikul.

Kõigist seni leitud fossiilidest on kahtlemata kõige salapärasemad ning kõige enam erinevaid interpretatsioone ja vaidlusi tekitavad nn Doushantuo fossiilid. Need on läbimõeldult vaid mõne

*TÜ, ÖMI, kontakt: Oive.Tinn@ut.ee

millimeetri piiresse jäävad väliselt lihtsad, kuid seest ootamatult keerukad kerajad kivistised, millest esimesed leiti Lõuna-Hiina Eelkambriumi kivimitest möödunud sajandi lõpul (S. Xiao *et al.*, 1998) ning mille kallal on sestpeale pead murdnud kümned paleontoloogid üle kogu maailma.

Doushantuo

Lõuna-Hiinas laialt avanev Doushantuo kihistu kuulub Proterosoikumi kõige nooremasse ladekonda Neoproterosoikumisse ning on erinevate isotoopmeetodite abil hinnatud 635–551 miljoni aasta vanuseks (Jiang *et al.*, 2011). Doushantuo kihistu puhul on tegemist fosforiidiga, mis on algselt settinud rannikulähedases madalmeres. Selle musta muda settimise alguseks oli „äsja“ lõppenud Krüoogen – ajastu, mis on saanud oma nime tänu korduvatele, võimalik et koguni tervet planeeti hõlmanud jäätumistele (Arnaud *et al.*, 2011); Doushantuo kihistu lasub Krüoogeni kõige viimase, Marinoa jäätumise setete peal (Muscente *et al.*, 2015). Globaalse stratigraafia mõistes kattub Doushantuo kihistu vanus ligi 90% ulatuses Ediacara ladestu piiridega. See oli ajastu, mis on meieni säilitanud kuulsad, aga nii bioloogiliselt olemuselt kui ka tekkelt sama mõistatuslikud Ediacara fossiilid. Esimeste Doushantuo fossiilide ilmumise ja „Kambriumi plahvatus“ vahele jääb mitmekümne miljoni aasta pikkune periood.

Embrüod?

See kivim on täis ainulaadse säilivusega mikroskoopilisi kivistisi, millest osa bioloogilises olemuses (väga) ei kahelda, nagu akritarhid (mida valdavalt tõlgendatakse kui planktiliste vetikate tsüste, aga selle nime taga on tõenäoliselt peidus palju muudki) ja vetikad, aga ka fossiile, mida interpreteeritakse kui ... embrüoid ... Kõigi hilisemate ajastute fossiilide seas leidub embrüofossiile kaduvväikeses hulgas, aga selles tumedas fosforiidikihis on need väidetavalt kohati vaat et peamine koostisosa (Gostling *et al.*, 2007).

Traditsiooniliste meetoditega – tavapäraste õhikute või lihtsa skaneerimisega elektronmikroskoobi all Doushantuo salapärase fossiilide uurimine palju infot ei anna. Suur osa neist millimeetrimõõtu fossiilidest, eriti väidetavad embrüod, on väliselt üsna lihtsa morfoloogiaga ja meenutavad pealispinnalt mune või varajasi lõigustumisstaadiume (Chen, 2012). Üha enam kasutatakse Doushantuo (aga ka paljude teiste samalaadsete) fossiilide uurimiseks mikrotomograafiat, mis on võimaldanud vaadata fossiilide sisse ilma neid lõhkumata ning on andnud pildi ka nende üliväikeste kivististe ootamatult mitmekesisest ning keerukast siseehitusest. Nii on nende fossiilide seas leitud blastula, gastrula ja vastse arengujärgus eksemplare (Cohen *et al.*, 2009; Hagadorn *et al.*, 2006; S. Xiao *et al.*, 1998; Xiao ja Knoll, 2000; Yin *et al.*, 2007), aga ka imepisikesi täiskasvanud isendeid (Chen *et al.*, 2002; Xiao *et al.*, 2000).

Kuidas?

Kas embrüo võib fossiilina säilida? On selline fossiilistumine üldse võimalik? Kuidas? Doushantuo fossiilid kuuluvad sellisesse ainulaadsesse kategooriasse, mida paleontoloogid nimetavad erakordseks säilivuseks ning selliseid fossiile sisaldavaid leiukohti *Lagerstätte'* deks. Võib tunduda, et mikroskoopiliste detailidega fossiilistunud pehmete kudede, aga Doushantuo puhul lausa rakkude säilimine räägib vastu kõigile loodusseadustele. Või siiski mitte?

Lagerstätte'-fossiilide uurimine on tekitanud lausa omaette paleontoloogiaharu: eksperimentaalse tafonoomia. Klassikaline tafonoomia on teadus sellest, kuidas organismid surmajärgselt lagunevad ning kuidas neist saab fossiil. Enamasti piirduakse fossiili enda (lagunemismärkide) uurimisega, samuti annab üksjagu infot ümbriskivim ehk siis algne sete, millega koos surnud organism settis. Eksperimentaalse tafonoomia meetodiks on aga kogu protsess laboris (suuremate objektide puhul ka välitingimustes) otsast peale ise läbi mängida.

Näiteks võib tuua uurimuse (Raff *et al.*, 2008), kus vaadeldi, kas Austraalia merisiiliku *Heliocidaris erythrogramma* embrüot, mis sarnaneb nii suuruselt kui ka üldiselt rakumorfoloogialt paljude Neoproterosoikumi (ja ka Kambriumi) embrüofossiilidega, võiks samuti laboris fossiiliks muuta. Tuli välja, et võib küll.

Selgus, et embrüo tafonoomia on kolme erineva protsessi tulemus. Neist esimene ja kõige kiirem on autolüüs, rakkude enesehävitamine, mis aeroobsetes tingimustes toimub lühikese aja, vaid mõne tunni jooksul tänu rakkude endi lüütilistele ensüümidele. Seega embrüote säilimiseks pidid muistses ookeanis olema tingimused, mis blokeerisid autolüüsi. Teiseks, lagunemise ajal tungivad organismi bakterid, kelle eesmärk on sisuliselt organismi ärasõõtmine. Uurijad aga leidsid, et sissetungivad bakterikooslused võivad embrüo peale bakterikile (nn biofilmi) moodustamisega pigem aidata säilitada embrüo kuju, tekitades nn pseudomorfoosi. Ning kolmandaks, bakterid toovad kaasa embrüo keemilise koostise muutuse, mis omakorda indutseerib mineraliseerumise.

Kes?

Viimaseks jääb kõige põletavam küsimus. Kui need, või vähemalt osagi neist salapäraolest mikrofossiilidest on ikkagi tõepoolest embrüod, siis kelle? Missugune nägi välja see täiskasvanud organism, kellele need embrüod kuulusid? Oli ta suur, väike, lihtne, keerukas? Bilateraalse või radiaalse sümmeetriaga? Millise haru elupuus võiksim nendega ära tähistada?

Üks on kindel – kui nende seas on embrüoid, siis on need kahtlemata vanimad tõendid loomade eksisteerimisest Maal rohkem kui 600 miljonit aastat tagasi. Iseenesest sobib see hästi kokku paljude molekulaarse kella analüüsidega (dos Reis *et al.*, 2015; Erwin, 2015), mis paigutavad *Metazoa* alguse veel sügavamasse aega – Krüogeeni ajastusse, mille piirideks arvatakse 850–635 mln aastat.

Üks Baeri seadustest (Baer, 1828) viitab, et embrüonaalse arengu jooksul moodustuvad esialgu üldised, suurele loomagrupile ühised ja samal ajal embrüonaalse ehituse poolest lihtsad morfoloogilised tunnused. Ehk siis oma nii varases arengustaadiumis on loomad üksteisega üpriski sarnased. Nii ei taha ka Doushantuo embrüote morfoloogia sugugi üheselt, igasuguseid vastuväiteid välis-tades, reeta nende bioloogilist olemust.

Kõige julgemad uurijad paigutavad embrüod tüvi-(Hagadorn *et al.*, 2006) või kroonrühma (Chen *et al.*, 2002; Chen *et al.*, 2000; Li *et al.*, 1998; Xiao *et al.*, 2007; Xiao *et al.*, 2000; Yin *et al.*, 2016) hulkraksete või isegi bilateeriade (Chen *et al.*, 2009; Chen *et al.*, 2004; Chen *et al.*, 2000) hulka. Tagasihoidlikumate arvamuste (Butterfield, 2011; Huldtgren *et al.*, 2011) järgi aga ei pruugi embrüote näol olla tegemist mitte *Metazoa*, vaid *Holozoa*'ga – oluliselt lihtsamate olevustega, grupiga, kuhu kuuluvad üherakulised eukarüootid, kes arenesid pärast seente ja loomade ühisest eellasest lahknemist, kuid enne *Metazoa* kroonrühma loomade ilmumist.

Doushantuo embrüofossiilide kirjeldajad on saanud omajagu kriitikat, ikka ilmub uusi artikleid, kus autorid avaldavad kahtlust (Bengtson *et al.*, 2012; Butterfield, 2011; Huldtgren *et al.*, 2011; Tang, 2016), kas nende salapärase fossiilide näol ikka oli tegemist hulkraksete loomadega või üldse nende poole suunduva elupuu haruga. Embrüofossiilid moonduvad vetikateks, akritarhideks, bakteriteks ... ja ka lihtsalt geokeemilisteks vingerpussideks, milletaolisi Maa miljardite aastate vanustes kihtides leidub ohtrasti. Loomulikult ilmub teist sama palju artikleid vastuväidetega, mis eelmiste omi uuesti ümber püüavad lükata.

Kahtlemata on need ühed vanimad ja kõige paremini säilinud keeruka ehitusega fossiilid, mis on meieni säilinud aegade sügavusest. Kui aga kunagi mingi senitundmatu tulevikumeetodiga õnnestub saja-protsendilise kindlusega väita, et nende miljonite mõistatuslike moodus-tiste seas ei ole ainsatki *Metazoa* kroonrühma esindajat, kas siis see tähendab, et Ediacara ajastul neid ei elanudki? ... Järele jääb mitte sugugi vähem mõistatuslik, aga hoopis teist mõõtkava esindav

nn Ediacara bioota, mis eeldatavasti esindab täiskasvanud ... hm ... loomi ... mis tekitavad vähemalt sama kirglikke vaidlusi kui ülalmainitud fossiilid. Kui ka see viimane tellis peaks langema, siis ... no siis pöördume tagasi geniaalse Darwini juurde ...

Kirjandus

- Arnaud, E., Halverson, G. P., & Shields-Zhou, G. (2011). The geological record of Neoproterozoic ice ages. In E. Arnaud, G. P. Halverson & G. ShieldsZhou (Eds.), *Geological Record of Neoproterozoic Glaciations* (Vol. 36, pp. 1–16).
- Baer, K. E. (1828). *Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion.* (Vol. I). Königsberg: Bei den Gebrüdern Borntträger.
- Bengtson, S., Cunningham, J. A., Yin, C. Y., & Donoghue, P. C. J. (2012). A merciful death for the "earliest bilaterian," *Vernanimalcula*. *Evolution & Development*, 14(5), 421–427.
- Butterfield, N. J. (2011). Terminal Developments in Ediacaran Embryology. *Science*, 334(6063), 1655–1656.
- Chen, J. Y. (2012). Evolutionary Scenario of the Early History of the Animal Kingdom: Evidence from Precambrian (Ediacaran) Weng'an and Early Cambrian Maotianshan Biotas, China. In J. A. Talent (Ed.), *Earth and Life. Global Biodiversity, Extinction Intervals and Biogeographic Perturbations Through Time.* (pp. 239–380): Springer.
- Chen, J. Y., Bottjer, D. J., Li, G., Hadfield, M. G., Gao, F., Cameron, A. R., . . . 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 of the United States of America*, 106(45), 19056–19060.
- Chen, J. Y., Bottjer, D. J., Oliveri, P., Dornbos, S. Q., Gao, F., Ruffins, S., . . . Davidson, E. H. (2004). Small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian. *Science*, 305(5681), 218–222.
- Chen, J. Y., Oliveri, P., Gao, F., Dornbos, S. Q., Li, C. W., Bottjer, D. J., & Davidson, E. H. (2002). Precambrian animal life: Probable developmental and adult cnidarian forms from Southwest china. *Developmental Biology*, 248(1), 182–196.
- Chen, J. Y., Oliveri, P., Li, C. W., Zhou, G. Q., Gao, F., Hagadorn, J. W., . . . Davidson, E. H. (2000). Precambrian animal diversity: Putative phosphatized embryos from the Doushantuo formation of China. *Proceedings of the*

- National Academy of Sciences of the United States of America, 97(9), 4457–4462.
- Cohen, P. A., Knoll, A. H., & Kodner, R. B. (2009). Large spinose microfossils in Ediacaran rocks as resting stages of early animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(16), 6519–6524.
- Darwin, C. (1859). *On The Origin of Species by Means of Natural Selection, or The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London: John Murray, Albermarle Street.
- dos Reis, M., Thawornwattana, Y., Angelis, K., Telford, M. J., Donoghue, P. C. J., & Yang, Z. H. (2015). Uncertainty in the Timing of Origin of Animals and the Limits of Precision in Molecular Timescales. *Current Biology*, 25(22), 2939–2950.
- Erwin, D. H. (2015). Early metazoan life: divergence, environment and ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 370(1684).
- Gostling, N. J., Donoghue, P. C. J., & Bengtson, S. (2007). The earliest fossil embryos begin to mature. *Evolution & Development*, 9(3), 206–207.
- Hagadorn, J. W., Xiao, S. H., Donoghue, P. C. J., Bengtson, S., Gostling, N. J., Pawlowska, M., . . . Neilson, K. H. (2006). Cellular and subcellular structure of neoproterozoic animal embryos. *Science*, 314(5797), 291–294.
- Huldtgren, T., Cunningham, J. A., Yin, C. Y., Stampanoni, M., Marone, F., Donoghue, P. C. J., & Bengtson, S. (2011). Fossilized Nuclei and Germination Structures Identify Ediacaran "Animal Embryos" as Encysting Protists. *Science*, 334(6063), 1696–1699.
- Jiang, G. Q., Shi, X. Y., Zhang, S. H., Wang, Y., & Xiao, S. H. (2011). Stratigraphy and paleogeography of the Ediacaran Doushantuo Formation (ca. 635-551 Ma) in South China. *Gondwana Research*, 19(4), 831–849.
- Li, C. W., Chen, J. Y., & Hua, T. E. (1998). Precambrian sponges with cellular structures. *Science*, 279(5352), 879–882.
- Muscente, A. D., Hawkins, A. D., & Xiao, S. H. (2015). Fossil preservation through phosphatization and silicification in the Ediacaran Doushantuo Formation (South China): a comparative synthesis. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 434, 46–62.
- Raff, E. C., Schollaert, K. L., Nelson, D. E., Donoghue, P. C. J., Thomas, C. W., Turner, F. R., . . . Raff, R. A. (2008). Embryo fossilization is a biological process mediated by microbial biofilms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49), 19360–19365.

- Tang, B. L. (2016). Are the new Ediacaran Doushantuo Megasphaera-like acritarchs early metazoans? *Palaeoworld*, 25(1), 128–131.
- Xiao, S., Zhang, Y., & Knoll, A. H. (1998). Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite. *Nature*, 391, 553–558.
- Xiao, S. H., Hagadorn, J. W., Zhou, C. M., & Yuan, X. L. (2007). Rare helical spheroidal fossils from the Doushantuo Lagerstätte: Ediacaran animal embryos come of age? *Geology*, 35(2), 115–118.
- Xiao, S. H., & Knoll, A. H. (2000). Phosphatized animal embryos from the Neoproterozoic Doushantuo Formation at Weng'An, Guizhou, South China. *Journal of Paleontology*, 74(5), 767–788.
- Xiao, S. H., Yuan, X. L., & Knoll, A. H. (2000). Eumetazoan fossils in terminal Proterozoic phosphorites? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(25), 13684–13689.
- Yin, L. M., Zhu, M. Y., Knoll, A. H., Yuan, X. L., Zhang, J. M., & Hu, J. (2007). Doushantuo embryos preserved inside diapause egg cysts. *Nature*, 446(7136), 661–663.
- Yin, Z. J., Zhu, M. Y., Bottjer, D. J., Zhao, F. C., & Tafforeau, P. (2016). Meroblastic cleavage identifies some Ediacaran Doushantuo (China) embryo-like fossils as metazoans. *Geology*, 44(9), 735–738.