

# Das Kambrium: Ursprung des modernen Lebens

## The Cambrian: Origin of modern life

Archaeopteryx, 41: 35-39

### Zusammenfassung

Die ersten Anzeichen von Leben auf der Erde finden wir in ca. 3,5 Milliarden Jahre alten biogenen Sedimentgesteinen, den Stromatolithen. Erst ab dem ausgehenden Proterozoikum, fast 3 Milliarden Jahre nach dem Erscheinen der Stromatolithen, sind auch mehrzellige Organismen, die als Tiere angesehen werden können, fossil erhalten. Baupläne, die modernen mehrzelligen Tierstämmen zuzuordnen sind, finden sich allerdings erst im Kambrium. Welche evolutionären Prozesse führten zu dieser Entwicklung, und wie sind diese frühen Tiere überliefert?

### Abstract

The first traces of life on Earth are found some 3.5 Billion years ago in the form of stromatolites. It then took nearly 3 billion years, at the end of the Proterozoic, until the first fossils of multicellular organisms that represent animals were found. However, it wasn't until the Cambrian that most of the modern animal lineages developed. What led to this evolutionary path, and how were these early animals preserved?

### Einleitung

Im Verhältnis zu 4,56 Milliarden Jahren Erdgeschichte nimmt die Lebensspanne des Menschen nur den Bruchteil eines Bruchteils des erdgeschichtlichen Lebens ein. Moderne Lebensformen, wie wir sie kennen, und die Tier- und Pflanzenarten, denen wir täglich begegnen, haben sich geologisch betrachtet größtenteils erst vor kurzer Zeit entwickelt. Aber wo liegt der Anfang des modernen Lebens, zu welchem Zeitpunkt haben sich komplexe Lebensformen entwickelt? Das ist eine Frage, die Paläontologen, Biologen, Geologen und auch Philosophen seit langem beschäftigt. Dank extensiver Forschung und hervorragender Funde in proterozoischen und paläozoischen Sedimenten kommen wir der Antwort auf diese Frage aus paläontologischer Sicht immer näher.

Um die Entwicklung moderner Lebensformen besser verstehen zu können, muss man sich mit dem

Ursprung des Lebens auf der Erde auseinandersetzen. Die Frage danach beschäftigte schon den Vater der Evolutionstheorie, Charles Darwin. Darwin kannte die Fossilien Großbritanniens und hatte auf seinen Reisen unter anderem auch Fossilien der Megafauna in Südamerika gesehen und erforscht. Er vermutete aber, dass der Ursprung des Lebens weit früher zurückliegen musste, als zu diesem Zeitpunkt bekannt war: „Daher, wenn meine Theorie korrekt ist, ist es unbestreitbar, dass vor der Ablagerung der untersten Silurischen Schicht lange Zeiträume verstrichen sind, so lang oder wahrscheinlich viel länger als der gesamte Zeitraum vom Silurischen Zeitalter bis zum heutigen Tag; und dass es während dieser riesigen, aber völlig unbekanntem Zeiträume auf der Welt von Lebewesen wimmelte.“ (Darwin 1859, p. 307).

Heutzutage wissen wir, dass Darwin recht hatte und es tatsächlich schon vor dem Phanerozoikum auf der Erde von Leben wimmelte. Die ersten Spuren von Mikroorganismen in Form von chemischen Signalen und auch Stromatolithen (Abb. 1A) findet man in 3,5 Milliarden Jahren alten Sedimenten (Taylor 2009; Lepot 2020). Die ersten Algen erscheinen dann vor ungefähr 1,4 Milliarden Jahren (Hou et al. 2022), die ersten mutmaßlichen Tiere vor ungefähr 720 Millionen Jahren. Die ersten mehrzelligen Lebewesen, die unbestreitbar als Tiere bestimmt werden können, treten vor ungefähr 575 Millionen Jahren auf (Anderson et al. 2023). Diese frühen Tiere sind Teil der Ediacara-Fauna (Abb. 1B). Fossilien dieser Lebensgemeinschaften findet man weltweit, und obwohl viele dieser Organismen von vergleichsweise einfacher Struktur sind, kann man einige als Tiere identifizieren. Einige dieser Lebewesen kann man sogar bestimmten heute vorkommenden Tiergruppen zuordnen: *Kimberella* beispielsweise, ist ein Weichtier (Fedonkin & Waggoner 1997), *Haootia* ist ein Nesseltier (Liu et al. 2014), und bei *Cloudinia* handelt es sich um einen Wurm mit primitiven Gedärmen (Schiffbauer et al. 2020).

Der Großteil der Lebewesen aus dem Proterozoikum entspricht nicht dem, was wir als moderne Organismen kennen. Viele der Formen, die im Ediacarium lebten, erscheinen uns seltsam und ungewöhnlich. Dies ändert sich allerdings schnell, sobald wir das Kambrium betreten. Das Kambrium (vor 539-487 Millionen Jahren) ist benannt nach dem lateinischen

Namen für Wales ('Cambria'). Es ist eine der wichtigsten Perioden der Erdgeschichte, denn im Kambrium entstehen fast alle Hauptgruppen (Phyla, Körperpläne) echter Tiere. Diese Kambrische Radiation (historisch 'Kambrische Explosion') geschieht in erdgeschichtlich vergleichsweise kurzer Zeit (ca. 20-30 Millionen Jahre) und ist im Gesamtbild der Evolution des Lebens auf Erden ein Wimpernschlag.

Das Phänomen des „plötzlichen“ Erscheinens vieler moderner Gruppen wurde erstmals 1909 von Charles Walcott vom Smithsonian Museum (National Museum of Natural History) im Burgess-Schiefer des mittleren Kambriums in den kanadischen Rocky Mountains beobachtet (z.B. Walcott 1911a,b). Diese weltberühmte Fossil-Lagerstätte war für lange Zeit einzigartig, bis Prof. Dr. Xian-guang Hou 1984 die erste Fossil-Lagerstätte der Chengjiang-Fauna aus dem frühen Kambrium (Serie 2, Stufe 3) entdeckte (Hou et al. 2017). Heutzutage kennen wir viel mehr Fossil-Lagerstätten, welche die Chengjiang-Lebensgemeinschaften erhalten (Hou et al. 2017; Yang et al. 2021). Diese Lagerstätten (*sensu* Kimmig & Schiffbauer 2024), sowie viele weitere aus dem Kambrium (z.B. Lerosey-Aubril et al. 2017; Harper et al. 2019; Kimmig et al. 2019; Kimmig 2021) geben einen einzigartigen Einblick in die Evolution der Tiere im Kambrium, da die Lebewesen in exquisitem Detail, inklusive Weichteilen und ab und zu sogar mit Nervensystemen und anderen internen Strukturen (z.B. Ma et al. 2012), erhalten sind.

### Was führte zur Kambrischen Radiation?

Eine Frage, welche die Wissenschaft beschäftigt, ist, wie es zu dieser Kambrischen Radiation kam. Einer der Gründe für diese Entwicklung ist eine Erhöhung des Sauerstoffgehaltes in den flachen Bereichen der Ozeane, vor etwa 540 Millionen Jahren. Die modernen Sauerstoffniveaus wurden allerdings erst ca. 140 Millionen Jahre später erreicht (Stockey et al. 2024). Der erhöhte Sauerstoffanteil allein war aber wahrscheinlich nicht genug, um die Kambrische Radiation zu starten. Andere Gründe waren wahrscheinlich (1) Erhöhte Kalziummengen im Wasser, die man zur Ausbildung von Schalen und Exoskeletten nutzen konnte; (2) Grabende Organismen, welche die chemische Zusammensetzung des Substrates änderten (Ökosystem-Ingenieure); (3) Erhöhung der erhältlichen Nährstoffkonzentration in der Wassersäule. Ein Zusammenspiel aus diesen und möglicherweise anderen Faktoren ermöglichte die Entwicklung komplexerer Organismen und damit auch die Entstehung moderner Lebensformen auf der Erde (Smith & Harper 2013).

### Was für Lebewesen finden wir im Kambrium?

Die ersten Anzeichen komplexen Lebens im Kambrium sind tatsächlich nicht die Fossilien von Lebewesen, sondern die Spuren ihres Verhaltens, sogenannte Spurenfossilien. Am Übergang des Ediacariums zum Kambrium findet man das Spurenfossil *Treptichnus pedum* (Buatois 2018). In der Stufe 2 des Kambriums finden sich dann die ersten Spuren von Trilobiten (Daley et al. 2018). Die ersten Lebewesen, welche im Kambrium erhalten werden, sind sogenannte „small shelly fossils“, kleine Skelettfossilien. Leider sind viele der Fossilien nach wie vor problematisch und lassen sich nur schwer taxonomischen Gruppen zuordnen (Bengtson 2004). Die ersten Trilobiten (Abb. 2A) findet man zu Beginn der Stufe 2 des Kambriums (Daley et al. 2018). In der Stufe 3 finden sich dann auch die ersten großen Fossil-Lagerstätten des Kambriums. In diesen Lagerstätten findet man eine Vielzahl von Organismen, unter ihnen viele, die nur aus Weichteilen bestehen.

Allein die Aufschlüsse des Burgess-Schiefers, eine der wichtigsten Fossil-Lagerstätten des Kambriums, produzierten über 200 beschriebene Arten. Dies ist eine unglaubliche Vielfalt für eine Kambrische Fossil-Lagerstätte, und die einzig vergleichbare ist die Chengjiang-Fossil-Lagerstätte in China.

Die häufigsten Organismen in diesen Fossil-Lagerstätten sind Gliederfüßer (Abb. 1), die im Durchschnitt mehr als ein Drittel der Arten und mehr als die Hälfte der einzelnen Organismen ausmachen. Zu den im Burgess-Schiefer gefundenen Arthropoden gehören die ikonischen *Anomalocaris*, *Marrella* und *Opabinia*. Aber auch schalentragende Gliederfüßer wie *Branchiocaris*, *Burgessia*, *Canadaspis* und *Perspiscaris* sind häufig anzutreffen. Während viele dieser Lebewesen zunächst als frühe Krebstiere angesehen wurden, gelten sie heute als Stammgruppe der Gliederfüßer.

Ein weiteres ikonisches Tier, welches im Kambrium gefunden wurde, ist der stacheltragende Lobopode *Hallucigenia*, von dem zunächst fälschlicherweise angenommen wurde, dass er auf seinen Stacheln lief. Später stellte sich jedoch heraus, dass sich das Tier auf paarigen, röhrenartigen Beinen fortbewegte und die Stacheln sich tatsächlich auf der Rückseite des Tieres befanden.

Die Kambrischen Fossil-Lagerstätten enthalten auch Neumünder (Abb. 2), Nesseltiere (Abb. 2C) und Chordatiere und damit Hinweise auf die frühe Entstehung einer Gruppe, zu der auch die Wirbeltiere gehören. Ein Beispiel dafür ist *Metaspriggina*, ein ähnlicher Organismus, der mit modernen Wirbeltieren in Verbindung gebracht wird. Neben diesen zum Teil außergewöhnlichen Tieren sind auch weiche Körperteile von Lebewesen erhalten geblieben, meist in Form biomineralisierter Fossilien. Ein Beispiel dafür sind die Antennen bei Trilobiten (Kimmig 2021 und Referenzen darin).

Gegen Ende des Kambriums sind fast alle heute lebenden Tierphyla als Fossilien nachgewiesen.

### Die Erhaltung Kambrischer Ökosysteme

Die außergewöhnliche Erhaltung der Fossilien ist das Erstaunlichste in den vielen Fossil-Lagerstätten des Kambriums. Sie ermöglicht uns einen detaillierten Einblick in mehr oder weniger komplette Ökosysteme dieser Zeit. Weichteile, die in Form zweidimensionaler Kohlenstofffilme oder Eisenoxidfilme vorkommen, gehören zu den häufigsten Fossilien.

Die fossile Erhaltung hängt von den Umweltbedingungen ab, beispielsweise von der Wasserchemie, von diagenetischen Prozessen und möglichen Metamorphosen, die nach dem Tod des Organismus auftreten. Ein wichtiger Teil des Prozesses ist die Unterdrückung der Zersetzung in einem frühen Stadium der Fossilisation. Dadurch werden nicht nur Teile des Exoskeletts bewahrt, sondern es können auch Augen, Verdauungstrakt und sogar Nervensysteme erhalten bleiben, was detaillierte taxonomische und ökologische Interpretationen anhand der Weichteile dieser Organismen ermöglicht.

Zusammen mit einer Vielfalt von Begleitmineralen (z. B. Tonmineralien, Phosphat und Pyrit) ermöglicht dies einen Einblick in die Diversität der Kambrischen Ökosysteme.

Ohne die detailreiche Erhaltung der Fossilien in den Kambrischen Fossil-Lagerstätten wäre uns ein großer Teil der Organismen aus dem frühen Paläozoikum nicht bekannt, und wir hätten keine Informationen über den frühen Ursprung der meisten modernen Tiergruppen.

### Danksagung

Ich danke Dr. Frederik Spindler (PALAEONAVIX) für die Einladung zum Vortrag im Rahmen der Vortragsreihe des Jura Museums Eichstätt. Christiane Birnbaum (SMNK) danke ich für das Korrekturlesen der ersten Version des Textes.

### Anschrift des Autors

Dr. Julien Kimmig,  
Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe,  
Erbprinzenstraße 13, 76133 Karlsruhe,  
julien.kimmig@smnk.de

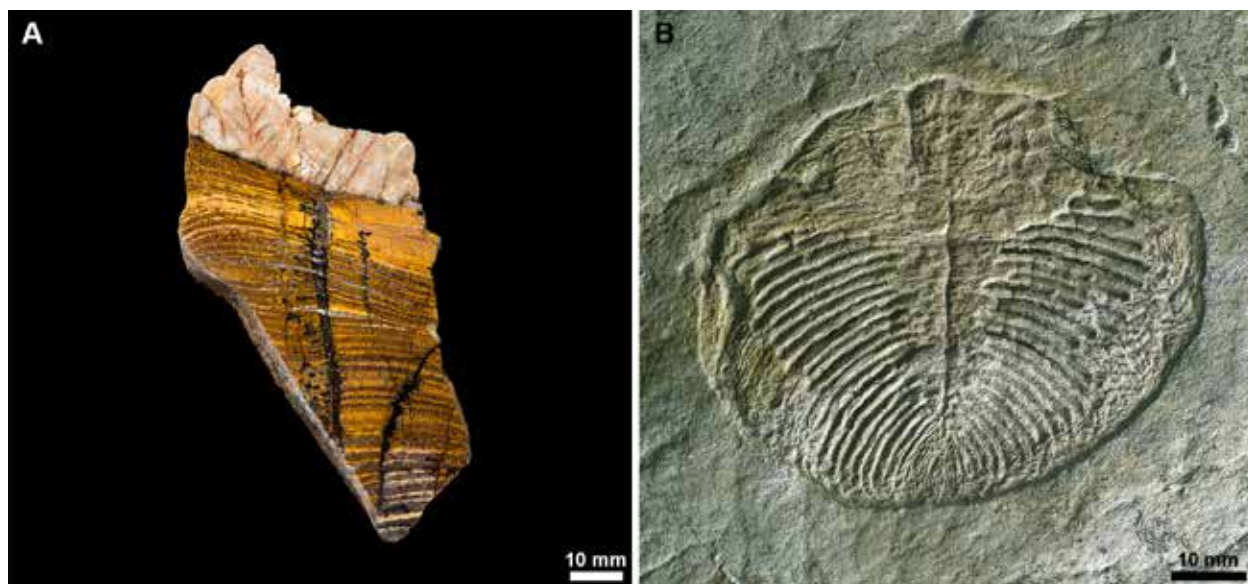


Abb. 1. Beispiele aus dem Präkambrium. A: SMNK-PAL 22245 Strelley Pool Stromatolith. Die Gesteine des Strelley Pool Chert im Westen Australiens erhalten eine Lebenswelt die vor 3,43 Milliarden Jahren existierte. In diesen Gesteinen findet man verschiedene Stromatolithe. Paläontologen und Geologen gehen davon aus, dass sich der Bildungsraum damals im flachen Wasser befand, wohl als Boden eines flachen Ozeans. Diese Fossilien sind einige der frühesten Belege für Leben auf der Erde. Gefunden: Pilbara, West Australien, Australien, Strelley Pool Formation, Alter: 3,43 Milliarden Jahre (Paläoarchaikum). B: SMNK-PAL 57707 *Yorgia waggoneri*, großes spiegelsymmetrisches Tier (Proarticulata), Körperform in Draufsicht rundlich, der Artnamen ehrt den US-amerikanischen Paläontologen Ben Waggoner, der das erste Exemplar entdeckte. Gefunden: Onega-Flussufer, Oblast Archangelsk, Weißes Meer, Russland, Ust' Pinega-Formation Alter: 558 Millionen Jahre (Ediacarium).

Fig. 1: Precambrian examples. A: SMNK-PAL 22245 Strelley Pool stromatolite. The rocks of the Strelley Pool Chert in Western Australia preserve an environment that existed 3.43 billion years ago. Within these rocks several kinds of stromatolites are found. Paleontologists and geologists conclude that the stromatolites lived in shallow water, most likely in the ocean. These fossils are some of the earliest evidence for life on earth. Provenance: Pilbara, Western Australia, Australia, Strelley Pool Formation, age: 3.43 Billion years (Paleoarchean). B: SMNK-PAL 57707 *Yorgia waggoneri*, large bilateral animal (Proarticulata), shape of body round in top view, specific name honors the American paleontologist Ben Waggoner, who found the first specimen. Provenance: Onega banks, Arkhangelsk Oblast, White Sea, Russia, Ust' Pinega Formation, age: 558 million years (Ediacaran).

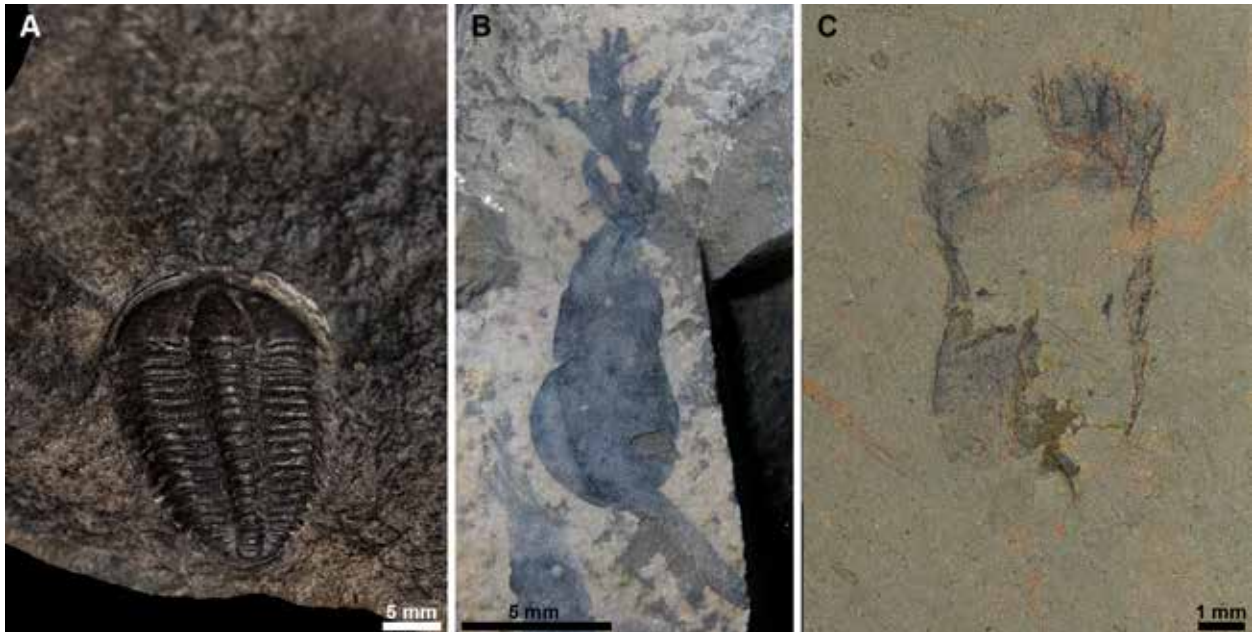


Abb. 2. Beispiele aus dem Kambrium. A: SMNK-PAL 11157 *Conocoryphe sulzeri*. Trilobiten sind einige der häufigsten Fossilien im Kambrium und das Prager Becken in Tschechien erhält üppige Exemplare. Der Name Trilobit, im Deutschen auch Dreilapper, leitet sich von der charakteristischen Längsteilung des Exoskeletts ab. Es hat eine zentrale Achse, die auf beiden Seiten von sogenannten Pleuren flankiert wird. Gefunden: Jinetz, Tschechien, Jinetz Formation, Alter: ca. 500 Millionen Jahre (Mittleres Kambrium). B: YKLP 14573 *Herpetogaster collinsi*. *Herpetogaster* ist ein früher Neumünder, zu der Gruppe gehören unter anderem die Stachelhäuter und die Chordatiere. *Herpetogaster* hat Tentakeln und einen langen Stiel mit dem sich das Tier im Sediment verankern konnte. Die Gattung findet man in China und Nordamerika, daher ist es wahrscheinlich, dass die Larven als Plankton durch die Meeresströmung verteilt wurden. Gefunden: Mozi, ungefähr 32 km südwestlich von Huayuan, Hunan Provinz, China, Balang Formation, Alter: ca. 510 Millionen Jahre (Mittleres Kambrium) (Yang et al. 2023). C: SMNK-PAL 73174 *Tentalus spencensis*. *Tentalus* ist ein potentielles Nesseltier aus dem mittleren Kambrium. *Tentalus* hat kurze Tentakeln und einen Stiel mit dem sich das Tier wahrscheinlich im Sediment verankern konnte. Gefunden: High Creek, Utah, USA, Langston Formation, Alter: ca. 507 Millionen Jahre (Mittleres Kambrium) (Kimmig et al. 2025).

Fig. 2. Cambrian examples. A: SMNK-PAL 11157 *Conocoryphe sulzeri*. Trilobites are some of the most common fossils in the Cambrian and the Prague basin of the Czech Republic preserves abundant specimens of middle Cambrian age. The name 'trilobite' comes from the distinctive three-fold longitudinal division of the dorsal exoskeleton into a central axis, flanked on either side by lateral (pleural) areas. Provenance: Jince, Czech Republic, Jince Formation, age: ~500 Million years (Middle Cambrian). B: YKLP 14573 *Herpetogaster collinsi*. *Herpetogaster* is an early deuterostome, the group includes the chordates and echinoderms. *Herpetogaster* has tentacles and a long stalk, with which it could anchor itself in the substrate. The genus is found in China and North America, suggesting, that it had a planktonic larval stage, that was distributed passively over long distances by ocean currents. Provenance: Mozi village, Paiwu township, approximately 32 km south-west of Huayuan town, Hunan Province, China, Balang Formation, age: ~510 Million years (Middle Cambrian) (Yang et al. 2023). C: SMNK-PAL 73174 *Tentalus spencensis*. *Tentalus* is a potential cnidarian from the middle Cambrian. It has short stubby tentacles and a stalk, with which it could likely anchor itself in the substrate. Provenance: High Creek, Utah, USA, Langston Formation, age: ~507 Million years (Middle Cambrian) (Kimmig et al. 2025).

## Literatur

- Anderson, R. P., Woltz, C. R., Tosca, N. J., Porter, S. M., und Briggs, D. E. G. 2023. Fossilisation processes and our reading of animal antiquity. *Trends in Ecology & Evolution* 38, 1060–1071. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.05.014>
- Bengtson, S. 2004. Early skeletal fossils. *The Paleontological Society Papers 10: Neoproterozoic-Cambrian Biological Revolutions*, 67–77. <https://doi.org/10.1017/S1089332600002345>
- Buatois, L. A. 2018. *Treptichnus pedum* and the Ediacaran–Cambrian boundary: significance and caveats. *Geological Magazine* 155, 174–180. <https://doi.org/10.1017/S0016756817000656>
- Daley, A. C., Antcliffe, J. B., Drage, H. B., und Pates, S. 2018. Early fossil record of Euarthropoda and the Cambrian Explosion. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115 (21), 5323–5331. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719962115>
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. J. Murray, London.
- Fedonkin, M. A., und Waggoner, B. M. 1997. The Late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism. *Nature* 388(6645), 868–871. <https://doi.org/10.1038/42242>
- Harper, D. A. T., Hammerlund, E. U., Topper, T. P., Nielsen, A. T., Rasmussen, J. A., Park, T.-Y. S., und Smith, M. P. 2019. The Sirius Passet Lagerstätte of North Greenland: a remote window on the Cambrian explosion. *Journal of the Geological Society* 176, 1023–1037. <https://doi.org/10.1144/jgs2019-043>

- Hou, X.-G., Siveter, D. J., Siveter, D. J., Aldridge, R. J., Cong, P.-Y., Gabbott, S., Ma, X.-Y., Purnell, M. A., and Williams, M. 2017. The Cambrian fossils of Chengjiang, China: The flowering of early animal life. Wiley Blackwell, Oxford.
- Hou, Z., Ma, X., Shi, X., Li, X., Yang, L., Xiao, S., De Clerck, O., Leliaert, F., & Zhong, B. 2022. Phylotranscriptomic insights into a Mesoproterozoic-Neoproterozoic origin and early radiation of green seaweeds (Ulvophyceae). *Nature Communications* 13(1), 1610. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-29282-9>
- Kimmig, J. 2021. Burgess Shale fauna. In Elias, S., and Alderton, D. (Hrsg.) *Encyclopedia of Geology*, 2nd ed., 576–582. Elsevier, Oxford. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.12019-6>
- Kimmig, J., and Schiffbauer, J. D. 2024. A modern definition of Fossil-Lagerstätten. *Trends in Ecology and Evolution* 39, 621–624. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2024.04.004>
- Kimmig, J., Nanglu, K., and Jamison, P. G. 2025. A problematic soft-bodied fossil from the Cambrian (Miaolingian, Wuliuan) of Utah. *Geological Magazine* 162, e37. <https://doi.org/10.1017/S0016756825100265>
- Kimmig, J., Strotz, L. C., Kimmig, S. R., Egenhoff, S. O., and Lieberman, B. S. 2019. The Spence Shale Lagerstätte: an important window into Cambrian biodiversity. *Journal of the Geological Society* 176, 609–619. <https://doi.org/10.1144/jgs2018-195>
- Lepot, K. 2020. Signatures of early microbial life from the Archean (4 to 2.5 Ga) eon. *Earth-Science Reviews* 209, 103296. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103296>
- Lerosey-Aubril, R., Gaines, R. R., Hegna, T. A., Ortega-Hernández, J., Van Roy, P., Kier, C., and Bonino, E. 2018. The Weeks Formation Konservat-Lagerstätte and the evolutionary transition of Cambrian marine life. *Journal of the Geological Society* 175, 705–715. <https://doi.org/10.1144/jgs2018-042>
- Liu, A. G., Matthews, J. J., Menon, L. R., McIlroy, D., and Brasier, M. D. 2014. *Haootia quadriformis* n. gen., n. sp., interpreted as a muscular cnidarian impression from the Late Ediacaran period (approx. 560 Ma). *Proceedings of the Royal Society B* 281, 20141202. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1202>
- Ma, X., Hou, X., Edgecombe, G. D., and Strausfeld, N. J. 2012. Complex brain and optic lobes in an early Cambrian arthropod. *Nature* 490, 258–261. <https://doi.org/10.1038/nature11495>
- Schiffbauer, J. D., Selly, T., Jacquet, S. M., Strange, M. A., Cai, Y., Smith, E. F., Merz, R. A., and Nelson, L. L. 2020. Discovery of bilaterian-type through-guts in cloudinomorpha from the terminal Ediacaran Period. *Nature Communications* 11, 205. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13882-z>
- Smith, M. P., and Harper, D. A. T. 2013. Causes of the Cambrian explosion. *Science* 341, 1355–1356. <https://doi.org/10.1126/science.1239450>
- Stockey, R. G., et al. 2024. Sustained increases in atmospheric oxygen and marine productivity in the Neoproterozoic and Palaeozoic Eras. *Nature Geoscience* 17, 667–674. <https://doi.org/10.1038/s41561-024-01479-1>
- Taylor T. N., Taylor, E. L., and Krings, M. 2009. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. Academic Press, Amsterdam & Boston, MA.
- Walcott, C. D. 1911a. Cambrian geology and paleontology II. Middle Cambrian annelids. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 57, 107–144.
- Walcott, C. D. 1911b. Cambrian geology and paleontology II. Middle cambrian holothurians and medusae. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 57, 41–68.
- Yang, X., Kimmig, J., Schiffbauer, J. D., and Peng, S. 2023. *Herpetogaster collinsi* from the Cambrian of China elucidates the dispersal and palaeogeographic distribution of early deuterostomes and the origin of the ambulacrarian larva. *PeerJ* 11, e16385. <https://doi.org/10.7717/peerj.16385>
- Yang, X., Kimmig, J., Zhai, D., Liu, Y., Kimmig, S. R., and Peng, S. 2021. A juvenile-rich palaeocommunity of the lower Cambrian Chengjiang biota sheds light on palaeo-boom or palaeo-bust environments. *Nature Ecology & Evolution* 5, 1082–1090. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01490-4>