

# Évolution

## L'Explosion cambrienne ou l'émergence des écosystèmes modernes

Jean Vannier

UMR 5125 PEPS « Paléoenvironnements et paléobiosphère », CNRS, université de Lyon, université Lyon-1, campus de la Doua, bâtiment Géode, 2, rue Raphaël-Dubois, 69622 Villeurbanne cedex, France

Reçu le 16 septembre 2008 ; accepté après révision le 29 septembre 2008

Disponible sur Internet le 13 janvier 2009

Rédigé sur l'invitation du comité éditorial

### Résumé

Le Cambrien inférieur est marqué par l'apparition des premiers écosystèmes à structure trophique complexe, dominés par les animaux. Les données paléontologiques obtenues à partir de gisements à conservation exceptionnelle, tels que le *Lagerstätte* de Chengjiang en Chine du Sud, indiquent un niveau élevé d'interactions biologiques (ex : relations proies-prédateurs) et l'occupation de niches écologiques benthiques et pélagiques variées par des prédateurs, nécrophages, détritivores et suspensivores. Les espèces nageuses sont nombreuses, mais rien n'indique que l'ensemble du domaine pélagique ait été occupé au début du Cambrien. L'hypothèse d'une concentration animale dans les milieux hyperbenthiques proches du fond est avancée. Elle aurait constitué une première étape décisive dans la colonisation de la colonne d'eau et la constitution de chaînes alimentaires pélagiques. Une succession d'innovations et d'événements semble avoir catalysé la diversification animale et la mise en place d'un écosystème entièrement nouveau. Elle comprend : (1) l'acquisition de systèmes nerveux plus complexes, d'organes visuels et d'une motricité plus performante, (2) l'introduction de nouvelles pressions sélectives (ex : prédation et effets rétroactifs) et, (3) la colonisation de nouvelles niches écologiques. Le rôle de facteurs environnementaux (ex : oxygène, chimie de l'eau, climat) a sans doute été important dans les stades plus précoces de l'évolution des métazoaires, mais semble moins déterminant dans la « révolution écologique » qui s'opère au début du Cambrien. Les données paléontologiques et de récents modèles mathématiques indiquent de grandes ressemblances entre la structure trophique des écosystèmes actuels et ceux du Cambrien. Un accroissement d'interdépendance entre les espèces animales et les niveaux trophiques a fait que les écosystèmes marins sont probablement devenus plus stables dans leur type de fonctionnement, mais également plus vulnérables aux perturbations environnementales dont les effets sont répercutés à l'ensemble du système. Cela conditionnera en grande partie l'évolution du monde marin postcambrien. **Pour citer cet article : J. Vannier, C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

### Abstract

**The Cambrian explosion and the emergence of modern ecosystems.** Marine ecosystems with complex trophic structure and dominated by animals started to build up in the Early Cambrian. Fossil evidence from exceptional fossil localities such as the Chengjiang Lagerstätte from South China indicate a high level of biological interactivity (e.g. prey–predator relationships) and the colonization of a wide range of pelagic and benthic niches by predators, scavengers, and detritus and suspension feeders. Swimmers are numerous, but there is no evidence for the extensive occupation of the water column by the Early Cambrian. On the contrary, animal life may have concentrated in hyperbenthic environments, close to the sea bottom. This would have been the initial step towards the colonization of the whole pelagic realm and the building-up of pelagic food chains. A chain of biotic innovations and

Adresse e-mail : [jean.vannier@univ-lyon1.fr](mailto:jean.vannier@univ-lyon1.fr).

events seems to have catalyzed both the animal diversification and the build-up of a completely new type of ecosystem, with: (1) the achievement of complex nervous systems, visual organs and motor functions; (2) the introduction of new selective pressure (e.g. predation and feed-back effects); and (3) the colonization of new niches. The role of environmental factors (e.g. oxygen, water chemistry, climate) may have been important in the early stages of metazoan evolution, but was probably negligible in the ecological turnover itself that takes place in the Early Cambrian. Close resemblances between the trophic structure of present-day ecosystems and that of Cambrian ones are confirmed by fossil data and recent mathematical models. This unprecedented increase of interdependence between animal species and trophic levels probably increased the general stability of marine ecosystems, but made them for the first time in their history, highly vulnerable to environmental perturbations. This will largely influence the post-Cambrian evolution of the marine world. **To cite this article: J. Vannier, C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2008 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

**Mots clés :** Cambrien ; Écosystème ; Chaîne alimentaire ; Structure trophique ; Prédation ; Chengjiang ; Burgess ; Chine du Sud ; Canada

**Keywords:** Cambrian; Ecosystem; Food chain; Trophic structure; Predation; Chengjiang; Burgess; South China; Canada

## Abridged English version

### Introduction

The Precambrian-Cambrian transition stands as a key-period in the evolution of Life on Earth during which most animal phyla appear in the fossil record. The wealth of fossil evidence obtained over recent years from exceptional biotas such as that of Chengjiang in China [52] clearly demonstrates the existence of diverse marine communities in the Early Cambrian (ca. 540–520 Ma). At least 40% of the modern animal phyla, among them the major components of the present-day marine diversity (arthropods, chordates), are already represented in these communities. The Precambrian-Cambrian transition, indeed, witnessed unprecedented and profound ecological changes. The spectrum of ecological niches occupied by animals expanded considerably with a variety of crawlers, burrowers and swimmers invading both the sea-bottom and the water column. A new type of biological system that transferred mass and energy via a complex food chain and through a cascade of trophic levels started to build-up, laying the foundations of modern-style ecosystems. Over a relatively short period of time, possibly a few tens of million years, the marine realm metamorphoses, passing from a relatively simple organization dominated by microorganisms and sessile organisms to highly complex ecosystems where a myriad of new ecological interactions such as predation occupied a central position and exerted feedback effects on the environment and evolutionary processes. Our article focuses on the early stages of the construction of modern ecosystems and the early colonization of new marine ecospace. The goal is to provide the reader with a vivid picture of the composition and functioning of the Early Cambrian ecosystem, based mainly on the Early Cambrian Chengjiang biota in South China. In this article, we also discuss the crucial issue of biological and non biological

triggers, especially whether the “Cambrian explosion” and its associated ecological turnover may have been catalyzed or not by environmental or intrinsic factors.

### *Biodiversity of marine life in the Early Cambrian exemplified by the Chengjiang fauna*

The Chengjiang biota discovered in 1984 and currently studied by several teams of Chinese scientists and their foreign collaborators provides a relatively accurate picture of Early Cambrian (ca. 525 Myr) marine life in a shallow water environment and under tropical latitudes. At least 40% of the present-day phyla are represented in the Early Cambrian Chengjiang fauna, among them the top-components of the Recent marine diversity such as arthropods and chordates (Fig. 1). Most of the “missing” groups are microscopic soft-bodied organisms such as nematodes and platyhelminthes that have an extremely low potential to be fossilized. Arthropods largely dominate the Chengjiang fauna (Fig. 1) with ca. 40% of species followed by sponges (12.6%) and priapulid worms (8.2%). Various extinct phyla and groups with uncertain affinities such as lobopods, hyolithids, vetulicolans and anomalocaridids account for ca. 20% of species. However, this 525 Myr-old marine fauna, by its composition, remains surprisingly familiar with an overwhelming dominance of arthropods.

### *Early Cambrian marine ecospace: pelagic invaders, infaunal colonizers and epibenthic dwellers*

The origin and construction of the pelagic ecosystem, crucial to the functioning of the biosphere, is still an enigma. The animal invasion of the water column probably started early in the evolutionary history of several phyla [74,96]. Potential pelagic animals such as ctenophores, eldoniids that superficially resemble jellyfish,

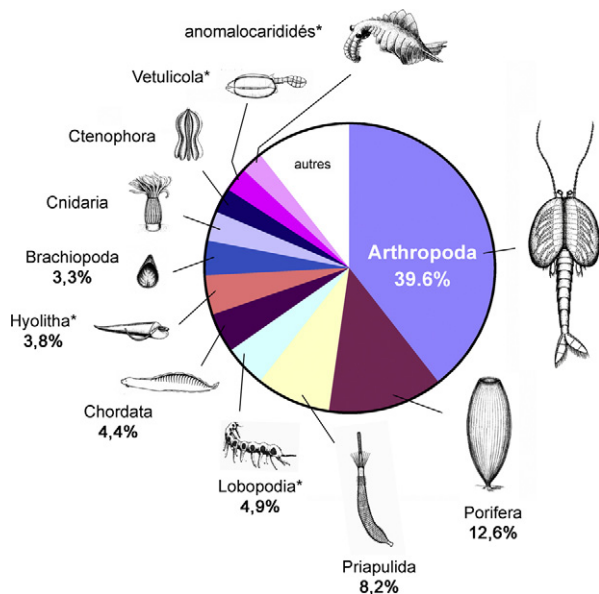


Fig. 1. Biodiversité de la faune de Chengjiang (Cambrien inférieur ; Chine du Sud) : proportions relatives des différents phylums ( $n = 182$  espèces). (\*) = groupes dont les affinités sont incertaines.

Fig. 1. Biodiversity of the Chengjiang fauna (Early Cambrian; South China).  $n = 182$  species. (\*) = groups with uncertain affinities.

and bivalved arthropods such as *Isoxys*, *Tuzoia* and *Zhenzhecaris* do occur in the Early Cambrian Chengjiang biota (Fig. 2). Their assumed pelagic lifestyle is based on combined evidence from their functional morphology, distribution patterns, depositional environments and also on analogies with Recent forms. Considering that their overall size typically exceeds 20 mm, most of these swimmers fall within the category of nekton—i.e. organisms with abilities to control their movement. Nektonic animals were probably diverse and may have been particularly abundant in the lowermost levels of the water column, among them the enigmatic vetulicolids, some streamlined fish-like chordates and the celebrated anomalocaridids which were undoubtedly the largest predators (exceeding 1 m long; [19]) of the Early Cambrian period. Whether true zooplankton—i.e. organisms by definition smaller than 20 mm and unable to overcome the dispersive effect of water current—were present or not in the Early Cambrian oceans is another challenging question. Fossil evidence is sparse. Among zooplanktonic candidates are small bivalved arthropods (Fig. 2H) and chaetognaths (Fig. 2J). Chaetognaths play an important role in the marine trophic web, both as consumers and as a food source for larger animals [96]. They have been firmly recognized in the Chengjiang biota, but the group as a whole may have had a much wider distribution if we consider that protoconodonts (Fig. 2K–M)

were true chaetognaths. Although swimmers are diverse and abundant, there is no evidence for the extensive occupation of the water column by the Early Cambrian. On the contrary, animals living permanently or temporarily off-bottom may have concentrated in hyperbenthic environments, close to the sea bottom. This would have been the initial step towards the colonization of the whole pelagic realm and the building-up of pelagic food chains.

The Precambrian–Cambrian transition is also characterized by a remarkable increase of animal activity within the sediment, attested by evidence of deeper and more intense bioturbation. As a consequence, the substrates on which marine benthic animals lived changed from being relatively firm with a sharp sediment–water interface and the dominance of microbial mats to having high water content and a blurry sediment–water interface. This change in substrates evidenced by detailed sedimentological studies has been termed the “Cambrian Substrate Revolution” [4,38,39], and is thought to have had profound ecological implications first of all that of providing shelter and new niches to diverse benthic metazoans. Two crucial elements of the animal interaction with sediment are still poorly documented: (1) the precise identity of the organisms which produced the traces imprinted in sediment; and, (2) the exact locomotory and feeding strategies used by the pioneer colonizers of the benthos. Potential trace-makers in the Chengjiang biota are numerous and comprise a wide range of superficial crawlers and diggers such as epibenthic and nektobenthic arthropods. However, less abundant are the animals that were potentially capable of penetrating deeper into the sediment and to adopt true infaunal habits. These are chiefly worms (mostly priapulids and sipunculans; [57–59]) and inarticulate brachiopods. The detailed morphology of the feeding apparatus (e.g. eversible introvert, pharynx, scapular rows), body design (e.g. indicating hydrostatic skeleton of the body cavity, body muscle action) and external ornament (e.g. annulations, spines, hooks, plates) clearly indicate that most Early Cambrian priapulids were predators and had capabilities to move through the sediment by peristaltic burrowing in a similar way as does the Recent *Priapululus caudatus* (Fig. 3C). Although classically used as biostratigraphical indicators of the Precambrian–Cambrian boundary [69], trace fossils such as *Treptichnus* have long been an enigma for palaeobiologists. Experimental ichnology with Recent worms reveals astonishing similarities between the crawling traces of Recent priapulids (e.g. *Priapululus caudatus* from Sweden) and Early Cambrian subhorizontal traces such as *Treptichnus* (Fig. 3E, F, H, I).

The water–sediment interface is by far the environment where most Recent marine faunas attain a peak

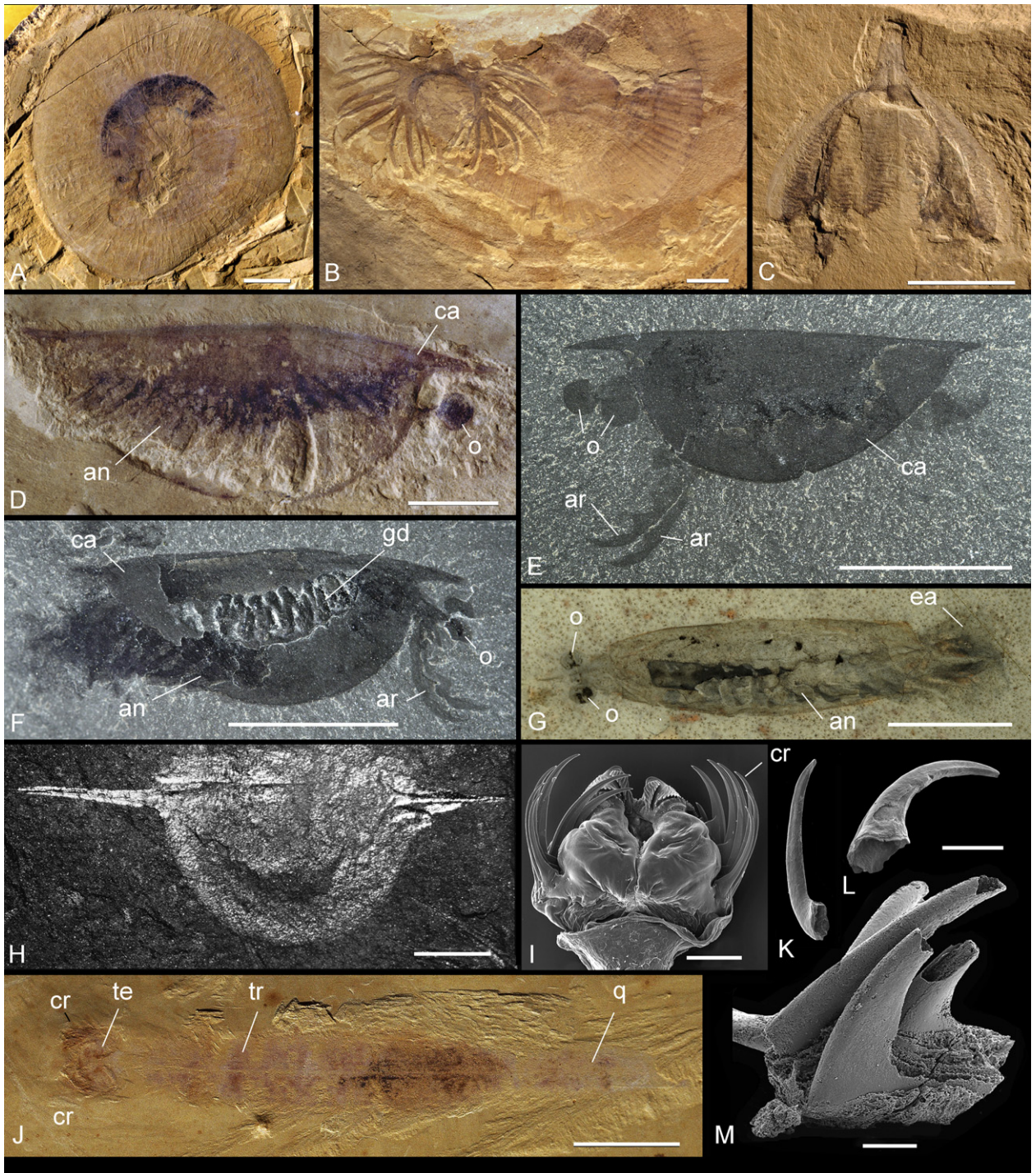


Fig. 2. Vie animale non benthique. **A, B.** *Stellostomites eumorphus* Sun and Hou, 1987, un médusoïde appartenant au groupe des eldoniïdes (cliché : M.-Y. Zhu, [110]) montrant des tentacules sur sa face orale. **C.** *Maotianoascus octonarius* Chen and Zhou 1997, un cténoptère [53,54]. **D.** *Isoxys curvirostratus* Vannier and Chen, 2000. **E-G.** *Isoxys acutangulus* (Walcott, 1908), trois spécimens montrant appendices, yeux et organes internes. **H.** *Sumella bispinata* Cui and Hou in Huo et al. 1991, un petit arthropode à carapace bivalve épineuse ressemblant à certains ostracodes pélagiques actuels [89]. **I.** *Sagitta nagae* Alvarino, 1967, chaetognathe actuel dont la tête est armée d'une double série de crochets préhensiles. **J.** *Protosagitta spinosa* Hu in Chen et al. 2002, chaetognathe cambrien dont la tête possède également des crochets. **K-M.** Protoconodontes isolés, respectivement *Protohertzina unguiformis* Missarzhevsky, 1973 et *Protohertzina anabarica* Missarzhevsky, 1973 et protoconodontes associés formant un appareil (*Mongolodus longispinus* (Yang and He, 1984).

of numerical abundance and species diversity. This tendency is confirmed in the Early Cambrian Chengjiang fauna where more than 90% of the described species are epibenthic dwellers (Fig. 4). Sponges are a diverse component of the fauna most of them being demosponges. The diversity of epibenthic arthropods is huge with countless dorso-ventrally flattened and multisegmented forms that possessed biramous appendages clearly adapted to crawling (typically an articulated endopod and a leaf-like exopod with a respiratory function). The arthropods also comprised abundant “bivalved” forms—i.e., characterized by a flexible, dorsally folded shield which enveloped the cephalon and most of the trunk of the animal. Their flexible limbless abdomen and paddle-like tail indicate capabilities for both swimming in the vicinity of the bottom and presumably stirring up the sediment for food search or protection. Bradoriids also belong to this informal category of “bivalved arthropods” [50,51,78]. Their preserved ventral anatomy and external resemblance to modern crustaceans support the view that bradoriids were motile epibenthic dwellers of the sediment–water interface, and, possibly, had a lifestyle and ecological niche similar to Recent crustacean ostracods [91]. The meiofauna is a major ecological category of the present-day water–sediment interface, that encompasses animals living within the uppermost millimetres or centimetres of sediment and ranging in size from approximately 0.1 mm to 1 mm (nematods, copepods, foraminiferans, ostracods, loriciferans, etc.). Whether a meiofauna *sensu stricto* already existed in the Early Cambrian remains an open issue.

Although molluscs are among the most prolific invertebrates in Recent marine ecosystems and have an

extremely well-documented fossil record (e.g. gastropods, ammonites), their early evolutionary history has long remained obscure. It is only recently that the re-interpretation of *Odontogriphus* and *Wiwaxia* from the Burgess Shale [15] provided convincing evidence that soft-bodied molluscs, fully equipped with a radula and mantle cavity, were present in the Cambrian seas as epibenthic grazers of microbial mats and biofilms. Molluscs comparable with those from the Burgess Shale and resembling *Vetustovermis* ([44]; Emu Bay Shale Lagerstätte) were also present in the Early Cambrian Chengjiang biota ([56], unpublished description).

#### *Early Cambrian marine food chain*

The innumerable fossil evidence obtained from exceptionally preserved biotas such as that of Chengjiang clearly demonstrate the existence of diverse marine ecosystems in the Early Cambrian, but vital aspects of the functioning of these early biological systems are still obscure; for example, the nature of the primary production, the available food sources, the feeding strategies of animals, the prey–predator relationships and the structure of the trophic web in general (e.g. food-chain length). Relatively few attempts have been made to tackle these important issues [10,11,14,30,53,91]. Close resemblances between the trophic structure of present-day ecosystems and that of Cambrian ones are confirmed by fossil data and recent mathematical models [40]. The information given here is qualitative and seen as the initial step for future detailed synecologic studies.

Gut contents are the most valuable direct evidence for deciphering animal feeding interactions. Several ani-

---

*Provenance et âge du matériel fossile* : Formation des Schistes de Maotianshan, Cambrien inférieur, Yunnan, Chine (A–D, J) ; Formation des Schistes de Burgess, Cambrien moyen, Canada (E–G) ; black shales de MaoPing, Cambrien inférieur, Hubei, Chine (H) ; Biozone à *Anabarites trisulcatus*–*Protoherztina anabarica*, Cambrien inférieur, Chine (K–M) ; [85,96].

*Barres d'échelle* : 10 mm pour A–G, 5 mm pour H et J, 500 µm pour K et L, et 200 µm pour I et M.

*Abréviations* : an, appendices natatoires ; ar, appendices raptoriaux ; cr, crochets ; ea, éventail à l'extrémité de l'abdomen ; gd, glandes digestives ; o, oeil ; q, queue ; te, tête ; tr, tronc.

Fig. 2. Non-benthic animal life. **A, B**. The jellyfish-like eldioniid *Stellostomites eumorphus* Sun and Hou, 1987 showing disk, coiled sac, and tentacles (courtesy M.-Y. Zhu; [110]). **C**. The ctenophore *Maotianoascus octonarius* [53,54]. **D**. *Isoxys curvirostratus* Vannier and Chen, 2000. **E–G**. *Isoxys acutangulus* (Walcott, 1908), three specimens showing appendages, eyes and internal organs. **H**. The bivalved arthropod *Sunella bispinata* Cui and Hou in Huo et al., 1991, resembling some Recent pelagic ostracods [89]. **I**. The Recent chaetognath *Sagitta nageae* Alvarino, 1967, from Japan; note head with grasping spines. **J**. The Cambrian chaetognath *Protosagitta spinosa* Hu in Chen et al., 2002; complete specimen also bearing a complete set of grasping spines. **K–M**. The protoconodonts *Protoherztina unguiformis* Missarzhevsky, 1973, *Protoherztina anabarica* Missarzhevsky, 1973 and *Mongolodus longispinus* (Yang and He, 1984), respectively; isolated and naturally clustered elements interpreted as the grasping spines of chaetognaths.

*Occurrence and age of the fossil specimens*: Maotianshan Shale Formation, Early Cambrian, Yunnan, S. China (A–D, J); Burgess Shale Formation, Middle Cambrian, Canada (E–G); black shales at MaoPing, Lower Cambrian, Hubei, S. China (Vannier et al. in preparation) (H); *Anabarites trisulcatus*–*Protoherztina anabarica* Biozone, Early Cambrian, S. China (K–M); [85,96].

*Scale bars*: 10 mm in A–G, 5 mm in H and J, 500 µm in K and L, and 200 µm in I and M.

*Abbreviations*: an, swimming appendages; ar, raptorial appendages; cr, grasping spines; ea, abdominal fan; gd, digestive glands; o, eye; q, tail; te, head; tr, trunk.

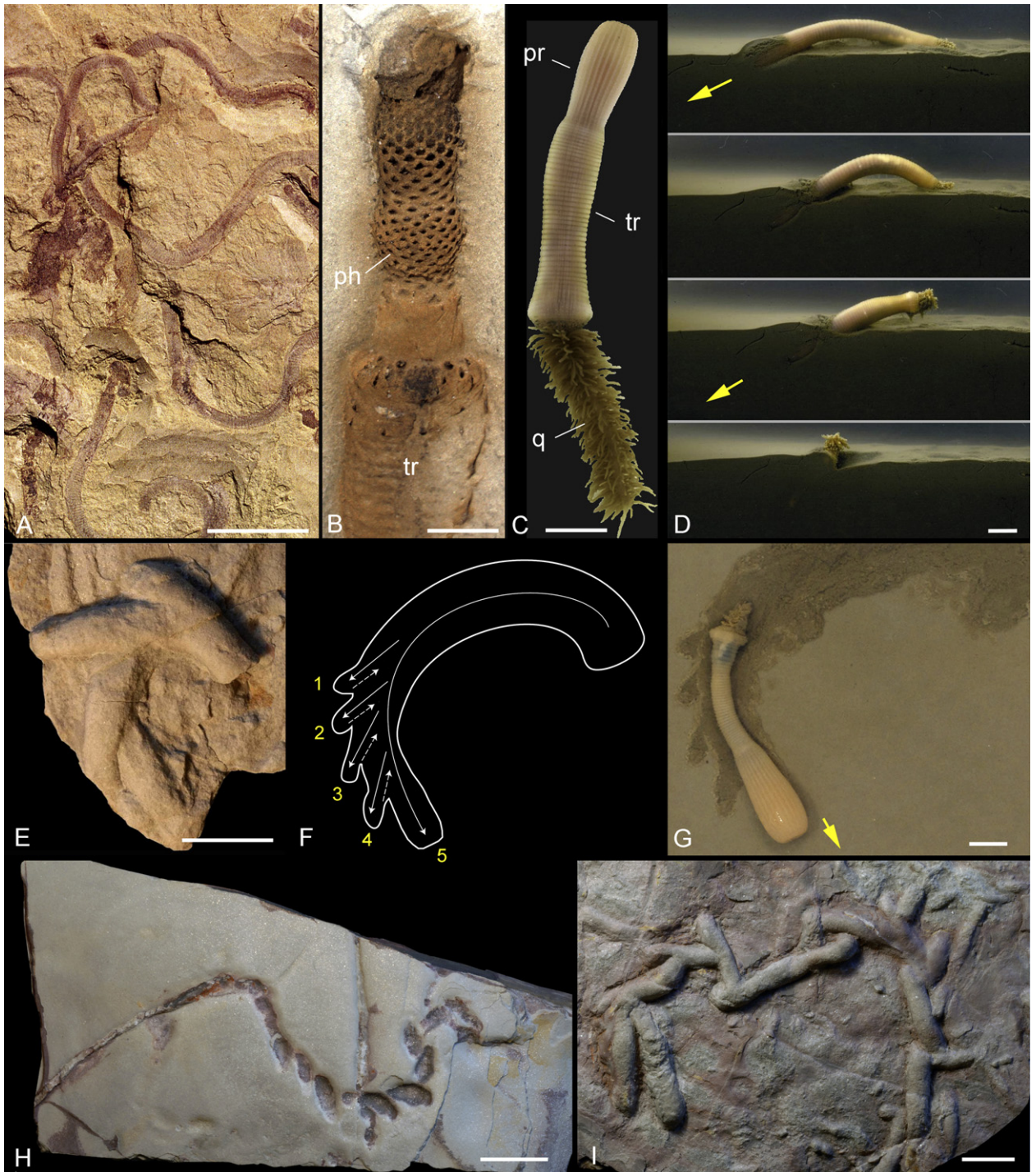


Fig. 3. Colonisateurs du sédiment. **A, B.** Vers priapulien de la faune de Chengjiang ; nombreux *Maotianshania* sur une plaque de schistes et partie antérieure de *Cricoscomia jinjingensis* Hou and Sun, 1988 [56] montrant le pharynx armé de denticules. **C, D.** *Priapulus caudatus*, priapulien actuel (Suède), vue générale et séquence d'enfouissement dans la vase (la flèche indique la pénétration oblique dans le sédiment). **E, H.** *Treptichnus pedum*, Cambrien des Monts Sainte-Croix, Pologne [13,71]. **F, G.** Traces lobées produites par le déplacement de *Priapulus caudatus* à la surface du sédiment (expériences réalisées en laboratoire ; J. Vannier) ; les flèches blanches indiquent la direction de déplacement du ver et la formation des lobes (1-5). **I.** *Treptichnus rectangularis*, Cambrien des Monts Sainte-Croix, Pologne [13,71], piste subhorizontale à multiples bifurcations lobées.

mals from the Burgess Shale have skeletal and organic remains preserved *in situ* within their alimentary canal. For example, the priapulid worm *Ottoia* (Conway Morris 1977) shows hyolith shells aligned in its digestive tract (Fig. 5A, B), and the arthropod *Sidneyia* [7] has gut contents with exoskeletal fragments of hyoliths, trilobites, and much comminuted shelly material including possible bradoriids. Similarly, accurate information is available on the gut contents of arthropods from the lower Middle Cambrian Kaili Lagerstätte of South China [111] where skeletal fragments of tiny eodiscoid trilobites have been recognized (Fig. 5C, D).

The exceptional preservation of digestive systems, especially in arthropods and worms, also provide key-information on the feeding strategies of Cambrian animals. The structure of the appendages is also a precious indicator of the animal feeding methods. Recent studies [25,65] emphasize the prehensile function of the “great-appendage” in a variety of arthropods from Chengjiang and Burgess, that also include *Isoxys* (Fig. 2E). Although anomalocaridids (Fig. 5E) do not resemble any extant marine animal, their raptorial habits are not questioned. The design of their huge frontal appendages armed with strong spines and the structure of their jaw apparatus [28,70,91,101] make anomalocaridids the most fearful predators of the Cambrian seas.

Several types of fossil aggregates from the Chengjiang biota have been recently interpreted as coprolites [91]. Elliptical ones contain randomly distributed exoskeletal remains of typically small-to-medium size bivalved arthropods (e.g. bradoriids, waptiids) and were possibly produced by anomalocaridids or other unknown predators. The ribbon-like ones with typically small hyolith shells are interpreted as the faeces of infaunal carnivorous worms such as priapulids. This new coprolite data set adds to morphofunctional information obtained from fossil organisms (see above) and indicates that predation occurred at different levels of the water column with: (1) endobenthic predators (diverse priapulid fauna) feeding near the sediment–water interface; (2) epibenthic predators/scavengers (almost exclusively

arthropods); (3) predators living in the lower levels of the water column (e.g., anomalocaridids).

Bite marks and drill holes provide additional indirect evidence of animal interactions (e.g. [70] for healed injuries on trilobites and [34] for borings on small Cambrian brachiopod valves).

### *The Cambrian ecological turnover and its triggers*

The unprecedented high trophic complexity of the Early Cambrian ecosystem addresses the puzzling question of what factors, environmental or not, may have triggered this ecological turnover. One key-aspect of the problem is the remarkable diversity of animal interactions that characterizes the beginning of the Cambrian and is well-exemplified by prey–predator relationships. Indeed, nothing in the fossil record indicates that such strong animal interactions and complex trophic links existed before the Cambrian (e.g. Ediacaran assemblages in the Late Proterozoic).

According to the ‘Light Switch’ theory [72], it is the introduction of vision among Early Cambrian marine communities that was the main trigger of the ecological turnover. This event is considered to have been the starting point of a totally new mode of animal interaction and is likely to have triggered active predation and its cascade of feedback effects (e.g. antipredatorial responses from prey such as exoskeletal protection and biomineralization, and new behaviour). Major improvements in the functioning of the nervous system of early metazoans may actually be the crucial innovation that gave rise to vision, but also boosted other vital activities such as limb coordination, locomotion (epibenthic and off-bottom), and feeding (e.g. active predation). The increase of neural complexity during the Precambrian–Cambrian transition may have given access to a variety of new behaviours that all together changed the ecological rules. Other hypotheses [10] put forward that major changes in the phytoplankton composition occurred across the Precambrian–Cambrian transition and suggest a possible linkage between the radiation of acanthotrophic phytoplankton and the explosive radiation of animals. In

*Barres d'échelle* : 10 mm pour toutes les images.

*Abbreviations* : ph, pharynx ; pr, proboscis ; q, queue ; tr, tronc

Fig. 3. Infaunal colonizers. **A, B**. Priapulid worms from the Chengjiang biota; accumulation of *Maotianshania* on the surface of a bedding plane and exceptional 3D-preservation of the front part of *Cricoscomia jinningensis* Hou and Sun, 1988 [56] showing pharynx. **C, D**. *Priapulid caudatus*, Recent priapulid (Sweden), general view and behaviour (burrowing); the arrow indicates oblique penetration into mud. **E, H**. *Treptichnus pedum*, Cambrian, Holy Cross Mountains, Poland [13,71]. **F, G**. lobate traces produced by the crawling of *Priapulid caudatus* on the surface of sediment (laboratory experiments; J. Vannier); white arrows and yellow numbers (1–5) indicate the succeeding steps of trace making. **I**. *Treptichnus rectangularis*, Cambrian, Holy Cross Mountains, Poland [13,71], subhorizontal track showing numerous bifurcations.

Scale bars: 10 mm.

*Abbreviations*: ph, pharynx; pr, proboscis; q, tail; tr, trunk.

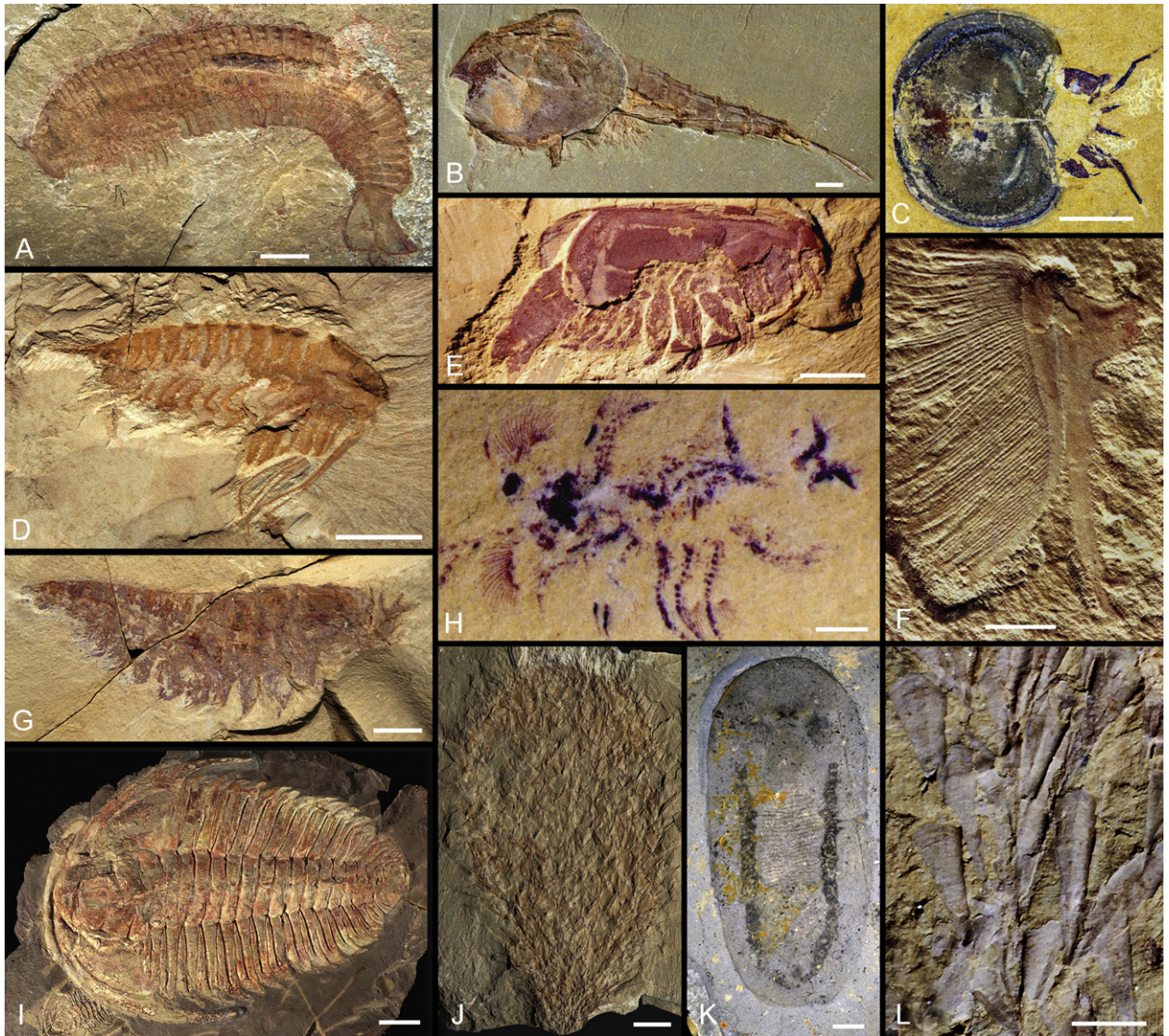


Fig. 4. Vie animale à l'interface eau-sédiment. **A, D, G, I.** Quatre exemples d'arthropodes du Cambrien inférieur, *Shankouia zhenghei* Chen et al., 2004, *Leancoilia illecebrosa* (Hou, 1987) *Haikoucaris ercaiensis* Chen et al. 2004 et le trilobite *Redlichia takooensis* ([70]; cliché C. Nedin). **B, C, E.** Trois exemples d'arthropodes « bivalves »: un waptiidé, le bradoriidé *Kunmingella douvillei* (Mansuy, 1912) (cliché Derek. J. Siveter) et *Canadaspis laevigata* Hou and Bergström, 1991. **F.** Appendice de l'arthropode *Misszhouia longicaudata* Zhang et Hou, 1985 (cliché Derek. J. Siveter) constitué d'un endopode locomoteur et d'un exopode filamenteux (fonction respiratoire probable). **H.** *Ercania minuscula* Chen et al., 2001. **J.** Chancelloride possédant des sclérites triradiées. **K.** Le mollusque *Odontogriphus omalus* Conway Morris, 1976 ([15]; cliché J.-B. Caron). **L.** Accumulation de coquilles coniques de hyolithes.

*Provenance et âge du matériel fossile* : Formation des Schistes de Maotianshan, Cambrien inférieur, Yunnan, Chine, (**A-H, J, L**) ; Emu Bay Shale, Cambrien inférieur, Kangaroo Island, Australie, (**I**) ; Formation des Schistes de Burgess, Cambrien moyen, Canada (**K**).

*Barres d'échelle* : 10 mm pour **I** et **J**, 5 mm pour **A, D, E, G** et **K**, 2 mm pour **B** et **F**, 1 mm pour **C** et 500 µm pour **H** et **L**.

Fig. 4. Epibenthic dwellers. **A, D, G, I.** Four Early Cambrian arthropods: *Shankouia zhenghei* Chen et al., 2004, *Leancoilia illecebrosa* (Hou, 1987) *Haikoucaris ercaiensis* Chen et al. 2004 et le trilobite *Redlichia takooensis* ([70]; courtesy, C. Nedin). **B, C, E.** Three "bivalved" arthropods: a waptiid, the bradoriid *Kunmingella douvillei* (Mansuy, 1912) (courtesy, Derek. J. Siveter) and *Canadaspis laevigata* Hou and Bergström, 1991. **H.** *Ercania minuscula* Chen et al., 2001. **F.** Appendage of the arthropod *Misszhouia longicaudata* Zhang and Hou, 1985 (courtesy, Derek. J. Siveter) with a locomotory endopod and a filamentous exopod with possible respiratory function. **J.** Sessile cup-like chancellorid with triradiate sclerites. **K.** The mollusk *Odontogriphus omalus* Conway Morris, 1976 ([15]; courtesy, J.-B. Caron). **L.** Accumulation of conical hyolith shells.

*Occurrence and age of the fossil specimens*: Maotianshan Shale Formation, Early Cambrian, China (**A-H, J, L**); Emu Bay Shale, Kangaroo Island, Early Cambrian, Australia (**I**); Burgess Shale Formation, Middle Cambrian, Canada (**K**).

Scale bars: 10 mm in **I** et **J**, 5 mm in **A, D, E, G** et **K**, 2 mm in **B** et **F**, 1 mm in **C** and 500 µm in **H** and **L**.



addition to these possible biotic factors is the introduction of both active and passive predation in several major animal groups (e.g. arthropods, worms).

A most important event with profound repercussions on the functioning of early ecosystems is the animal biomineralization that took place between ca. 550 and 530 Ma across the Precambrian-Cambrian transition in the form of a huge variety of shells, spicules and sclerites and Early Cambrian Small Shelly Fossils (SSF).

Combined geological, sedimentological and geochemical evidence clearly indicate that several major disturbances affected the global ecosystem in the Late Precambrian (Neoproterozoic). Changes in carbon isotopes correlated with glacial deposits are good indicators of several glacial episodes before the Cambrian [29,62] for chronology). For example, two major Neoproterozoic glaciations (Marinoan; ca. 635Ma and Gaskiers, ca. 580Ma) are recognized in Namibia, Oman, China and Newfoundland. They are correlated with negative  $\delta^{13}\text{C}$  excursions and their temporal framework is well-constrained by U-Pb ages [29,68]. However, the links between these climatic and environmental changes and the biotic events that took place during the Precambrian-Cambrian transition are not easy to establish. These glacial episodes occur before the Early Cambrian bioturbation and before the first occurrence of metazoan embryos (e.g. from Doushantuo Formation, China) and can hardly be seen as the direct cause of any trophic reorganization.

A sharp negative excursion of  $\delta^{13}\text{C}$  at around 550 Ma and apparently unrelated to glacial episodes is far more enigmatic. This isotopic anomaly seems to be synchronous with the appearance of larger and more complex mobile metazoans (e.g. evidence from horizontal trace fossils). But, again, what may suggest a possible feedback relationship [29] between evolutionary developments (increase of benthic activity) and seawater chemistry requires precise explanations.

The hypothesis that an increase of atmospheric oxygen may have removed physical barriers to the evolution of large size [63] and higher metabolism is plausible. However, evidence from high-resolution carbon and sulphur isotope records obtained from Oman [41] indicates that the ocean became increasingly oxygenated between the end of the Marinoan glaciation (Precambrian, ca. 635 Ma) and before the extinction and subsequent evolutionary radiation across the Precambrian-Cambrian boundary. This major oceanic change may have had a key-role in the establishment of a new type of oceanic trophic web and in the evolution of marine animals as a whole.

Rather than a unique, initial trigger, it may be a chain of biotic events probably concentrated within a relatively

short time interval that eventually modified animal interactions, and laid the foundations of modern marine ecosystems. Among these events were the achievement of more complex nervous systems, visual organs and motor functions, the increase of predation pressure (both passive and active), exoskeletal biomineralization, and the colonization of new niches and the addition of new tiers. The role of environmental factors (e.g. oxygen, water chemistry, climates) may have been important in the early stages of metazoan evolution, but was probably negligible in the ecological turnover itself that takes place in the Early Cambrian. The Early Cambrian global reorganization of the marine ecosystem resulted in more complex trophic links and also in a more closely dependent plankton and benthos. This high level of interdependence made marine ecosystems highly vulnerable to environmental perturbations, in the first instance those induced by climatic changes.

## 1. Introduction

La transition Précambrien-Cambrien est caractérisée par l'émergence et la diversification rapide du règne animal. Elle représente donc une période clé dans l'histoire de la Vie sur notre planète. Les principaux embranchements qui constituent l'essentiel de la biodiversité actuelle, comme les arthropodes, les mollusques ou les chordés auxquels nous sommes rattachés, entrent en scène dès le Cambrien inférieur, il y a plus d'un demi-milliard d'années [77]. Les espèces ancestrales qui représentent ces phylums au sein des premières communautés marines animales forment déjà l'ébauche d'écosystèmes complexes proches de ceux que nous connaissons dans la nature actuelle. Cette diversification anatomique et écologique sans précédent du monde animal est un événement relativement bien documenté par l'enregistrement fossile, mais dont certains points restent à élucider, notamment le contexte environnemental planétaire dans lequel il s'est déroulé et sa chronologie exacte. Plusieurs gisements à conservation exceptionnels en Chine (ex : Chengjiang ; [17,52]), au Canada (Burgess ; [5,14–16,30]), en Australie [69], en Sibérie [73] au Groenland [33,35] et en Grande-Bretagne (ex : Comley, [81]) nous livrent des informations très précieuses sur l'organisation et le fonctionnement des premiers systèmes biologiques dominés par les animaux. Les groupes les plus importants en termes de diversité et de biomasse sont les arthropodes, les vers marins et les éponges [88]. L'« Explosion cambrienne » se traduit non seulement par l'apparition de plans d'organisation nouveaux, mais également par un foisonnement d'innovations fonctionnelles touchant à tous les aspects de la vie animale,

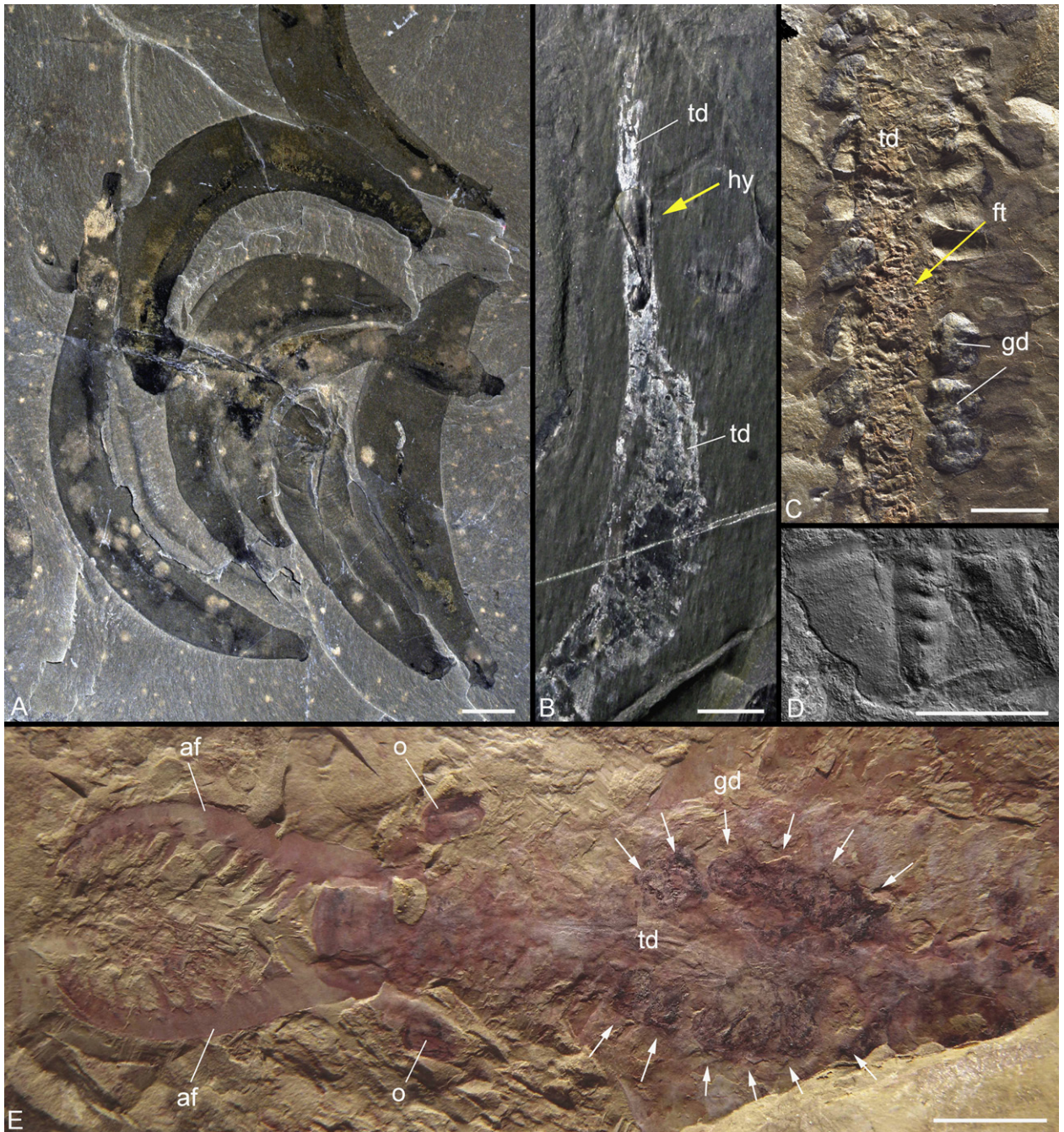


Fig. 5. Relations proies–prédateurs. **A, B.** Le ver prédateur *Ottoia prolifica* (Walcott, 1911), Cambrien moyen des Schistes de Burgess, Canada, plusieurs individus à la surface d'une plaque de schiste et tube digestif contenant des restes de hyolithes (flèche montrant une coquille conique). **C, D.** Tube digestif d'un arthropode de la faune de Kaili (Cambrien moyen, Chine) bordé de glandes digestives et rempli de fragments de trilobites eodiscoïdés (flèche jaune pointée sur le pygidium photographié au microscope électronique à balayage en **D**). **E.** Anomalocaridid juvénile de la faune de Chengjiang (Cambrien inférieur, Chine; [91]) montrant une paire d'appendices frontaux préhensiles et de nombreuses glandes digestives (flèches).

Barres d'échelle : 10 mm pour **A et E**, 5 mm pour **B et C**, 1 mm pour **D**.

Abréviations : af, appendices frontaux; ft, fragment de trilobite; gd, glande digestive; hy, coquille de hyolithe; o, oeil; td, tube digestif.

Fig. 5. Prey–predator relationships. **A, B.** The priapulid worm *Ottoia prolifica* (Walcott, 1911) from the Burgess Shale Formation, Middle Cambrian, Canada; assemblage of several specimens and gut containing hyolith shells (arrow). **C, D.** Gut of an arthropod from the Middle Cambrian Kaili fauna, fringed with digestive glands and filled with eodiscoid trilobite fragments (the arrow shows location of pygidium shown in **D**).

comme la locomotion, les stratégies alimentaires et la vision [72]. Un accroissement sans précédent de la complexité comportementale permet aux premiers animaux de coloniser de nouvelles niches et d'occuper rapidement une part importante de l'éco-espace marin [63]. À la très grande variété d'espèces vivant en permanence sur le fond, s'ajoutent des formes fouisseuses et nageuses témoignant d'une extension considérable du domaine d'exploration de la vie animale dans la colonne d'eau et à l'intérieur du sédiment. Un nouveau type de système biologique qui transfère masse et énergie, via une chaîne alimentaire complexe constituée de plusieurs niveaux trophiques, fait son apparition au Cambrien et introduit les principes de fonctionnement qui régissent les écosystèmes actuels. Sur une période relativement brève à l'échelle des temps géologiques, probablement quelques dizaines de millions d'années, le monde marin se métamorphose. Il passe d'une organisation relativement simple où dominent bactéries, algues, éponges et macro-organismes sessiles de type « Ediacara » à un écosystème hautement interactif [88] qui, par de multiples effets rétroactifs, modifie l'environnement et donne un nouvel essor aux processus évolutifs. Cet article de synthèse traite de la mise en place cette nouvelle dynamique, notamment la construction des écosystèmes modernes et les processus de colonisation de l'éco-espace marin. Il est basé en grande partie sur l'étude de la faune de Chengjiang du Cambrien inférieur de Chine (env. 525 Ma). S'y ajoutent d'autres informations-clé obtenues, grâce à l'étude d'autres faunes exceptionnelles, comme celle des Schistes de Burgess, d'âge Cambrien moyen (env. 505 Ma) ou d'assemblages de microfossiles (ex : les *Small Shelly Fossils* [SSF]).

## 2. Biodiversité marine au Cambrien inférieur : l'exemple de la faune de Chengjiang

Notre connaissance de la biodiversité marine, au début du Cambrien, est encore très fragmentaire. Toutefois, certains gisements à conservation exceptionnelle (Lagerstätten), tels que ceux de Chengjiang en Chine du Sud, permettent une évaluation locale relativement fiable de la composition des premières communautés marines animales. Ces gisements livrent une majorité d'organismes dont la cuticule est sclérifiée à des degrés variables (ex : arthropodes), mais également des ani-

maux à corps mou tels que les vers, les cténophores et autres médusoïdes. Le contexte taphonomique de ces gisements, très favorable à la préservation de tout type d'organismes, conduit à un enregistrement fossile beaucoup plus complet que celui des sites fossilifères « classiques » de même âge. De récentes études se sont penchées sur l'influence de la taphonomie sur la composition de ces assemblages fossiles, notamment les facteurs liés au transport *post mortem* des organismes et à leur processus de décomposition. Des analyses qualitatives et quantitatives réalisées à partir d'une succession d'assemblages dans la Formation des Schistes de Burgess [15] indiquent que tous les organismes présents au moment de leur enfouissement ont été préservés indépendamment de la composition et de la fragilité de leurs tissus. Ces conclusions semblent s'appliquer également aux gisements chinois (Chengjiang, Schistes de Maotianshan ; [108]).

La composition de chacune de ces faunes cambriennes est le reflet de conditions environnementales locales (température, profondeur, latitude, oxygénation, etc.) exerçant un contrôle direct sur la colonisation animale et la composition des communautés. Par exemple, le paléomilieu de Chengjiang était sous l'influence de tempêtes qui induisaient des recolonisations fauniques successives [53]. La faune de Chengjiang, découverte en 1984 [52], a fait l'objet de très nombreuses études au cours des 25 dernières années et compte actuellement plus de 180 espèces. La majorité d'entre elles trouvent leur place au sein d'embranchements (phylums) connus dans la nature actuelle (Fig. 1). C'est le cas des arthropodes, des chordés des échinodermes, des mollusques et de plusieurs groupes de vers. Au moins 40 % des phylums actuels ont des représentants au sein la faune de Chengjiang. Les phylums « absents » sont en grande majorité des organismes microscopiques à corps mou (ex : nématodes, platyhelminthes) dont la probabilité d'être fossilisés est extrêmement faible. La suprématie des arthropodes en nombre d'espèces, en abondance d'individus et en biomasse est la caractéristique la plus frappante de cette faune du Cambrien inférieur. Environ 40 % des espèces recensées appartiennent à ce phylum. Viennent ensuite, par ordre décroissant, les éponges (environ 13 %) et les vers non segmentés (environ 8 %). Des groupes plus énigmatiques tels que les vétulicoliens [1,42], les lobopodes [3,20,21,52] ou les

---

**E.** Juvenile anomalocaridid from Chengjiang (Lower Cambrian, China; [91]) showing its frontal raptorial appendages, stalked eyes, and digestive system (white arrows indicate assumed lobe-like digestive glands on both sides of the gut.

Scale bars: 10 mm in **A** and **E**, 5 mm in **B** and **C**, and 1 mm in **D**.

Abbreviations: af, frontal appendages; ft, fragment of trilobite; gd, digestive gland; hy, hyolith shell; o, eye; td, gut.

anomalocarididés [8,19,49] n'ont aucun représentant actuel. Certains d'entre eux seraient des rameaux évolutifs éteints, issus de la lignée-souche de phylums connus. Ainsi, les lobopodes et les anomalocarididés appartiendraient à des stades très primitifs de l'histoire évolutive des arthropodes [99,100]. Les affinités des hyolithes, petits organismes coniques très abondants au Cambrien et parfois rapprochés des mollusques, restent quant à elles incertaines. Il est remarquable de constater que les arthropodes qui occupent actuellement le premier rang dans la biodiversité mondiale avec plus de 80 % des espèces [6] sont déjà prépondérants au Cambrien inférieur.

### 3. Colonisation des milieux marins au Cambrien inférieur

#### 3.1. Conquête du milieu pélagique et hyperbenthos

Les écosystèmes pélagiques actuels sont peuplés d'une très grande variété d'organismes dont la taille varie de quelques fractions de microns (picoplancton) à plusieurs dizaines de mètres (cétacés). Producteurs primaires autotrophes (ex : les dinoflagellés et cyanobactéries du phytoplancton), consommateurs primaires (ex : les copépodes) et carnivores (ex : les chaetognathes) interagissent au sein de chaînes alimentaires complexes. Le zooplancton joue un rôle primordial dans le réseau trophique en termes de biomasse et de flux d'énergie [74]. En exploitant et recyclant le phytoplancton, il produit d'énormes quantités de particules riches en éléments nutritifs qui sont directement exploitées par les communautés benthiques. Il constitue donc un élément de liaison vital entre les domaines pélagiques et benthiques. Ce réseau complexe joue un rôle clé dans le piégeage du carbone atmosphérique. Au cours de l'histoire géologique, l'introduction de nouveaux modes de transfert de masse et d'énergie via le plancton a probablement eu de profondes répercussions sur le cycle du carbone au niveau planétaire.

Plusieurs études indiquent [54,89] que la faune de Chengjiang possède une composante non benthique (Fig. 2) représentée par des cténophores, des organismes médusoïdes (eldoniidés [110]), et certains arthropodes tels qu' *Isoxys* ([89,102]; Fig. 2D-G), *Tuzoia* [96] et *Zhenghecaris* [95]. Le mode de vie supposé pélagique de ces organismes est en grande partie déduit de leur morphologie fonctionnelle, de leur mode de distribution paléogéographique et de leur milieu de dépôt. De nombreuses interprétations se basent sur des analogies avec les faunes marines actuelles. Toutefois, la référence à l'actuel en matière d'écologie doit être utilisée avec

grande précaution. Ainsi, bien que la plupart des cténophores et des chaetognathes actuels soient effectivement pélagiques, rien ne prouve qu'il en soit forcément de même pour leurs ancêtres cambriens.

Les capacités natatoires de certains animaux du Cambrien inférieur sont indéniables. Ainsi, de nombreux arthropodes possèdent une série d'appendices biramés dont l'exopode est aplati et souvent bordé de soies. Ce dispositif très fréquent chez les crustacés actuels et fossiles indique que la nage était l'un des modes de locomotion de ces animaux. D'autres structures anatomiques également bien connues dans la nature actuelle (ex : un abdomen télescopique flexible, terminé par un éventail caudal) sont présentes chez certains arthropodes cambriens comme les waptiidés [87] et servaient très probablement à la propulsion et à l'équilibre directionnel de l'animal dans la colonne d'eau. Les phyllocarides actuels [92] présentent des analogies fonctionnelles avec les waptiidés et autres arthropodes bivalves du Cambrien. Les vétulicoliens [1] se déplaçaient très probablement dans la colonne d'eau, comme le suggère leur appendice caudal. On peut supposer que certains chordés primitifs (ex : *Haikouella*, *Haikouichthys* ; [22,79,80]) dont la plupart ont un profil hydrodynamique rappelant celui des poissons, vivaient en permanence ou temporairement dans la colonne d'eau. Le prédateur *Anomalocaris* appartient sans ambiguïté à la catégorie des arthropodes nageurs de grande taille vivant à proximité du fond [91]. De façon générale, ces organismes nageurs ont une taille supérieure à 20 mm. Ils correspondent donc à la définition du necton. On peut supposer que certaines espèces étaient soumises à des rythmes circadiens et migraient dans la colonne d'eau en fonction des variations de luminosité jour–nuit. Ce comportement est très fréquent chez les crustacés actuels, tels que les ostracodes et les phyllocarides [93] qui s'enfouissent superficiellement dans le sédiment pendant le jour et effectuent des migrations verticales nocturnes. Les arthropodes bradoriidés [50,51,80] et waptiidés, tous deux très abondants au Cambrien [91], avaient peut-être un mode de vie comparable.

L'existence, au début du Cambrien, d'un zooplancton *sensu stricto* (par définition, les organismes plus petits que 20 mm et incapables de surmonter l'effet dispersif des courants, à l'opposé du necton) reste encore incertaine. Quelques indices méritent toutefois d'être signalés. De petits arthropodes ressemblant aux ostracodes pélagiques actuels sont présents en abondance dans les *black shales* du Sud de la Chine (Fig. 2H). La morphologie de leur carapace et leur milieu de dépôt (fonds dysoxyques ou anoxiques de la partie distale de la plate-forme du Yangtze ; [83,84,97,112]) indiquent

qu'ils appartenait peut-être au zooplancton. Les *black shales* de ce type, fréquents dans tout le Paléozoïque, ont la particularité de ne contenir aucune forme benthique autochtone mais, en revanche, de préserver de nombreux restes d'organismes pélagiques (ex : les graptolites). Des fragments d'appendices d'arthropodes découverts dans le Cambrien inférieur du Canada (Mount Cap ; [9–12,47]) montrent de grandes ressemblances avec les dispositifs filtreurs de crustacés actuels. Ils fournissent des arguments en faveur de l'existence d'un zooplancton arthropodien primitif.

Les chaetognathes sont des organismes longilignes de quelques millimètres. Très prolifiques dans les mers et océans actuels, ils jouent un rôle primordial dans le réseau trophique marin, en tant que consommateurs et comme source de nourriture pour les animaux de plus grande taille. Les chaetognathes existaient déjà au Cambrien inférieur, comme le prouvent de rares spécimens de la faune de Chengjiang (Fig. 2J), presque identiques à leurs descendants actuels pélagiques ([97] ; Fig. 2I). Les protoconodontes (Fig. 2K-M) pourraient également appartenir à la lignée ancestrale des chaetognathes. Ces SSF sont connus à l'état de crochets isolés ou d'appareils préhensiles articulés [67]. Leur ultrastructure [86] et leur disposition laisse peu de doute quant à leur appartenance au groupe des chaetognathes. La distribution quasi mondiale (ex : Chine, Inde, Europe, Kazakhstan, Amérique du Nord) des protoconodontes et leur présence à la limite Précambrien-Cambrien suggèrent que les chaetognathes *sensu lato* comptaient probablement parmi les premiers colonisateurs planctoniques. Leur caractère prédateur (couronne de crochets préhensiles) les désigne, par ailleurs, comme un élément-clé des premières chaînes alimentaires pélagiques cambriennes. Toutefois, on ignore quelle source de nourriture pouvait exploiter un tel zooplancton prédateur.

De nombreuses interrogations subsistent, quant à l'habitat exact et à la dynamique des animaux cambriens nectoniques ou planctoniques vivant dans la colonne d'eau. L'hypothèse la plus vraisemblable, mais qui reste à démontrer, est que ces organismes se concentraient dans la tranche inférieure de la colonne d'eau, à proximité du fond, et n'occupaient pas l'ensemble de l'espace pélagique comme actuellement [88]. Dans pratiquement tous les écosystèmes marins actuels étudiés à ce jour, on note un accroissement général de la biomasse dans la tranche d'eau située quelques mètres au-dessus du fond [66]. Cet environnement hyperbenthique abrite à la fois des formes planctoniques et des formes benthiques qui migrent verticalement au cours de leur vie larvaire (meroplanton) ou adulte via des cycles quotidiens. Les chaetognathes exploitent ces milieux favorables [27].

Plusieurs arguments seraient en faveur d'un hyperbenthos diversifié au Cambrien :

- (1) L'interface eau-sédiment est très certainement l'environnement dans lequel sont apparus les premiers animaux et ce milieu est longtemps resté leur seul domaine d'exploration. En effet, l'invasion de la colonne d'eau et du sédiment requiert un développement de la motricité que les premières formes animales ne possédaient probablement pas. Cela est en partie confirmé par l'absence de traces d'activité profondes au Précambrien et par la prédominance d'organismes fixés ou peu mobiles, au sommet du Précambrien (ex : les faunes de type « Ediacara »). Dans ce contexte, la colonisation de niches hyperbenthiques au Cambrien inférieur, pourrait avoir été la première étape de colonisation de la colonne d'eau en prélude à la conquête de l'ensemble du domaine pélagique.
- (2) Dès le Cambrien inférieur, les premiers mètres de la colonne d'eau étaient probablement occupés, au moins temporairement, par les formes larvaires et juvéniles d'arthropodes et d'autres groupes. La présence de ces proies potentielles aurait pu favoriser et accélérer la colonisation des niches hyperbenthiques par d'autres organismes notamment prédateurs (chaetognathes [97], *Isoxys*, Vannier et al., en préparation). On peut supposer que l'apparition d'interactions nouvelles au sein de l'hyperbenthos ait rapidement créé un prototype de chaîne alimentaire pélagique.

### 3.2. Colonisation endobenthique

La transition Précambrien-Cambrien est marquée par un accroissement sensible de l'activité animale à l'intérieur du sédiment. On constate, à l'échelle mondiale, une intensification et un approfondissement de la bioturbation dont l'effet est de modifier la nature même des fonds marins. L'interface eau-sédiment, jusqu'alors dominée par les tapis microbiens, devient plus meuble et plus diffuse. Le terme de « *Cambrian Substrate Revolution* » est fréquemment employé pour désigner ces modifications du système benthique [4,38,39] dont l'implication majeure est la création de niches écologiques nouvelles. Les séries sédimentaires du Cambrien inférieur renferment des assemblages de traces fossiles très diversifiés (ex : Chine du Sud, Suède, Namibie ; [43,61,109]), riches en pistes subhorizontales et en terriers. De nombreuses interrogations subsistent quant aux auteurs de ces traces et aux stratégies qui leur sont associées (ex : locomotion, protection, recherche de

nourriture). Malheureusement, on ne connaît pas, pour la tranche de temps considérée, de gisements dans lesquels les traces soient conservées avec les organismes qui les ont produites. Les conditions qui permettent une excellente préservation des structures anatomiques ne sont généralement pas compatibles avec un bon enregistrement ichnologique. La faune de Chengjiang permet toutefois d'examiner en détail quels sont organismes potentiellement capables de laisser une trace de leur activité à la surface et à l'intérieur du sédiment. Une part importante de la bioturbation à l'interface eau-sédiment était due au déplacement et au fouissage superficiel d'une grande variété d'arthropodes. Les animaux potentiellement capables de pénétrer à l'intérieur du sédiment sont principalement des brachiopodes inarticulés et plusieurs groupes de vers. Les brachiopodes lingulidés *Lingulellotreta* et *Lingulella* très abondants dans la faune de Chengjiang [52] possèdent un pédoncule flexible, parfois dix fois plus long que la coquille de l'animal. Ces brachiopodes primitifs sont souvent interprétés comme des organismes endobenthiques ancrés au substrat grâce à leur pédoncule, à l'image de leurs descendants actuels. D'autres auteurs envisagent plutôt un mode de vie épibenthique voire même épiplanctonique [18]. La faune de vers, quant à elle, est largement dominée par les priapulien ([45,56,58,59]; Fig. 3A, B). La plupart des priapulien actuels (Fig. 3C, D) sont fouisseurs et vivent typiquement dans des sédiments boueux appauvris en oxygène (ex : dans les fonds de fjord en Suède). D'autres formes construisent des tubes ou vivent dans les interstices du sédiment, au sein de communautés méiobenthiques. Des analyses paléoécologiques récentes [37] indiquent que les priapulien étaient probablement les animaux les plus abondants de la faune de Chengjiang, représentant jusqu'à 45 % des spécimens fossiles. Ces priapulien sont étonnamment semblables à leurs descendants actuels, ce qui indique une stabilité morphologique et génétique du groupe remarquable. Les détails de la partie buccale (ex : trompe éversible, pharynx armé de dents; Fig. 3B), l'organisation de cavité corporelle (squelette hydrostatique, système de muscles) et l'ornementation externe (anneaux, épines, crochets, plaques) indiquent que les priapulien vivant au Cambrien inférieur étaient prédateurs et capables de pénétrer le sédiment à l'image de l'espèce actuelle *Priapulius caudatus* (Fig. 3D). Leur ornementation externe semble avoir favorisé l'ancrage de l'animal au substrat lors du fouissage péristaltique [13]. La récente découverte, à Chengjiang, de vers conservés *in situ* à l'intérieur d'une structure tubulaire consolidée [107] indique une capacité à construire des terriers d'habitation. Toutefois, l'orientation, la géométrie et la profondeur de ces terriers

restent difficiles à déterminer. L'observation de *Priapulius caudatus* en laboratoire montre que ce priapulien actuel est un fouisseur très actif capable de pénétrer le sédiment boueux sur plusieurs dizaines de centimètres. Toutefois, il ne construit pas, dans les conditions des expériences réalisées, de terriers en U typiques des autres vers marins (ex : annélides, siponcles).

L'étude des assemblages de traces du Cambrien inférieur nous livre d'autres indices sur l'importance des vers marins dans l'écosystème benthique. La première apparition de la trace, connue sous le nom de *Treptichnus pedum*, est actuellement utilisée comme indicateur biostratigraphique de la limite Précambrien-Cambrien [69], bien que l'animal à l'origine de cette trace soit inconnu. Des études ichnologiques expérimentales ([13], Vannier et al. en préparation) montrent d'étonnantes similitudes entre les traces subhorizontales bifurquées attribuées à *Treptichnus* et les traces de locomotion produites par les vers priapulien actuels à la surface du sédiment (Fig. 3E-I). Les vers priapulien apparaissent donc comme les auteurs probables de certaines traces typiques de la transition Précambrien-Cambrien. Toutefois, la géométrie de ces traces n'indique pas une exploration subverticale du sédiment de type « terrier en U » mais, au contraire, un déplacement subhorizontal. Les stratégies d'exploitation du milieu sédimentaire de ces vers cambrien étaient probablement différentes de celles de leurs descendants actuels. Plus rares que les priapulien, les siponcles [57] sont néanmoins présents au Cambrien inférieur. Leur tube digestif en U et de grandes ressemblances avec les espèces actuelles suggèrent un mode de vie, détritivore sélectif ou non. Les annélides sont les vers les plus abondants et les plus diversifiés des milieux marins actuels. On en dénombre environ 16 500 espèces [6]. Au Cambrien inférieur, ils ne représentent qu'une composante très mineure des communautés benthiques. La forme la plus fréquente, *Facivermis* [52,56], possède des tentacules peri-oraux rappelant les cirres des annélides actuels.

Le développement de la bioturbation au cours de la transition Précambrien-Cambrien, en augmentant la décomposition de la matière organique, le recyclage des nutriments, la redistribution de la matière organique et l'oxygénation du sédiment, a probablement eu d'importantes répercussions sur le cycle du carbone à l'échelle planétaire.

### 3.3. Vie animale à l'interface eau-sédiment

L'interface eau-sédiment est sans conteste l'environnement où la vie animale est la plus diversifiée et la plus abondante au début du Cambrien. Au moins

90 % des espèces de la faune de Chengjiang vivaient sur le fond. Les organismes épibenthiques fixés sont principalement des éponges, parmi lesquelles dominent des démosponges caractérisées par un squelette de collagène renforcé par des spicules siliceux. La plupart des éponges de la faune de Chengjiang étaient ancrées au substrat ou reposaient à la surface du sédiment. Des comparaisons avec la nature actuelle suggèrent que ces éponges filtraient sélectivement les particules transitant dans la colonne d'eau. Chez les éponges actuelles de même type, les particules capturées, essentiellement des bactéries, protistes, algues unicellulaires et débris organiques [6] ont une taille comprise entre 2 et 5  $\mu\text{m}$ . La variété de taille et de forme des éponges de Chengjiang suggère une exploitation comparable des ressources particulières mais à un niveau relativement bas (moins de 15 cm au-dessus de l'interface eau-sédiment). D'autres éponges hexactinellides découvertes dans des environnements plus profonds de *black shales* (Formation Hetang, Cambrien basal ; [106]) indiquent un niveau d'exploitation beaucoup plus élevé situé entre 50 cm et 1 m. Les cancellorides [3,60] dont la forme générale rappelle celle des éponges, étaient pourvus d'un système de sclérites très particulier. L'écologie de ce groupe, aujourd'hui disparu, est mal connue. Des suspensivores beaucoup plus fragiles, comme les ascidies solitaires sont également présents [24]. Ils contribuaient, comme les éponges et autres organismes sessiles, à l'extraction du plancton et des débris organiques de la colonne d'eau.

La diversité des arthropodes vivant sur le fond était très élevée (Fig. 4). Nombre d'entre eux sont multi-segmentés et aplatis dorso-ventralement [48] à l'image des trilobites, et possèdent une série d'appendices biramés, avec typiquement un endopode articulé pour le déplacement sur le substrat et un exopode foliacé ou filamenteux permettant les échanges gazeux (Fig. 4F). La deuxième composante arthropodienne majeure regroupe des formes dites « bivalves », compressées latéralement et protégées par une carapace (bouclier céphalique) souvent flexible, non minéralisée et pliée dorsalement (Fig. 4B, C, E). Certains de ces arthropodes bivalves ressemblent aux phyllocarides actuels [92]. Loin de former une limite franche (Section 3.2), l'interface eau-sédiment constituait probablement une zone de transition floculante plus ou moins épaisse et abritant de nombreuses espèces animales. Les bradoriidés offrent un bon exemple de l'exploitation possible de ce type de milieu. Ces arthropodes de quelques millimètres [50,51,80] coiffés d'une carapace bivalve protectrice largement ouverte, se rencontrent par milliers à la surface des bancs [91]. On suppose que ces organismes

prolifiques occupaient une niche écologique semblable à celle des ostracodes actuels dont le mode de vie détritivore ou prédateur [93] contribue au recyclage de la matière organique sur les fonds marins. Cette hypothèse est d'autant plus vraisemblable, que les bradoriidés s'éteignent à la fin du Cambrien, au moment même où apparaissent les premiers ostracodes [75,104]. Comme les trilobites, les bradoriidés se diversifient rapidement au cours du Cambrien inférieur et moyen et sont présents à basses et hautes latitudes dans la plupart des régions du monde [94,103]. La forte concentration d'arthropodes prédateurs, nécrophages et détritivores à l'interface eau-sédiment est probablement à mettre en relation avec l'abondance de nourriture potentielle dans ces milieux (proies épibenthiques, cadavres d'animaux benthiques et pélagiques).

Dans les milieux marins actuels, les premiers millimètres ou centimètres de sédiment sont souvent colonisés par des organismes microscopiques dont la taille varie généralement entre 0,1 et 1 mm. Cette méiofaune comprend notamment des nématodes, copépodes, foraminifères, ostracodes et loricifères. L'existence d'une méiofaune diversifiée est certaine au Cambrien supérieur et attestée par de nombreux travaux (faunes de type « Orsten » ; [64,98] pour une liste complète de références). Sa présence reste toutefois plus incertaine au Cambrien inférieur. De petits arthropodes comme *Ercaia* ([23] ; Fig. 4H) dont les antennes soyeuses rappellent celles des copépodes actuels, *Primicaris* [107], et de possibles loricifères pourraient représenter la méiofaune du début du Cambrien.

La preuve indiscutable de l'existence de mollusques au Cambrien est récente [15,36]. La réinterprétation de *Odontogriphus* (Fig. 4K) et de *Wiwaxia* des Schistes de Burgess montre que des mollusques possédant une radula et une cavité mantellique peuplaient les fonds marins au Cambrien moyen. L'association de ces mollusques primitifs à des cyanobactéries (ex : *Morania*) et des biofilms indiquent un mode alimentaire de type broyeur, comparable à celui des mollusques gastéropodes actuels. Cette stratégie alimentaire probablement très ancienne et utilisée par les premiers métazoaires vagiles [76] reste donc importante au Cambrien. Des mollusques comparables à ceux de Burgess, mais plus anciens, sont signalés notamment en Australie (ex : *Vetustovermis*, Emu Bay Shale ; [44]) et en Chine ([56], description non publiée).

#### 4. Premières chaînes alimentaires complexes

L'étude des faunes exceptionnelles (ex : Chengjiang, Sirius Passet, Emu Bay, Comley, et Sinsk) nous livre

d'abondantes données paléontologiques qui indiquent la mise en place, au début du Cambrien, d'un écosystème marin complexe de type nouveau. Toutefois, de nombreux aspects du fonctionnement de ces systèmes biologiques restent encore à élucider, comme la nature de la production primaire, les stratégies alimentaires (ex : relations proies-prédateurs) et la structure du réseau trophique en général (ex : longueur des chaînes alimentaires, densité des relations entre espèces). Peu de chercheurs ont tenté de résoudre ces questions importantes [10,11,14,30,54,91]. Une analyse trophique semi-quantitative [30] réalisée à partir de la faune du *Phyllopod Bed* (Schistes de Burgess) a conduit à une estimation de la biomasse et de l'importance relative des différentes catégories trophiques (ex : prédateurs, nécrophages, suspensivores, détritivores) au sein de la chaîne alimentaire. N'étant pas basée sur une étude du contenu faunique banc par banc, sa portée reste toutefois limitée [15,16,40]. Le traitement mathématique de multiples données a montré que la structure des écosystèmes cambriens (Chengjiang, Burgess) et actuels était très proche (ex : nombre d'espèces par niveau trophique, nombre de liens entre les espèces herbivores, prédatrices et proies). Ces modélisations font apparaître une hiérarchie plus diffuse dans l'écosystème de Chengjiang (boucles plus nombreuses, connexions moins denses) que dans celui, plus récent, de Burgess. D'un point de vue plus qualitatif, des informations-clé permettant de reconstituer certains aspects de la chaîne alimentaire cambrienne peuvent être obtenues directement ou indirectement par l'analyse des contenus stomacaux et des coprolithes, par l'analyse morphofonctionnelle des structures impliquées dans les stratégies alimentaires ou, par l'étude de structures particulières, témoins de l'interaction animale (ex : traces de morsures ou perforations). Nous présentons ici quelques exemples.

#### 4.1. Contenus stomacaux

Les contenus stomacaux sont d'autant plus précieux qu'ils constituent la preuve directe d'interactions animales au sein de la chaîne alimentaire (Fig. 5A-D). Plusieurs animaux de Burgess ont des éléments organiques et squelettiques préservés *in situ* à l'intérieur de leur estomac ou intestin. Par exemple, des coquilles de hyolithes alignées sont assez fréquentes dans le tube digestif du ver priapulien *Ottoia* (Conway Morris 1977 ; Fig. 5A, B). Le contenu stomacal de l'arthropode *Sidneyia* [7] livre, quant à lui, de nombreux fragments de hyolithes, trilobites et bradoriidés. Le tube digestif cylindrique d'un arthropode prédateur sans doute proche de *Fuxianhuia*, découvert dans la faune de Kaili

(Cambrien moyen, Chine ; [112]) montre de nombreux fragments de petits trilobites éodiscoïdés et possède le long de ses parois une série de glandes digestives ([12,90,112] ; Fig. 4C, D). Bien qu'unique, ce fossile permet de caractériser les relations proies-prédateurs au sein des communautés épibenthiques.

#### 4.2. Morphologie fonctionnelle

La conservation exceptionnelle de l'appareil digestif permet également d'élucider certains aspects du comportement alimentaire. Par exemple, les arthropodes naraoiidés possèdent de grands diverticules ramifiés au niveau de la tête et du tronc. La reconnaissance de structures analogues chez certains crustacés (ex : Branchiura) et chélicérates (ex : *Limulus*) actuels a permis d'interpréter ces organes énigmatiques, notamment leur rôle dans le stockage et la digestion de la nourriture [90]. La structure des appendices est souvent un indicateur précieux des méthodes utilisées par l'animal pour capturer et fragmenter sa nourriture. Par exemple, l'endopode des naraoiidés est hérissé de fortes excroissances dont la fonction masticatrice est évidente. Le « grand appendice » de nombreux arthropodes de Chengjiang et de Burgess, parmi lesquels *Isoxys* (Fig. 2E, F) et *Haikoucaris* (Fig. 4G), ressemble beaucoup aux chélicères de chélicérates actuels [25,45]. Sa fonction préhensile ne fait aucun doute. Toutefois, il est difficile d'affirmer s'il était utilisé pour saisir des proies ou simplement pour manipuler ou fragmenter des cadavres. *Anomalocaris* (Fig. 5E), le prédateur emblématique des mers cambriennes, appartient également à la catégorie des arthropodes à « grand appendice ». Même s'il ne ressemble à aucun animal actuel, la fonction raptorale de ses appendices frontaux recourbés et dirigés vers la bouche est facile à imaginer [28,70,91,101].

#### 4.3. Coprolites

De possibles coprolithes ont été décrits sous forme d'agrégats d'éléments squelettiques [2,18,32,70,80,91]. Les agrégats elliptiques de la faune de Chengjiang [91] renferment principalement des fragments d'arthropodes bivalves (waptiidés, bradoriidés) et semblent avoir été produits par des anomalocarididés prédateurs. D'autres amas en forme de ruban, constitués presque essentiellement de hyolithes, pourraient être les coprolithes de vers priapulien carnivores. Ces coprolithes donnent de précieuses indications sur la pression exercée par la prédation à différents niveaux de la colonne d'eau. Ainsi, aux prédateurs endobenthiques (ex : priapulien) exploitant l'interface eau-sédiment, s'ajoutent ceux qui



se déplaçaient sur le fond (ex : arthropodes au « grand appendice ») ou qui évoluaient dans les niveaux inférieurs de la colonne d'eau (ex : anomalocarididés).

#### 4.4. Perforations et traces d'attaque

Ces structures apportent également les preuves indirectes d'interactions animales [2]. Par exemple, certaines traces d'attaque observées sur la carapace des trilobites sont attribuées aux anomalocarididés [70]. Elles apportent des précisions sur le régime alimentaire supposé durophage de ces prédateurs et sur le milieu occupé par leurs proies. Toutefois, le mécanisme responsable de ces fractures reste à préciser. Les grands appendices d'*Anomalocaris* n'avaient sans doute qu'une fonction préhensile. La fragmentation des proies s'effectuait plus vraisemblablement au niveau de l'appareil circulaire péri-oral [17]. Les perforations sont fréquentes, notamment sur les valves de brachiopodes [34]. Des fractures et traces de régénération dues à la prédation sont également observées sur les coquilles du mollusque *Marocella* (Cambrien inférieur d'Australie ; [82]). Ces deux exemples (brachiopodes et mollusques) montrent que les petits organismes à exosquelette biominéralisé étaient également soumis à la prédation.

### 5. La révolution écologique cambrienne : facteurs déclencheurs

L'organisation entièrement nouvelle et déjà complexe des écosystèmes du Cambrien inférieur [88] pose le problème des facteurs biotiques ou environnementaux ayant pu déclencher cet événement. Une caractéristique de cette révolution est l'émergence d'un monde interactif au sein duquel la prédation jouait un rôle important. Rien n'indique, dans l'enregistrement fossile, que de telles interactions et qu'une telle complexité trophique aient existé au Précambrien (voir les communautés marines de type « Ediacara » et les premiers métazoaires de la Formation de Doushantuo ; [105]). Si l'on en croit l'intéressante théorie du « *Light Switch* » de Parker [72], c'est l'apparition de la vision au sein des premières communautés marines qui aurait été le véritable détonateur de la révolution écologique observée. On connaît peu de choses de l'anatomie des premiers animaux du Précambrien [26]. Certains d'entre eux possédaient probablement des récepteurs chimiques ou mécanosensoriels, voire des photorécepteurs, mais aucun ne montre de véritables organes visuels comparables à ceux des organismes cambriens et capables de former des images. L'apparition de la vision a certainement provoqué de

grands changements au sein de vie marine. L'apparence et les performances visuelles des organismes sont devenues des facteurs vitaux de sélection. Cet événement serait à l'origine d'une prédation active et sélective. Il aurait également entraîné une cascade de rétroactions (effets *feedback*), comme par exemple de nouveaux comportements antiprédateurs et, indirectement, le développement de nouvelles capacités protectrices (ex : sclérisation, biominéralisation). Les données paléontologiques donnent raison à la théorie de Parker [72]. De très nombreux organismes du Cambrien inférieur sont effectivement dotés d'yeux composés (ex : *Isoxys*, Fig. 2). Cependant, on peut opposer à cette théorie qui privilégie la vision, le fait que d'autres innovations anatomiques touchant par exemple au système digestif, nerveux ou locomoteur aient pu avoir des effets déclencheurs similaires. Il faut également considérer que la vision ne devient un outil performant que si elle est couplée avec un système nerveux permettant l'analyse des images et une réponse adéquate aux stimuli visuels. Ce sont peut-être des innovations majeures intervenues dans la structure et le fonctionnement du réseau neuronal, qui ont permis aux organismes marins d'acquérir une motricité plus performante (ex : locomotion, nutrition), ouvrant ainsi un nouveau champ d'exploration au monde animal.

L'introduction d'un nouveau niveau trophique dans l'écosystème est souvent considérée comme un événement déterminant, à l'origine de grands bouleversements écologiques. Ainsi, l'apparition présumée du méso-zooplankton dans la colonne d'eau au cours de la transition Précambrien-Cambrien, aurait eu des répercussions majeures sur le fonctionnement de la chaîne alimentaire, notamment la création de nouvelles sources de nourriture pour le benthos et le necton [9–11,46]. Des changements intervenus au niveau de la production primaire sont également invoqués. Butterfield [10] note d'importantes modifications dans la composition du phytoplancton au passage Précambrien-Cambrien. Pour cet auteur, les radiations animales qui caractérisent cette période seraient directement liées à la radiation du phytoplancton acanthrophe. Les interrogations restent nombreuses. Est-ce la pression sélective due à l'introduction du zooplankton herbivore qui est à l'origine de la radiation phytoplanctonique ou, au contraire, est-ce le développement de nouvelles ressources phytoplanctoniques qui a favorisé la colonisation des niches pélagiques par le zooplankton ?

Les premières biominéralisations animales apparaissent entre 550 et 530 millions d'années. Elles se traduisent par la production d'une grande variété de tubes (ex : *Cloudina* [55]), coquilles, spicules et sclé-

rites qui constituent les assemblages à SSF [31]. Avant cette période, les squelettes sont pratiquement absents du registre fossile. Ces biominéralisations sont variées. Elles impliquent la silice (ex : éponges), le carbonate de calcium et le phosphate. Il est probable que des changements dans la composition chimique de l'eau aient rendu possible ou facilité la biominéralisation [46], mais ils ne suffisent pas à expliquer l'explosion radiative des organismes à squelette minéralisé, typiquement ceux des assemblages à SSF du Tommotien (Cambrien inférieur). Certains auteurs [31] pensent que le développement des squelettes en général, minéralisés ou seulement sclérifiés, est en grande partie une réponse à la pression croissante de la prédation. Cette hypothèse est soutenue par le fait que les premiers prédateurs (ex : priapulidés, anomalocarididés, chaetognathes), bien qu'armés de dispositifs sclérifiés pour la capture des proies, soient dépourvus de pièces minéralisées. Les tout premiers squelettes, notamment ceux des éponges siliceuses semblent être plus des structures de soutien, que des dispositifs de protection contre la prédation. On peut imaginer qu'ils sont apparus dans des conditions inhabituelles de supersaturation. Des études expérimentales et biochimiques (ex : fonction de la matrice organique) utilisant des modèles actuels pourraient certainement apporter de nouveaux éléments de réponse à la question des relations entre chimie de l'eau et premières biominéralisations.

Un ensemble de données géologiques, sédimentologiques et géochimiques indique que des perturbations de grande ampleur ont affecté l'écosystème mondial à la fin du Précambrien (Néoprotérozoïque). Des variations majeures dans les courbes des isotopes du carbone sont corrélées avec des dépôts glaciaires et apparaissent comme de bons indicateurs de plusieurs épisodes glaciaires avant le Cambrien (ex : [29,62] pour la chronologie précise des événements). Par exemple, deux glaciations majeures du Néoprotérozoïque, marinoenne (env. 635 Ma) et Gaskiers (env. 580 Ma) ont été reconnues en Namibie, à Oman, en Chine du Sud et à Terre-Neuve. Elles sont bien corrélées avec des excursions négatives du  $\delta^{13}\text{C}$  et bien datées par la méthode U-Pb [29,48]. Cependant, les liens entre ces bouleversements climatiques et les événements biologiques de la transition Précambrien-Cambrien sont difficiles à établir. En effet, ces épisodes glaciaires surviennent longtemps avant les radiations animales du Cambrien inférieur et avant l'apparition des premiers embryons de métazoaires (ex : Formation de Doushantuo, Chine). On peut difficilement admettre qu'ils soient responsables de la grande réorganisation trophique cambrienne (voir chapitres précédents). Toutefois, une autre excursion

négative du  $\delta^{13}\text{C}$ , sans lien avec un épisode glaciaire, est enregistrée à environ 550 Ma. Elle est contemporaine de l'apparition des premiers métazoaires mobiles et de grande taille dont l'activité est enregistrée dans les sédiments sous forme de réseaux de traces horizontaux. Là encore, la relation possible entre événement biologique/écologique (accroissement de l'activité benthique) et des modifications chimiques du milieu marin, reste à définir. Ces perturbations dans le cycle du carbone au passage Précambrien-Cambrien (courte excursion isotopique négative ; [112] pour la Chine) pourraient être l'indice de perturbations dans l'écosystème mondial [63] ayant entraîné des extinctions majeures. De telles perturbations, dont la nature reste à préciser, auraient pu accélérer la disparition des communautés de type « Ediacara » permettant ainsi aux premiers animaux de coloniser une large gamme de niches écologiques laissées vacantes.

L'hypothèse d'un enrichissement en oxygène atmosphérique dont l'effet principal sur la vie animale aurait été de permettre un métabolisme plus élevé et un accroissement de la taille corporelle des animaux [63] est plausible. Les isotopes du carbone et du soufre [41] indiquent effectivement que l'océan s'est enrichi en oxygène entre la fin de la glaciation marinoenne (env. 635 Ma) et le début des radiations animales. Cette évolution importante de la chimie océanique a peut-être eu des effets directs sur la production primaire phytoplanctonique et par réaction en chaîne sur l'ensemble du réseau trophique.

Il est sans doute vain de vouloir rechercher le facteur déclenchant unique responsable de la « révolution cambrienne ». Une réaction en chaîne intervenant dans un contexte environnemental favorable reste l'hypothèse la plus vraisemblable. On peut envisager une suite d'événements comprenant l'élaboration de systèmes nerveux complexes, le développement d'organes visuels et de capacités motrices, l'introduction de nouvelles pressions sélectives (ex : prédation), la colonisation de nouvelles niches écologiques et la complexification du réseau trophique. La réorganisation complète de l'écosystème marin qui en a résulté a contribué à accroître l'interdépendance entre les organismes au niveau des communautés mais également, à un niveau plus élevé, entre plancton et benthos.

La contre-partie de cette interdépendance est qu'une perturbation affectant un niveau particulier de l'organisation puisse se répercuter à l'ensemble de l'écosystème. Cette vulnérabilité des systèmes biologiques aux changements environnementaux climatiques, voire anthropiques, fait aussi partie de l'héritage de la « révolution cambrienne ».

## Remerciements

Nous remercions l'Agence nationale de la recherche (ANR) pour son soutien financier dans le cadre du projet ORECO «*The Early Cambrian ecological revolution and the origin of modern marine ecosystems*», et J.-B. Caron (Royal Ontario Museum, Toronto) pour l'accès aux collections paléontologiques des Schistes de Burgess. Publication de l'UMR 5125 PEPS pour l'année 2008.

## Références

- [1] R.J. Aldridge, X.-G. Hou, D.J. Siveter, D.J. Siveter, S.E. Gabbott, The systematics and phylogenetic relationships of vetulicolians, *Palaeontology* 50 (2007) 131–168.
- [2] L.E. Babcock, Trilobites in Paleozoic predator-prey systems, and their role in reorganization of Early Paleozoic ecosystems, in: P.H. Kelley, M. Kowalewski, T.A. Hansen (Eds.), *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record*, Kluwer Academic/Plenum, New York, 2002, 317 p.
- [3] S. Bengtson, X.-G. Hou, The integument of Cambrian chancelloriids, *Acta Palaeontologica Polonica* 46 (2001) 1–22.
- [4] D.J. Bottjer, J.W. Hagadorn, S.Q. Dornbos, The Cambrian substrate revolution, *Geological Society of America Today* 10 (2000) 1–7.
- [5] D.E.G. Briggs, D.H. Erwin, F.J. Collier, *The Fossils of the Burgess Shale*, Smithsonian Institution Press, Washington D.C., 1994.
- [6] R.C. Brusca, G.J. Brusca, *Invertebrates*, Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 2003.
- [7] D.L. Bruton, The arthropod *Sidneyia inexpectans*, Middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia, *Philosophical Transactions of the Royal Society, London B* 300 (1981) 553–585.
- [8] G.E. Budd, A palaeontological solution to the arthropod head problem, *Nature* 417 (2002) 271–275.
- [9] N.J. Butterfield, Burgess Shale-type fossils from a Lower Cambrian shallow shelf sequence in northwestern Canada, *Nature* 369 (1994) 477–479.
- [10] N.J. Butterfield, Cambrian food webs, in: D.E.G. Briggs, P.R. Crowther (Eds.), *Palaeobiology II*, Blackwell Science, Oxford, 2001, pp. 40–43.
- [11] N.J. Butterfield, Ecology and evolution of Cambrian plankton, in: A.Y. Zhuravlev, R. Riding (Eds.), *The Ecology of the Cambrian Radiation*, Columbia University Press, New York, 2001, pp. 200–216.
- [12] N.J. Butterfield, *Leachoilia* guts and the interpretation of three-dimensional structures in Burgess Shale-type fossils, *Paleobiology* 28 (2002) 155–171.
- [13] I. Calandra, Producteurs de traces horizontales cambriennes: apports de l'ichnologie expérimentale sur des vers non segmentés, Unpublished Master thesis, université Claude-Bernard Lyon-1, 2008, 42 p.
- [14] J.-B. Caron, Taphonomy and community analysis of the Middle Cambrian Greater Phyllopod Bed, Burgess Shale, vol. Unpublished PhD dissertation, University of Toronto, 2005, 316 p.
- [15] J.-B. Caron, D.A. Jackson, Taphonomy of the Middle Cambrian, Greater Phyllopod Bed community, Burgess Shale, *Palaios* 21 (2006) 451–465.
- [16] J.-B. Caron, D.A. Jackson, Palaeoecology of the Greater Phyllopod Bed community, Burgess Shale, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 258 (2007) 222–256.
- [17] J.-Y. Chen, *The Dawn of Animal World*, Jiangsu Science and Technology Press, Nanjing, 2004.
- [18] J.-Y. Chen, G.-Q. Zhou, Biology of the Chengjiang fauna, *Bulletin of the National Museum of Natural Science* 10 (1997) 11–105.
- [19] J.-Y. Chen, L. Ramsköld, G.-Q. Zhou, Evidence for monophyly and arthropod affinity of Cambrian giant predators, *Science* 264 (1994) 1304–1308.
- [20] J.-Y. Chen, G.-Q. Zhou, L. Ramsköld, A new Early Cambrian onychophoran-like animal, *Paucipodia* gen. nov., from the Chengjiang fauna, China, *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences* 85 (1995) 275–282.
- [21] J.-Y. Chen, G.-Q. Zhou, L. Ramsköld, The Cambrian lobopodian *Microdictyon sinicum* and its broader significance, *Bulletin of the National Museum of Natural Science* 5 (1995) 1–93.
- [22] J.-Y. Chen, D.-Y. Huang, C.-W. Li, An Early Cambrian craniate-like chordate, *Nature* 402 (1999) 518–522.
- [23] J.-Y. Chen, J. Vannier, D.-Y. Huang, The origin of crustaceans: new evidence from the Early Cambrian of China, *Proceedings of the Royal Society London B* 268 (2001) 2181–2187.
- [24] J.-Y. Chen, D.-Y. Huang, Q.-Q. Peng, H.-M. Chi, X.-Q. Wang, M. Feng, The first tunicate from the Early Cambrian of South China, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100 (2003) 8314–8318.
- [25] J.-Y. Chen, D. Waloszek, A. Maas, A new “great-appendage” arthropod from the Lower Cambrian of China and homology of chelicerate chelicerae and raptorial antero-ventral appendages, *Lethaia* 37 (2004) 3–20.
- [26] J.-Y. Chen, D.J. Bottjer, P. Oliveri, S.Q. Dornbos, F. Gao, S. Ruffins, H.-M. Chi, C.-W. Li, E.H. Davidson, Small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian, *Science* 305 (2004) 218–222.
- [27] N. Choe, D. Deibel, Seasonal vertical distribution and population dynamics of the chaetognath *Parasagitta elegans* in the water column and hyperbenthic zone of Conception Bay, Newfoundland, *Marine Biology* 137 (2000) 847–885.
- [28] D. Collins, The “evolution” of *Anomalocaris* and its classification in the arthropod class Dinocarida (nov.) and Order Radiodonta (nov.), *Journal of Paleontology* 70 (1996) 280–293.
- [29] D. Condon, M.-Y. Zhu, S. Bowring, W. Wang, A. Yang, Y.-G. Jin, U-Pb ages from the Neoproterozoic Doushantuo Formation, China, *Science* 308 (2005) 95–98.
- [30] S. Conway-Morris, The community structure of the Middle Cambrian Phyllopod Bed (Burgess Shale), *Palaeontology* 29 (1986) 423–467.
- [31] S. Conway-Morris, Significance of early shells, in: D.E.G. Briggs, P.R. Crowther (Eds.), *Palaeobiology II*, Blackwell Science, London, 2001, pp. 31–40.
- [32] S. Conway-Morris, R.A. Robison, Middle Cambrian priapulids and other soft-bodied fossils from Utah and Spain, *The University of Kansas Paleontological Contributions* 117 (1988) 1–22.
- [33] S. Conway-Morris, J.S. Peel, Articulated halkieriids from the Lower Cambrian of North Greenland, *Nature* 345 (1990) 802–805.

- [34] S. Conway-Morris, S. Bengtson, Cambrian predators: possible evidence from boreholes, *Journal of Paleontology* 68 (1994) 1–23.
- [35] S. Conway-Morris, J. Peel, A.K. Higgins, N.J. Soper, N.C. Davis, A Burgess Shale-like fauna from the Lower Cambrian of North Greenland, *Nature* 326 (1987) 181–183.
- [36] S. Conway-Morris, J.-B. Caron, Halwaxiids and the early evolution of the lophotrochozoans, *Science* 315 (2007) 1255–1258.
- [37] S.Q. Dornbos, J.-Y. Chen, Community palaeoecology of the Early Cambrian Maotianshan Shale biota: ecologic dominance of priapulid worms, in: Q. Yang, Y.-D. Wang, E.A. Weldon (Eds.), *Second International Palaeontological Congress, IPC 2006*, University of Science and Technology of China Press, Beijing, 2006, pp. 313–314.
- [38] S.Q. Dornbos, D. Bottjer, J.-Y. Chen, Evidence for seafloor microbial mats and associated metazoan lifestyles in Lower Cambrian phosphorites of Southwest China, *Lethaia* 37 (2004) 127–137.
- [39] S.Q. Dornbos, D.J. Bottjer, J.-Y. Chen, Paleoecology of benthic metazoans in the Early Cambrian Maotianshan Shale biota and the Middle Cambrian Burgess Shale biota: evidence for the Cambrian substrate revolution, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 220 (2005) 47–67.
- [40] J.A. Dunne, R.J. Williams, N.D. Martinez, R.A. Wood, D.H. Erwin, Compilation and network analyses of Cambrian food webs, *PLoS Biology* 6 (2008) 693–708.
- [41] D.A. Fike, J.P. Grotzinger, L.M. Pratt, R.E. Summons, Oxidation of the Ediacaran Ocean, *Science* 444 (2006) 744–747.
- [42] H. Gee, On being vetulicolian, *Nature* 414 (2001) 407–409.
- [43] G. Geyer, A. Uchman, Ichnofossil assemblages from the Nama Group (Neoproterozoic - Lower Cambrian) in Namibia and the Proterozoic-Cambrian boundary problem revisited, *Beringeria Special Issue 2* (1995) 175–202.
- [44] M.F. Glaessner, Lower Cambrian Crustacea and annelid worms from Kangaroo Island, South Australia, *Alcheringa* 3 (1979) 21–31.
- [45] J. Han, D.-G. Shu, Z.-F. Zhang, J.-N. Liu, The earliest-known ancestors of Recent Priapulomorpha from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte, *Chinese Science Bulletin* 49 (2004) 1860–1868.
- [46] E.M. Harper, T.J. Palmer, J.R. Alphey, Evolutionary response by bivalves to changing Phanerozoic sea-water chemistry, *Geol. Mag.* 134 (1997) 403–407.
- [47] T.H.P. Harvey, N.J. Butterfield, Sophisticated particle-feeding in a large Early Cambrian crustacean, *Nature* 452 (2008) 868–871.
- [48] X.-G. Hou, J. Bergström, Arthropods of the Lower Cambrian Chengjiang fauna, southwest China, *Fossils & Strata* 45 (1997) 1–116.
- [49] X.-G. Hou, J. Bergström, P. Ahlberg, *Anomalocaris* and other large animals in the Lower Cambrian Chengjiang fauna of southwest China, *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar* 117 (1995) 163–183.
- [50] X.-G. Hou, D.J. Siveter, M. Williams, D. Waloszek, J. Bergström, Appendages of the arthropod *Kunmingella* from the Early Cambrian of China: its bearing on the systematic position of the Bradoriida and the fossil record of the Ostracoda, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351 (1996) 1131–1145.
- [51] X.-G. Hou, D.J. Siveter, M. Williams, X.-H. Feng, A monograph of the Bradoriida arthropods from the Lower Cambrian of SW China, *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences* 92 (2002) 347–409.
- [52] X.-G. Hou, R.J. Aldridge, J. Bergström, D.J. Siveter, D.J. Siveter, X.-H. Feng, *The Cambrian Fossils of Chengjiang, China*, Blackwell, Oxford, 2004.
- [53] S.-X. Hu, Taphonomy and palaeoecology of the Early Cambrian Chengjiang Biota from eastern Yunnan, China, *Berliner Paläobiologische Abhandlungen* 7 (2005) 1–197.
- [54] S.-X. Hu, M. Steiner, M.-Y. Zhu, B.-D. Erdtmann, H.-L. Luo, L.-Z. Chen, B. Weber, Diverse pelagic predators from the Chengjiang Lagerstätte and the establishment of modern-style pelagic ecosystems in the Early Cambrian, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 254 (2007) 307–316.
- [55] H. Hua, Z. Chen, X.-L. Yuan, L. Zhang, S.-H. Xiao, Skeletogenesis and asexual reproduction in the earliest biomineralizing animal *Cloudina*, *Geology* 33 (2005) 277–280.
- [56] D.-Y. Huang, Early Cambrian worms from SW China: morphology, systematics, lifestyles and evolutionary significance, vol. Unpublished PhD-thesis, Université Claude Bernard Lyon 1, 2005, 247 p.
- [57] D.-Y. Huang, J.-Y. Chen, J. Vannier, J.I. Saiz-Salinas, Early Cambrian Sipunculan worms from Southwest China, *Proceedings of the Royal Society London, Biological Sciences* 271 (2004) 1671–1676.
- [58] D.-Y. Huang, J. Vannier, J.-Y. Chen, Anatomy and lifestyles of Early Cambrian priapulid worms exemplified by *Corynetis* and *Anningella* from the Early Cambrian Maotianshan Shale (SW China), *Lethaia* 37 (2004) 21–33.
- [59] D.-Y. Huang, J. Vannier, J.-Y. Chen, Recent Priapulidae and their Early Cambrian ancestors: comparisons and evolutionary significance, *Geobios* 37 (2004) 217–228.
- [60] D. Janussen, M. Steiner, M.-Y. Zhu, New well-preserved scleritomes of Chancelloriidae from the Early Cambrian Yu'an shan Formation (Chengjiang, China) and the Middle Cambrian Wheeler Shale (Utah, USA) and paleobiological implications, *Journal of Paleontology* 76 (2002) 596–606.
- [61] S. Jensen, Trace fossils from the Lower Cambrian Mickwitzia sandstone, South Central Sweden, *Fossils and Strata* 42 (1997) 1–111.
- [62] A.J. Kaufman, A.H. Knoll, G.M. Narbonne, Isotopes, ice ages and terminal Proterozoic earth history, *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94 (1997) 6600–6605.
- [63] A.H. Knoll, S.B. Carroll, Early animal evolution: emerging views from comparative biology and geology, *Science* 284 (1999) 2129–2137.
- [64] A. Maas, D. Waloszek, K. Müller, Morphology, ontogeny and phylogeny of the Phosphatocopina (Crustacea) from the Upper Cambrian “Orsten” of Sweden, *Fossils and Strata* 49 (2003) 1–238.
- [65] A. Maas, D. Waloszek, J.-Y. Chen, A. Braun, X.-Q. Wang, D.-Y. Huang, Phylogeny and life habits of early arthropods - Predation in the Early Cambrian Sea, *Progress in Natural Science* 14 (2004) 158–166.
- [66] J. Mees, M.B. Jones, The hyperbenthos, *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 35 (1997) 221–255.
- [67] K.J. Müller, I. Hinz, Upper Cambrian conodonts from Sweden, *Fossils and Strata* 28 (1991) 1–153.
- [68] P.M. Myrow, A.J. Kaufman, A newly discovered cap carbonate above Varanger-age glacial deposits in Newfoundland, *Journal of Sedimentary Research* 69 (1999) 784–793.
- [69] G.M. Narbonne, P.M. Myrow, E. Landing, M.M. Anderson, A candidate stratotype for the Precambrian-Cambrian M. M. Anderson boundary, Fortune Head, Burin Peninsula, southeast-

- tern Newfoundland, Canadian Journal of Earth Sciences 34 (1987) 1277–1293.
- [70] C. Nedin, *Anomalocaris* predation on non-mineralized and mineralized trilobites, *Geology* 27 (1999) 987–990.
- [71] S. Orłowski, A. Żylińska, Non-arthropod burrows from the Middle and Late Cambrian of the Holy Cross Mountains, Poland, *Acta Palaeontologica Polonica* 41 (1996) 385–409.
- [72] A. Parker, In the Blink of an Eye: How Vision Kick-Started the Big Bang of Evolution, Free Press, London, 2003.
- [73] A.G. Ponomarenko, Unique Sinsk Localities of Early Cambrian Organisms (Siberian Platform), Nauka, Transactions of the Palaeontological Institute, Moscow, 2005.
- [74] S. Rigby, C. Milsom, Benthic origins of zooplankton: an environmentally determined macroevolutionary effect, *Geology* 24 (1996) 52–54.
- [75] M.J. Salas, J. Vannier, M. Williams, Early Ordovician ostracods from Argentina: their bearing on the origin of binodicope and palaeocope clades, *Journal of Paleontology* 81 (2007) 1384–1395.
- [76] A. Seilacher, L. Buatois, L.G. Mangano, Trace fossils in the Ediacaran-Cambrian transition: behavioral diversification, ecological turnover and environmental shift, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 227 (2005) 323–356.
- [77] J.H. Shergold, R.A. Cooper, The Cambrian period, in: F.M. Gradstein, J.G. Ogg, A.G. Smith (Eds.), *A Geological Time Scale 2004*, Cambridge University Press, Cambridge, 2004, pp. 147–164.
- [78] D.-G. Shu, H.-L. Huo, S.C. Morris, X.-L. Zhang, S.-X. Hu, L. Chen, J. Han, M. Zhu, Y. Li, L.-Z. Chen, Lower Cambrian vertebrates, *Nature* 402 (1999) 42–46.
- [79] D.-G. Shu, S.C. Morris, J. Han, Z.-F. Zhang, K. Yasui, P. Janvier, L. Chen, X.-L. Zhang, J.-N. Liu, Y. Li, H.-Q. Liu, Head and backbone of the Early Cambrian vertebrate *Haikouichthys*, *Nature* 421 (2003) 526–529.
- [80] D.-G. Shu, J. Vannier, H.-L. Huo, L. Chen, X.-L. Zhang, S.-X. Hu, Anatomy and lifestyle of *Kunmingella* (Arthropoda, Bradoriida) from the Chengjiang fossil Lagerstätte (Lower Cambrian; Southwest China), *Lethaia* 32 (1999) 279–298.
- [81] D.J. Siveter, M. Williams, D. Waloszek, A phosphatocopid crustacean with appendages from the Lower Cambrian, *Science* 293 (2001) 479–481.
- [82] C.B. Skovsted, G.A. Brock, A. Lindström, J.S. Peel, J.R. Paterson, M.K. Fuller, Early Cambrian record of failed durophagy and shell repair in an epibenthic mollusc, *Biology Letters* (2007) 314–317.
- [83] M. Steiner, D. Mehl, J. Reitner, B.-D. Erdtmann, Oldest entirely preserved sponges and other fossils from the lowermost Cambrian and a new facies reconstruction of the Yangtze Platform (China), *Berliner Geowissenschaftlichen Abhandlungen* 9 (1993) 293–329.
- [84] M. Steiner, E. Wallis, B.-D. Erdtmann, Y.-L. Zhao, R.-D. Yang, Submarine-hydrothermal exhalative ore layers in black shales from South China and associated fossils—insights into a Lower Cambrian facies and bio-evolution, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 169 (2001) 165–191.
- [85] M. Steiner, G.-X. Li, Y. Qian, M.-Y. Zhu, Lower Cambrian Small Shelly Fossils of northern Sichuan and southern Shaanxi (China), and their biostratigraphic importance, *Geobios* 37 (2004) 259–275.
- [86] H. Szaniawski, New evidence for the protoconodont origin of chaetognaths, *Acta Palaeontologica Polonica* 47 (2002) 405–419.
- [87] R.S. Taylor, A new bivalved arthropod from the Early Cambrian Sirius Passet Fauna, North Greenland, *Palaeontology* 45 (2002) 97–123.
- [88] J. Vannier, Early Cambrian origin of complex marine ecosystems, in: M. Williams, A. Haywood, J. Gregory, D.N. Schmidt (Eds.), *Deep Time Perspectives on Climate Change*, Geological Society, London, 2007, pp. 81–100.
- [89] J. Vannier, J.-Y. Chen, The Early Cambrian colonization of pelagic niches exemplified by *Isoxys* (Arthropoda), *Lethaia* 33 (2000) 295–311.
- [90] J. Vannier, J.-Y. Chen, Digestive system and feeding mode in Cambrian naraoiid arthropods, *Lethaia* 35 (2002) 107–120.
- [91] J. Vannier, J.-Y. Chen, Early Cambrian food chain: new evidence from fossil aggregates in the Maotianshan Shale biota, SW China, *Palaios* 20 (2005) 3–26.
- [92] J. Vannier, P. Boissy, P. Racheboeuf, Locomotion in *Nebalia bipes*: a possible model for Palaeozoic phyllocarid crustaceans, *Lethaia* 30 (1997) 89–104.
- [93] J. Vannier, K. Abe, K. Ikuta, Feeding in myodocopid ostracods: functional morphology and laboratory observations from videos, *Marine Biology* 132 (1998) 391–408.
- [94] J. Vannier, M. Steiner, E. Renvoisé, S.-X. Hu, J.-P. Casanova, Arrow worms: small marine predators from ‘deep time’, *Acta Micropalaeontologica Sinica* 22 (Supplement) (2005) 189–190.
- [95] J. Vannier, J.-Y. Chen, D.-Y. Huang, S. Charbonnier, X.-Q. Wang, Thylacocephalan arthropods: their Early Cambrian origin and evolutionary significance, *Acta Palaeontologica Polonica* 51 (2006) 1–14.
- [96] J. Vannier, J.-B. Caron, J.-L. Yuan, D.E.G. Briggs, D. Collins, Y.-L. Zhao, M.-Y. Zhu, *Tuzoia*: morphology and lifestyle of a large bivalved arthropod of the Cambrian seas, *Journal of Paleontology* 81 (2007) 445–471.
- [97] J. Vannier, M. Steiner, E. Renvoisé, S. Hu, J.-P. Casanova, Early Cambrian origin of modern food webs: evidence from predator arrow worms, *Proceedings of the Royal Society London B* 274 (2007) 627–633.
- [98] D. Waloszek, The Upper Cambrian *Rehbachella* and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea, *Fossils and Strata* 32 (1993) 1–202.
- [99] D. Waloszek, J.-Y. Chen, A. Maas, X.-Q. Wang, Early Cambrian arthropods—new insights into arthropod head and structural evolution, *Arthropod structure and development* 34 (2005) 189–205.
- [100] D. Waloszek, A. Maas, J.-Y. Chen, M. Stein, Evolution of cephalic feeding structures and the phylogeny of Arthropoda, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 254 (2007) 273–287.
- [101] H.B. Whittington, D.E.G. Briggs, The largest Cambrian animal, *Anomalocaris*, Burgess Shale, British Columbia, *Philosophical Transactions of the Royal Society London, B* 309 (1985) 569–609.
- [102] M. Williams, D.J. Siveter, J.S. Peel, *Isoxys* (Arthropoda) from the Early Cambrian Sirius Passet Lagerstätte, North Greenland, *Journal of Paleontology* 70 (1996) 947–954.
- [103] M. Williams, D.J. Siveter, L. Popov, J. Vannier, Biogeography and affinities of the Cambrian bradoriid arthropods, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 248 (2008) 202–232.
- [104] M. Williams, D.J. Siveter, M.-J. Salas, J. Vannier, L.E. Popov, M.G. Pour, The earliest ostracods: the geological evidence, *Senckenbergiana Lethaia* 88 (2008) 11–21.
- [105] S.H. Xiao, Y. Zhang, A.H. Knoll, Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite, *Nature* 391 (1998) 553–558.

- [106] X.-L. Yuan, S.-H. Xiao, R.L. Parsley, C.-M. Zhou, Z. Chen, J. Hu, Towering sponges in an Early Cambrian Lagerstätte: disparity between nonbilaterian and bilaterian epifaunal tierers at the Neoproterozoic-Cambrian transition, *Geology* 30 (2002) 363–366.
- [107] X.-G. Zhang, X.-G. Hou, J. Bergström, Early Cambrian priapulid worms buried with their lined burrows, *Geological Magazine* 145 (2006) 743–748.
- [108] F.-C. Zhao, M.-Y. Zhu, J.-B. Caron, Taphonomy and community of the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte from the Mafang Section, SW China, in: Q. Yang, Y.-D. Wang, E.A. Weldon (Eds.), *Second International Palaeontological Congress, IPC 2006*, University of Science and Technology of China Press, Beijing, 2006, pp. 313–314.
- [109] M.-Y. Zhu, Precambrian-Cambrian trace fossils from eastern Yunnan, China: implications for Cambrian explosion, *Bulletin of the National Museum of Natural Science* 10 (1997) 275–312.
- [110] M.-Y. Zhu, Y.-L. Zhao, J.-Y. Chen, Revision of the Cambrian discoidal animals *Stellostomites eumorphus* and *Pararotadiscus guizhouensis* from South China, *Geobios* 35 (2002) 165–185.
- [111] M.-Y. Zhu, J. Vannier, H. Van Iten, Y.-L. Zhao, Direct evidence for predation on trilobites in the Cambrian, *Proceedings of the Royal Society London B, Biology Letters* 271 (2004) 277–280.
- [112] M.-Y. Zhu, J.-M. Zhang, M. Steiner, G.-X. Li, B.D. Erdtmann, Sinian-Cambrian stratigraphic framework for shallow-to deep-water environments of the Yangtze Platform: an integrated approach, *Progress in Natural Science Special Issue* (2004) 75–84.