



# 奥陶纪生物大辐射研究: 回顾与展望

詹仁斌<sup>①\*</sup>, 靳吉锁<sup>②</sup>, 刘建波<sup>③</sup>

① 中国科学院南京地质古生物研究所, 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008;

② Department of Earth Sciences, Western University, London Ontario, N6A 5B7, Canada;

③ 北京大学地球与空间科学学院, 北京 100871

\* 联系人, E-mail: rbzhan@nigpas.ac.cn

2013-03-25 收稿, 2013-04-16 接受, 2013-06-20 网络版发表

国家杰出青年科学基金(40825006)、国家自然科学基金(41272035, 41221001, 41290260)和现代古生物学和地层学国家重点实验室开放基金资助

**摘要** 奥陶纪生物大辐射是早古生代地球海洋生态系统发生的一次重大生物事件, 经过数 10 年的地层古生物研究积累和近 20 年来全世界多个国家与地区相关专家有针对性的研究(以 3 个 IGCP 项目的连续执行为标志), 目前已经有了有一些基本共识: 大辐射持续了几乎整个奥陶纪, 达 4000 多万年, 期间出现过多次辐射高潮; 差异演化是大辐射的基本特征之一; 大辐射的发生并不伴有地球海洋生态环境的重大灾变, 其起始、进程以及具体表现型式受生物自身宏演化规律(内因)和外界环境因素(外因)的双重制约。在华南开展的实例研究为国际间深刻认识这一重大生物事件做出了积极贡献。继续深化奥陶纪生物大辐射的研究, 一方面要在有条件的地区广泛开展实例分析, 在精深系统古生物学和高精度生物地层学研究的基础上, 深刻揭示大辐射的过程和实质; 另一方面要积极与沉积学、构造地质学、地球化学等相关学科进行交叉与综合, 以探讨大辐射的诱因及控制机制, 进而揭示大辐射期间有机界与无机界的协同演变关系。

## 关键词

大辐射  
多样性  
背景机制  
奥陶纪  
华南

Sepkoski<sup>[1,2]</sup>在识别显生宙三大海洋演化动物群时, 首次提出了奥陶纪辐射(Ordovician radiation)的概念并做了简要论述。之后很长一段时间, 由于受年代地层研究精度和古生物分类研究深度的制约, 这一命题并没有得到特别多的关注。到 20 世纪 80 年代末至 90 年代, 美国的一批进化生物学家对这次重大海洋生物事件的型式进行了探讨, 并在美国西部大盆地地区率先开展了一些实例研究, 特别是生物与环境之间的协同演变研究(如文献[3~12]), 但这些工作在当时并没有得到世界其他国家和地区相关专家的积极响应。直到 90 年代后期, 以澳大利亚著名地层古生物学家 Barry Webby 教授为首, 通过组织国际地质对比计划项目 IGCP 410(the great ordovician biodiversification event, 1997~2002)在全世界许多国家和地区陆续开展了针对奥陶纪生物大辐射的专项研

究, 大量相关科研成果陆续发表, 国际间对这一重大海洋生物事件的认识得到了深化。归纳起来, 10 多年间, 这项有针对性的研究工作大致可以分为两个阶段: 第一阶段以 IGCP 410 为标志, 着重于从各主要海洋生物类群出发深刻认识大辐射的起始时限及具体表现型式; 第二阶段大致从 IGCP 503 项目(Ordovician-Silurian Paleogeography and Paleoenvironment, 2004~2008, 后又两次延长至 2010 年底结束)的实施起, 重点在探索大辐射的机制, 特别是环境背景(如文献[13~17])。这方面的研究, 至今仍热度不减。IGCP 503 项目结束后, 联合国教科文组织又批准启动了另一个项目(IGCP 591, Early-Middle Paleozoic Revolution, 2011~2015), 继续综合研究发生在早、中古生代的“革命性”事件(含重大海洋生物事件)及其相互间的联系。

**引用格式:** 詹仁斌, 靳吉锁, 刘建波. 奥陶纪生物大辐射研究: 回顾与展望. 科学通报, 2013, 58: 3357-3371

Zhan R B, Jin J S, Liu J B. Investigation on the great Ordovician biodiversification event (GOBE): Review and prospect (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2013, 58: 3357-3371, doi: 10.1360/972013-19

所谓奥陶纪生物大辐射,就是发生在奥陶纪的海洋生物多样性急速增加事件,这次事件构建了古生代演化动物群(Paleozoic Evolutionary Fauna)的基本框架,同时也使以滤食生物和造礁生物为主的古生代演化动物群完成了对以节肢动物为主的寒武纪演化动物群(Cambrian Evolutionary Fauna)的全面替代.大辐射虽主要表现在较低级别的分类阶元上(如目、超科、科、属和种),但使得地球海洋生态系统首次变得高度复杂化.寒武纪时,地球海洋生物主要集中在近岸较浅水区域<sup>[18,19]</sup>,奥陶纪生物大辐射使得当时地球广大陆表海区域从近岸浅水到远岸较深水、从水体表层到不同水体深度以及海洋软底质表面和底质内部全部都被不同生态类型的海洋生物所占领,海洋生命系统呈现出前所未有的纷繁复杂的景象.

虽然已有数 10 年的基础地层古生物研究积累,但是中国学者有针对性的奥陶纪生物大辐射研究还是从介入 IGCP 410 项目开始的,并在其后的两个 IGCP 项目中分别担任联合负责人.先后批准实施的国家科技部两个“973”项目以及国家自然科学基金委员会重大、重点等项目也为奥陶纪生物大辐射研究在中国的开展并取得进展起到了积极的推动作用.从国际范围看,目前对于奥陶纪各主要海洋生物大辐射的具体表现型式已经有了轮廓性的认识,主要海洋生物类群的研究已比较深入(如笔石、三叶虫、腕足动物),但以地层古生物研究为基础的地方和区域性的实例剖析明显偏少.对于大辐射机制的探讨,更是众说纷纭、莫衷一是,除传统的一些认识外,最近几年还提出了一些新的假说(见后文详细论述),但大多存在争议.关于国际间奥陶纪生物大辐射研究,张元动等人<sup>[20]</sup>进行过初步评述,指出了这次重大海洋生物事件的基本特征和需要特别关注的几个关键科学问题.但是,随着学科的发展,目前国内外对于奥陶纪生物大辐射的认识又更进了一步.本文的目的就是对这次大辐射事件本身以及近年的研究概况进行一个简要的回顾,尝试揭示这次重大海洋生物事件的实质和科学意义,并讨论今后奥陶纪生物大辐射研究的深化方向.

## 1 大辐射的背景

地球生态系统进入显生宙的标志性事件,就是发生在前寒武纪和古生代之交的寒武纪生命大爆发,包括序幕、序幕和主幕.寒武纪大爆发构建了寒武纪

演化动物群的基本框架,更构建了地球生命之树的主干及格架,但是寒武纪大爆发形成的“生命之树”枝不繁、叶不茂.经过寒武纪数千万年的漫长演化,有不少门一级的海洋生物类群走向灭绝(包括曾经盛极一时的海洋“巨无霸”奇虾等捕食动物的消亡),但也有不少在寒武纪演化动物群中并不占主导地位的生物类群(如腕足动物、笔石、棘皮动物、苔藓动物等等)得以延续并在持续进行演化积累,形成了奥陶纪生物大辐射的生物学内在动力.

当然,奥陶纪生物大辐射的发生还存在一系列的外在动力.关于这方面的认识,虽有多种观点(见后文详细讨论),但也存在一些共识.从奥陶纪开始,全球及区域地质构造运动加剧导致冈瓦纳超级大陆逐渐解体,那些曾经的边缘冈瓦纳地体,如华南、掸泰、阿根廷、南欧、伊朗等多个地体,纷纷飘离冈瓦纳向中低纬度运移,形成了天然的地理隔离,为成种作用的加速进行提供了推进剂.开始于寒武纪后期并在奥陶纪进一步发展的海洋“底质革命”,以及广泛发育的陆表海区域在奥陶纪早、中期达到了显生宙以来的最大规模<sup>[21]</sup>,这些都为大量滤食生物的发展提供了场所(图1).全球气候也在奥陶纪早、中期达到了适宜底栖生物大量繁盛的状态.因此,奥陶纪生物大辐射的发生,同时具有生物宏演化规律和适宜的环境背景这两个方面的条件,缺一不可.

## 2 大辐射的进程

奥陶纪生物多样性事件(the great ordovician biodiversity event, GOBE)持续了数千万年,贯穿几乎整个奥陶纪,期间有多次(多数生物类群为 3 次)多样性变化的峰值,即辐射的高潮.

### 2.1 多样性变化

大辐射指的是生物多样性的快速增加,涉及 3 个方面,代表了 3 个层次,分别是分类单元多样性( $\alpha$ -diversity)、群落生态多样性( $\beta$ -diversity)和生物地理多样性( $\gamma$ -diversity)<sup>[23,24]</sup>.大辐射首先表现为分类单元数量的急速增加,这也是人们识别大辐射最直观的证据.分类单元增加了,就必然伴随着生态空间的扩张,生物的群落结构就会出现多样化、复杂化,就会出现占据不同生态空间(底域)的各具特色的群落和群集.而从更广的范围看,各个地方性的、区域性的特色增加了,生物地理分区性就随之增强.奥陶纪生

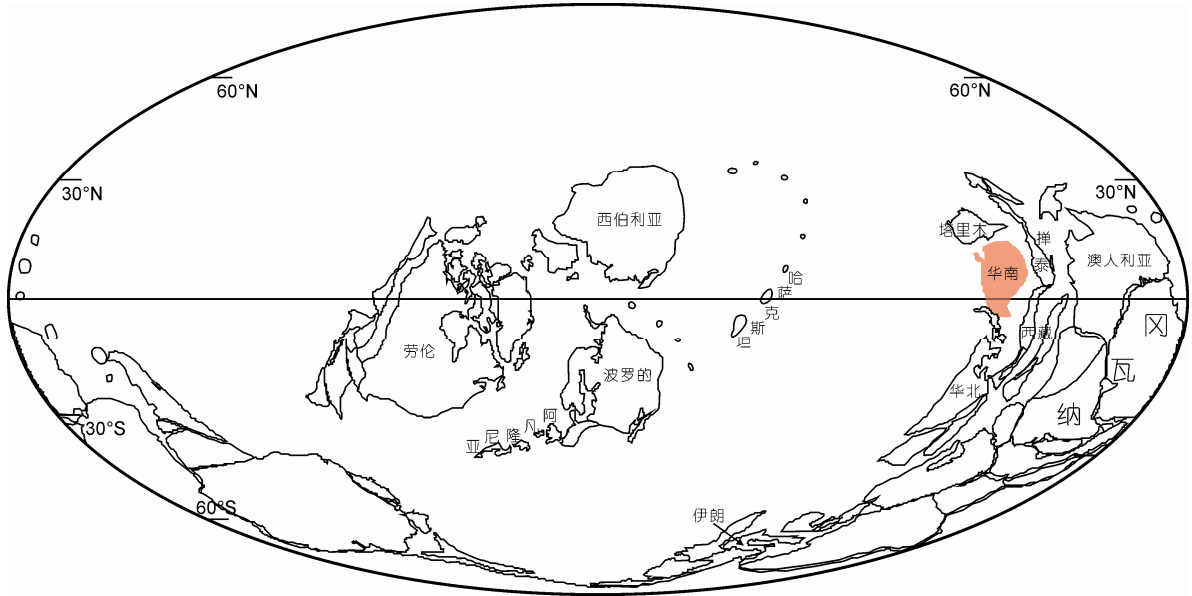


图1 奥陶纪早、中期全球古地理再造图

据布科等人<sup>[22]</sup>修改

物大辐射的每一次高潮都与生物地理分区性明显增强相伴，都由新的群落类型出现特别是地方性或区域性强的群落甚至动物群的繁盛来体现，都伴有分类单元数量的大量且快速增加。

以华南奥陶纪腕足动物的辐射演化为例，分类单元多样性变化的首次峰值出现在早奥陶世弗洛早中期(early-middle Floian)的 *Didymograptellus eobifidus* 笔石带<sup>[25]</sup>(图2)，主要是正形贝类、五房贝类等类群在华南上扬子区的大量出现。群落古生态的分析显示，这次峰值实质上是由区域性很强的中华正形贝动物群(*Sinorthis* Fauna)在华南上扬子台地正常浅海地区的兴起和极度繁盛所体现出来的<sup>[27]</sup>。就在分类单元出现峰值的时候，扬子台地更近岸浅水和更远岸较深水区域并没有同期兴盛，而是在辐射高潮之后，从辐射中心地区(扬子台地正常浅海地区)逐步拓展，到两个笔石带之后的 *Expansograptus hirundo* 带才达到最广阔的生态分布范围，即群落生态多样性的演变要明显滞后于分类单元多样性的演变。类似的现象，在美国大盆地地区的奥陶纪辐射演化过程中同样存在<sup>[7,8]</sup>。

华南奥陶纪腕足动物大辐射的第二次高潮出现在中奥陶世达瑞威尔(Darriwilian)中后期，表现为华美正形贝动物群(*Saucrorthis* Fauna)在华南上扬子区正常浅海地区的极度繁盛<sup>[28]</sup>；第三次高潮是在晚奥

陶世凯迪(Katian)中晚期，由阿尔泰窗贝动物群(*Altaethyrella* Fauna)在狭窄的浙赣台地上大量繁盛表现出来<sup>[29]</sup>(图2)。这两个动物群都是区域性很强的底栖壳相动物群，而这两次高潮出现的时间也都是全球生物地理分区大幅度增强的时期<sup>[30-33]</sup>。

## 2.2 幕式发展

全球资料分析显示<sup>[34-36]</sup>，无论是单一门类，还是多门类资料汇总，奥陶纪生物大辐射所表现出来的分类单元多样性变化常具有3次、甚至多次峰值，且呈递进式增加，表现为明显的幕式特征。各主要海洋生物类群多样性峰值出现的时间各不相同，但多门类汇总资料显示的峰值分别出现在中奥陶世达瑞威尔早期、晚奥陶世桑比晚期(late Sandbian)及凯迪晚期<sup>[34]</sup>。无论单一门类还是综合信息均显示，这3次峰值的规模有逐渐递增的趋势，而奥陶纪末大灭绝前出现的多样性峰值把奥陶纪生物大辐射推向最高潮：以腕足动物、苔藓动物等滤食生物为主的古生代演化动物群，实现了对寒武纪海洋演化动物群的全面替代，古生代演化动物群的整体框架得以建成。这一次高潮，在全球具有比较一致的响应：不同生物类群基本一致、不同块体也较一致，是整个奥陶纪生物大辐射的主幕。

华南奥陶纪腕足动物大辐射也表现为3次峰值，

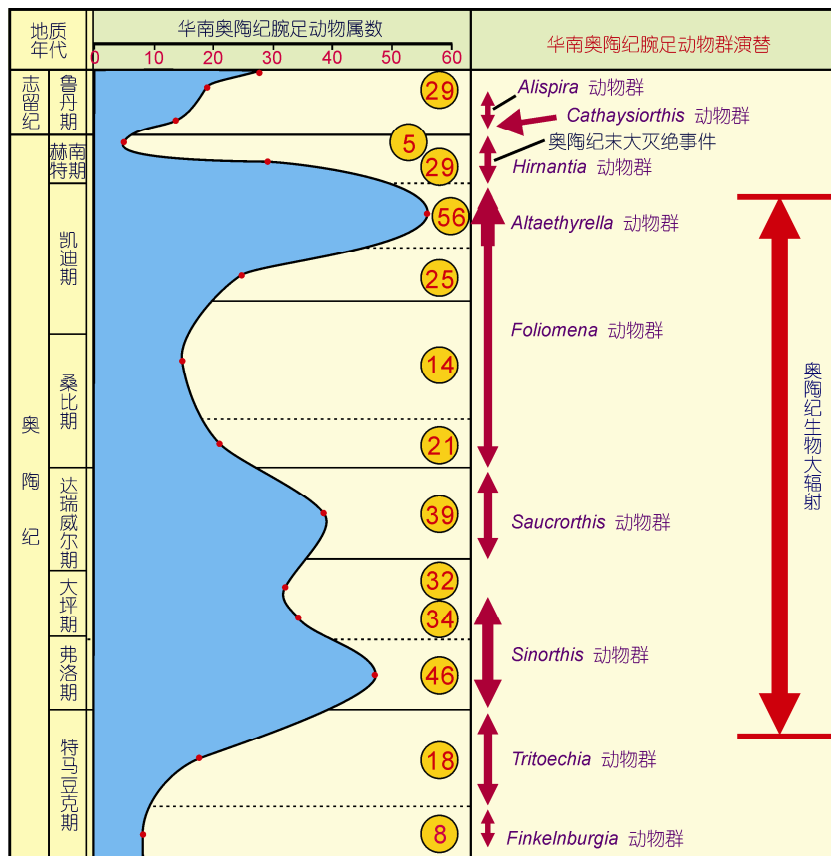


图2 华南奥陶纪腕足动物的辐射演化与动物群演替  
据文献[26]修改

但首次峰值出现的时间比全球趋势早了4~5个笔石带的时限(大致相当于8百万年,张元动,个人交流,2003~2012,多次),在早奥陶世弗洛早期.第二次峰值出现在中奥陶世达瑞威尔中、后期(全球综合趋势的首次峰值在达瑞威尔早、中期),具体层位是华南广泛发育和分布的十字铺组及其同期地层,由于系统古生物学和生物地层学研究仍在继续,对于这次辐射高潮的认识目前还没有达到分笔石带的精度.第三次峰值出现在晚奥陶世凯迪晚期,具体发生在中国东部、当时的华夏古陆边缘的浙赣台地和浙西斜坡上,而同期的扬子块体广大地区正处于一种半封闭的海湾状态,底域严重缺氧,发育五峰组笔石页岩.这次峰值不仅与全球同步,而且规模也远大于发生在上扬子区的第一次和第二次辐射高潮<sup>[29]</sup>,成为华南奥陶纪腕足动物大辐射的主幕.

最新研究表明,发生在上扬子区的华南奥陶纪腕足动物辐射演化的第一次高潮也表现为幕式特征(图3).辐射(多样性峰值)首先起始于位于江南斜坡

上部的黔东南三都地区,时间是早奥陶世弗洛最早期的 *Tetragraptus approximatus* 笔石带,但是规模较小,表现为一批正形贝类、舌形贝类、五房贝类分子在华南的最早出现,但个体普遍很小,反映是一套较深水的底栖动物群<sup>[37]</sup>.之后,这些新类型在向上扬子台地拓展生态空间的过程中获得了巨大发展,在台地中心地区多个地点分别形成了许多独具特色的底栖生态群落或群集(都是中华正形贝动物群的组成分子<sup>[27]</sup>),并在2~3个笔石带之后的 *Didymograptellus eobifidus* 带和 *Corymbograptus deflexus* 带多个地点达到多样性峰值<sup>[39]</sup>,且规模远超斜坡上部,而此时,江南斜坡上部由于受底域环境的控制已几乎没有腕足动物及其他海洋生物生存和发育<sup>[40]</sup>.台地中心地区的高潮刚过,部分群落和群集的生态空间进一步拓展到上扬子台地更加近岸的地区(如四川南部长宁县双河一带),加上另有一些具有特殊演化新质的类群(如扭月贝超科的早期代表)在华南较浅水底域兴起,使得近岸地点出现了首次多样性峰值(辐射高潮),但

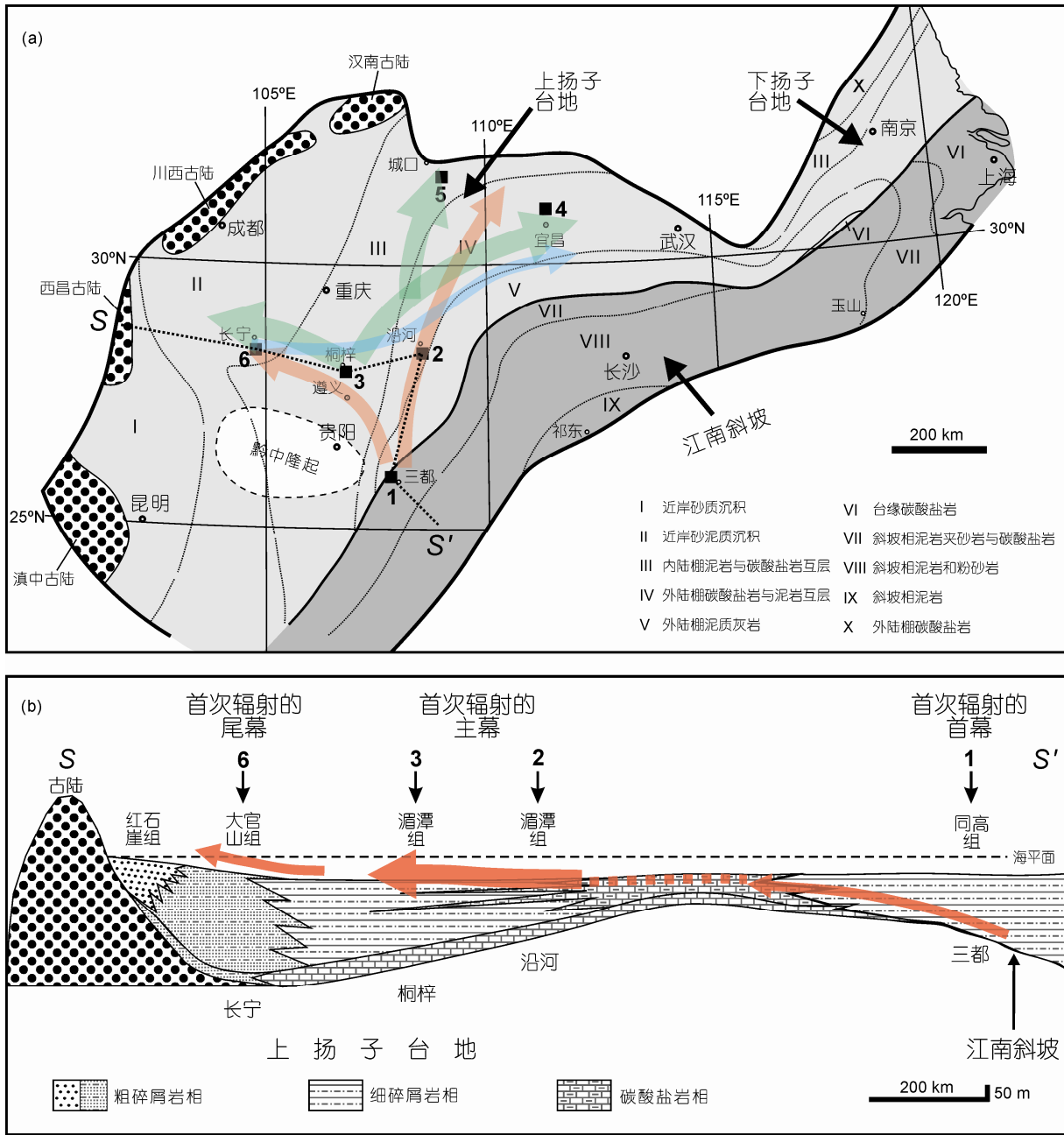


图3 早、中奥陶世华南板块的古地理复原及腕足动物辐射演化-扩散示意图(底图据文献[37,38])

(a) 显示上扬子台地和江南斜坡上部地貌特征及3种不同的腕足动物起源、扩散路径。(b)为(a)中S-S'的纵切面图,显示华南奥陶纪腕足动物辐射第一次高潮的幕式特征:从江南斜坡上部开始(*Tetragraptus approximatus* 笔石带,早奥陶世弗洛最早期),在上扬子台地中心区域达到鼎盛(*Didymograptellus eobifidus* 笔石带-*Corymbograptus deflexus* 笔石带,弗洛早期),最后在近岸地点结束(*Expansograptus hirundo* 笔石带,中奥陶世大坪早期)

其规模远不及台地中心的,大致与斜坡上部的相当。因此,华南奥陶纪腕足动物辐射演化的第一次高潮可以区分为首幕、主幕和尾幕。特别值得一提的是,发生在相对近岸较浅水地区的尾幕并不意味着事件

的结束,而是腕足动物宏演化一个新纪元的开始。因为,在尾幕中起源的多个扭月贝超科的代表,不仅是该大类在华南的最早代表,而且是全球最早的代表。它们很快扩散至扬子台地广大地区乃至全球多个板



块和地体,成为华南奥陶纪腕足动物辐射演化第二次和第三次高潮的重要贡献者,也是全球奥陶纪腕足动物辐射演化多次高潮的主要组分。

### 2.3 差异性

奥陶纪生物大辐射的差异性无处不在,是其基本特征之一,这一点已在国际同行间达成共识<sup>[13,41,42]</sup>,归纳起来,主要存在于这样几个方面:同一块体不同生物类群之间的差异;同一类群不同块体间的差异;同一类群、同一块体不同古地理位置之间的差异。

由于国际间就奥陶纪生物大辐射所进行的实例研究偏少,关于同一块体不同生物类群在奥陶纪大辐射过程中的差异表现,目前只有华南有过比较明确的论述(如文献[20,42,43])。前已述及,华南上扬子区奥陶纪腕足动物辐射演化的首次高潮(主幕)出现在早奥陶世弗洛早期(*Didymograptellus eobifidus* 带和 *Corymbograptus deflexus* 带)。而营漂浮生活的笔石动物在上扬子台地虽很少达到与壳相动物类似的丰富程度,但在早奥陶世也有过一次小规模的多样性峰值,出现在弗洛早期的 *Acrograptus filiformis* 带晚期和 *D. eobifidus* 带<sup>[44]</sup>。笔石动物在江南斜坡上的发育远比台地上丰富,总体而言,多样性的首次峰值出现在中奥陶世达瑞威尔早期的 *Undulograptus austrodentatus* 带<sup>[45,46]</sup>。营底栖游移或游泳生活的节肢动物三叶虫从奥陶纪之初就开始了 *Whiterock* 动物群(古生代演化动物群的代表)对 *Ibex* 动物群(寒武纪演化动物群的代表)的逐步替代<sup>[47,48]</sup>。*Ibex* 动物群在奥陶纪之初的锐减使整个奥陶纪三叶虫动物群的多样性出现过短暂的显著下降。随着 *Whiterock* 动物群的逐渐兴起,三叶虫动物群的多样性逐步回升,到晚奥陶世初的桑比早期出现第一次多样性峰值(辐射高潮)。但是,两大三叶虫动物群之间的演替到晚奥陶世凯迪末期才全面完成<sup>[48]</sup>。奥陶纪海洋中的大型捕食者-软体动物头足类(主要是鸚鵡螺类)游行于奥陶纪陆表海的各个水层,在奥陶纪的宏演化进程中表现出3次明显的多样性峰值:早奥陶世弗洛早期、中奥陶世达瑞威尔末期和晚奥陶世桑比中后期<sup>[49]</sup>,后两次峰值都明显高于其前一次峰值,整个辐射演化呈现清晰的幕式特征,到晚奥陶世达到大辐射的最高潮,前两次高潮出现的时间与其他主要生物类群(如笔石和腕足动物)的相差不显,但辐射的最高潮与三叶虫在华南乃至全球的辐射高潮一致。以内栖生

活为主的软体动物双壳类在华南扬子区奥陶纪的海洋中总体偏少,常为各海域动物群的次要组分(这与它是整个古生代演化动物群次要类群是一致的),但在局部也有可能出现短暂的繁盛。首次小规模多样性峰值(辐射小高潮)出现在中奥陶世达瑞威尔早期,比全球总体趋势晚了5个笔石带的时限,比华南腕足动物辐射演化的首次高潮晚了4个笔石带的时限<sup>[50]</sup>。营漂浮生活的微体浮游植物疑源类在华南奥陶纪生物大辐射过程中也有显著表现,其多样性的首次峰值出现在早、中奥陶世之交的 *Azygograptus suecicus* 笔石带(比同地区的底栖腕足动物晚了近3个笔石带的时限),与疑源类的全球总体趋势大致相似<sup>[51-53]</sup>。这些不同生态类型的海洋生物,同在华南扬子区,却表现出了迥异的辐射演化型式。关于奥陶纪生物大辐射期间差异演化的主要原因,国内学者探讨得较少,国际同行则有过一些讨论,目前大多认为差异性主要是受生物自身演化潜质和宏演化规律控制的(如文献[36,54-59]),但也有认为是生物自身规律和生活环境协同演变的结果(如文献[3-12]等)。

同一类群不同块体之间的差异,虽已是共识,但实际论述的很少,原因就是针对某一特定块体所进行的实例研究不多,国际同行大多进行的是利用全球或区域发表资料研究辐射演化的总体趋势和型式。就底栖腕足动物而言,阿根廷前科迪勒拉(Precordillera)地体上的多样性首次峰值出现在中奥陶世大坪早期(early Dapingian)<sup>[60-62]</sup>,比华南晚了约3个笔石带的时限;而捷克波希米亚地区(欧洲南部)的首次峰值出现在中奥陶世达瑞威尔期<sup>[63]</sup>,比华南晚至少5个笔石带的时限。显然,这些地区的辐射高潮都有各自的特色,但也不乏来自华南的迁入分子在其中发挥了重要作用,如阿根廷的 *Martellia* 和 *Yangtzeella*, 波希米亚的 *Nocturnellia* 和 *Euorthisina* 等。迄今所知,有10余个在中、晚奥陶世全球腕足动物辐射演化中发挥重要作用的属都最早出现在华南早奥陶世,如 *Calyptolepta*, *Drabovinella*, *Euorthisina*, *Glyptomena*, *Leptella*, *Martellia*, *Nereidella*, *Nocturnellia*, *Protoskenidioides*, *Saucrorthis*, *Schedophyla*, *Sinorthis*, *Yangtzeella*, 这其中,多数都是具有重要古生物地理意义的区域性分子。因此,华南很有可能是奥陶纪腕足动物大辐射的发源地之一<sup>[39]</sup>。

同一类群、同一块体不同古地理位置之间的差异,进行这方面的探索与分析,需要以高精度的生物地层框架为基础,在多条剖面上开展实例分析,而且还

必须要以精深的系统古生物学(分类学)研究为前提。华南的实例研究显示,奥陶纪腕足动物的辐射演化在上扬子台地近岸地区、中心区域以及江南斜坡上部存在差异(首次峰值出现时间的差异前已述及)。大辐射首次高潮发生的过程中(从序幕经主幕至尾幕持续了5个笔石带的时限)共有数10个腕足类属在华南首次出现,这其中,有些首次出现在江南斜坡上部、有些首次出现在上扬子区中心区域、更有些首先出现在上扬子区近岸浅水地区(图3(a))。这些错综复杂的现象有力证明了奥陶纪生物大辐射是一个非常复杂的过程。笔石动物的研究,综合了华南从珠江盆地经江南斜坡到扬子台地数10条剖面的资料,发现华南奥陶纪笔石动物的辐射演化表现为舌笔石动物群、鄂西笔石动物群和双笔石动物群之间的演替,三者存在特定的系统发育关系,且从江南斜坡较深水区域起源(舌笔石动物群),逐渐向较浅水的广泛分布于扬子台地乃至整个华南和全球的双笔石动物群演变<sup>[64]</sup>。从多样性变化看,江南斜坡上的笔石动物宏演化到中奥陶世后期的达瑞威尔期才全面达到第一次峰值(辐射高潮),而扬子台地上的笔石动物在早奥陶世弗洛早期就出现了首次多样性峰值<sup>[45]</sup>。最近, Feng 等人<sup>[65]</sup>对位于江南斜坡上部的湖南益阳早奥陶世笔石进行了研究,发现其多样性演变在属一级的首次峰值出现在弗洛早期,而种的多样性峰值出现在弗洛晚期,比澳亚(Australasia)、波罗的(Baltica)和阿凡隆尼亚(Avalonia)等块体上笔石动物的宏演化进程稍晚一些,后三者的笔石动物辐射演化,都是在早奥陶世弗洛中期出现第一次高潮的<sup>[58]</sup>。华南奥陶纪节肢动物三叶虫的辐射演化也首先发生在广大的扬子台地近岸较浅水区域和上扬子台地中心的正常浅海区域,直到晚奥陶世桑比早期,在远岸较深水区域Whiterock动物群的大量兴起,才导致三叶虫辐射演化首次高潮的出现<sup>[48,66]</sup>。

### 3 大辐射的机制

与海洋生物大规模集群灭绝不同,奥陶纪生物大辐射的发生不存在任何地球环境的重大灾变作为背景(即并不伴有环境的突然和快速变化),这是目前学界已经达成的共识。大辐射的表现型式,在不同生物类群之间、不同板块之间、同一板块不同古地理位置之间都有显著的差异,这些都说明这次海洋生物的辐射演化同时受制于多种因素,既有生物自身演

化规律(内因),也有区域构造运动以及全球性的气候和海洋水化学性质变化等因素(外因)。与认识大辐射的实质类似,研究大辐射的机制(诱因及控制因素)也是一个相当复杂的课题,需要从内因和外因两个角度进行分析和判断,需要结合古生物学、地层学、沉积学、构造地质学、地球化学等等学科进行交叉与综合。

不少学者认为生物自身演化(即“内因”)是大辐射的主导性控制因素(如文献[1,67,68])。内因是指可以影响到生物个体和其他分类单元繁殖或灭绝的生物学特征<sup>[69]</sup>,如扩散能力、生活方式、对于环境变化的忍受能力、新型组织、器官的出现、甚至基因突变等。Sepkoski 和 Sheehan<sup>[70]</sup>认为显生宙各演化动物群宏演化动力学的内在一致性指示古生代演化动物群的兴起是受生物内因控制的,而且没有发现大辐射事件与环境变化事件存在直接的关联。另有学者(如文献[56,68])从海洋动物的成种速率和灭绝速率推断生物内因的控制作用。Cope 和 Babin<sup>[55]</sup>认为滤食性鳃的演化使早奥陶世双壳类可以更适应营养物质增多的环境,从而形成辐射。Paris 等人<sup>[71]</sup>推测奥陶纪几丁虫的染色体易变性可能是造成其辐射的主要控因。然而,这些结论往往基于各种假设,缺乏直接的证据。

有关奥陶纪生物大辐射诱因的讨论涉及到该事件与寒武纪生命大爆发事件之间的联系。早在20世纪70年代,Valentine<sup>[72]</sup>将两者视为一次长期的生物演化事件;而之后的研究多将大辐射事件视为寒武纪生命爆发事件的必然结果或者是同一事件的不同阶段(如文献[1,17,73,74]),由此推断从寒武纪或更早即开始了由生物内因或环境因素导致的奥陶纪生物大辐射。然而,Webby<sup>[75]</sup>认为奥陶纪生物大辐射有可能受控于特定的物理或生物因素。在早寒武世(相当于“幸运统”和“第二统”)末期的生物灭绝事件之后,三叶虫和其他寒武纪演化动物群的分子在中、晚寒武世(分别对应于“第三统”和“芙蓉统”)可能经历了一系列动物群的更替<sup>[76]</sup>,海洋后生动物的多样性一直维持在一个较低的水平<sup>[77]</sup>。该时期全球三叶虫属级多样性发生了小幅度增长,而其他门类的多样性则普遍处于衰退和低谷之中<sup>[78]</sup>。此时的微生物岩却达到了全球广布<sup>[79]</sup>,管状岩的发育在晚寒武世出现明显的低谷期<sup>[80]</sup>,海洋沉积物特征与奥陶纪生物大辐射期间及之后的相比也有较大的差异。这些变化与中、晚寒武世的高洋壳新生率、高大气二氧化碳分压和高海平面等特殊环境背景有关(图4),体现了寒武纪生

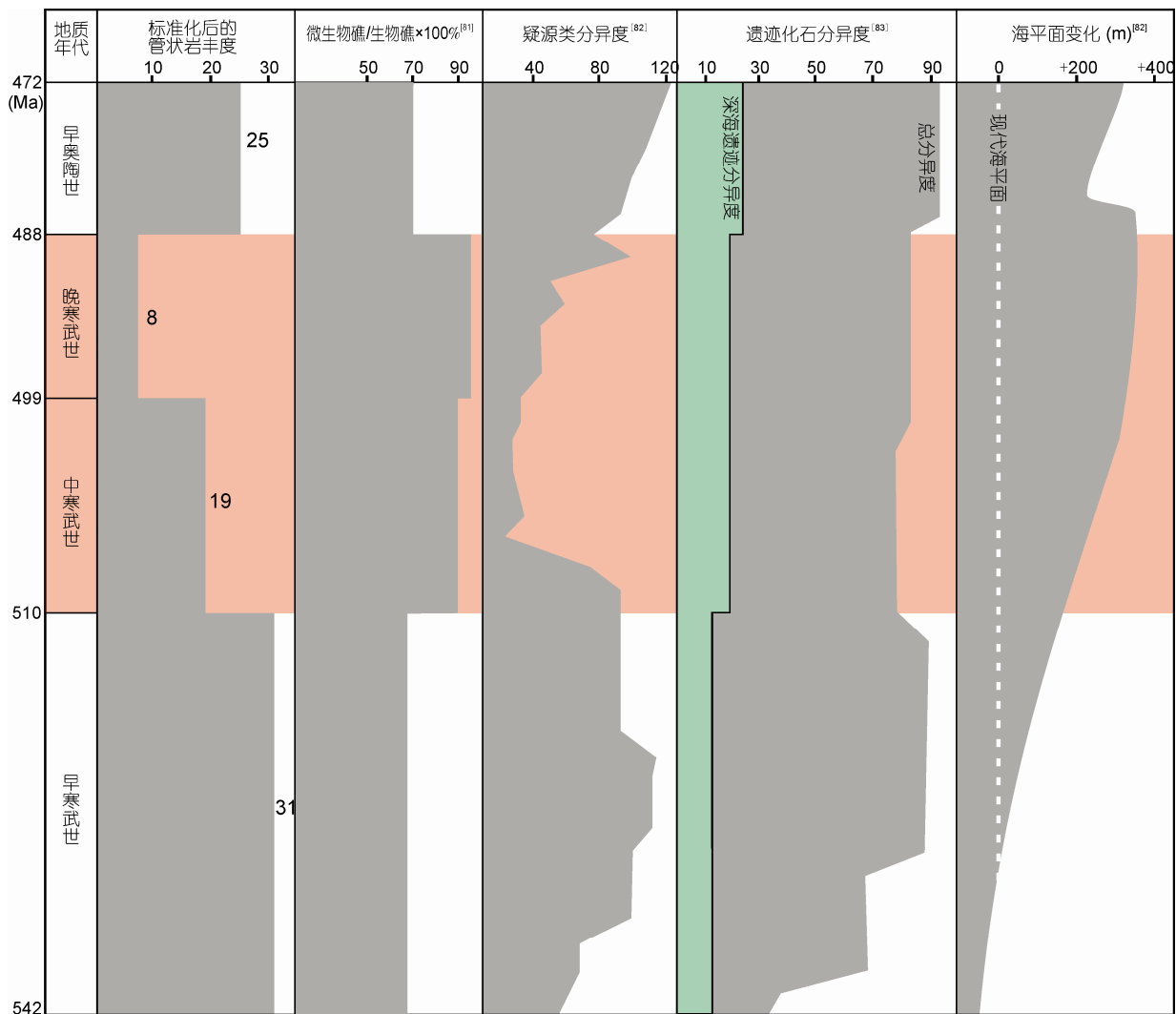


图4 寒武纪和早奥陶世期间管状岩和微生物岩丰度<sup>[81]</sup>、疑源类<sup>[82]</sup>和遗迹化石<sup>[83]</sup>多样性及海平面变化曲线以及它们之间的对应关系  
绝对年龄值据文献<sup>[75]</sup>

命大爆发和奥陶纪生物大辐射之间的非连续性。

大辐射所表现出来的穿时性和选择性(即差异性)说明外部因素对奥陶纪生物大辐射事件具有重要影响。近年来,许多学者从不同角度对奥陶纪生物大辐射事件的非生物控制因素和环境背景进行了激烈的讨论,取得了较大的进展,认识在不断深化。目前有几种比较流行的观点。

(1) 奥陶纪开始,板块活动加剧,超级大陆(如冈瓦纳大陆)解体导致越来越多的岛屿或边缘地体出现并逐渐飘离超级大陆向中低纬度运移,为边域成种或隔离成种创造了条件(如文献<sup>[21]</sup>)。

(2) 奥陶纪期间全球海平面是显生宙以来最高的时期之一(总体而言,比现在要高出 100~150 m)<sup>[84,85]</sup>,并发生过多(目前公认的主要有 3 次)全球大规模的海平面上升,导致全球陆表海广泛分布,海洋生态领域扩大和浅水台地水体氧气含量提高,从而造成了古生代演化动物群的快速辐射<sup>[13,21]</sup>。例如,奥陶纪海绵动物的辐射明显受到全球海平面变化的影响,其分异度峰值与高海平面相对应<sup>[86]</sup>。其他类群,如三叶虫<sup>[48]</sup>、笔石<sup>[87]</sup>、牙形类<sup>[88]</sup>、疑源类<sup>[53]</sup>等的辐射都与海平面上升相一致。

(3) 全球及区域性造山运动加剧,造成海底底质



的变化,海洋底质革命进一步深化<sup>[4,89]</sup>,从而影响着不同门类的辐射:如软体动物双壳类的辐射可能与陆源碎屑型底质的大量出现有关<sup>[55]</sup>;腹足类的分异可能与低纬度地区碳酸盐岩台地的大量出现有关<sup>[90]</sup>.与此同时,风化剥蚀加剧导致近岸较浅水地区海洋营养物质来源增加<sup>[4,5]</sup>,从而有利于浮游生物和底栖悬浮摄食生物的快速分异<sup>[91]</sup>.然而,Connolly 和 Miller<sup>[92]</sup>的进一步研究表明因造山运动导致的初级生产力效应与大辐射的关联并不明显.

(4) 全球气候逐渐变凉,到早奥陶世晚期广大大陆表海的海水温度越来越适宜海洋生物生活、繁衍直至繁盛<sup>[93]</sup>.最近生物骨骼化石氧同位素研究表明,在寒武纪晚期和奥陶纪最早期全球热带表层海水的平均气温远高于现代<sup>[93,94]</sup>,不适宜大多数海洋生物的生存,抑制其成种速率,也造成全球生物地理分区的减弱.这也被解释为曾盛极一时的以三叶虫为主的寒武纪演化动物群遭受灭绝的原因之一.扬子台地下奥陶统鲕粒沉积的消失和生物介壳沉积的大量涌现佐证了气候变凉与生物辐射之间的关联性<sup>[95]</sup>.

(5) 天外物质(如彗星)对地球撞击的频度与烈度增强,导致地球上正常浅海地区生物多样性大幅度增加.这一推断是基于中国宜昌地区和瑞典南部数条下、中奥陶统剖面中生物多样性与地层中球粒陨石数量的一致性变化<sup>[96]</sup>.但是,该机制的问题在于撞击事件与大辐射事件发生时间存在不一致<sup>[97]</sup>,而且两者之间究竟存在怎样的协同关系尚不明了.

(6) 海洋初级生产力与有机碳埋藏作用对奥陶纪全球碳循环产生重要影响,进而影响生物辐射事件.扬子区下奥陶统弗洛阶出现有机碳同位素 8‰ 的正漂移与腕足类、笔石和疑源类多样性的第一次峰值大致对应.与之同时,海水无机碳同位素也存在相似的波动<sup>[64,98,99]</sup>,指示当时全球碳埋藏作用增强和由此导致的大气 CO<sub>2</sub> 浓度降低与奥陶纪大辐射可能存在关联性,但是,大气 CO<sub>2</sub> 浓度以及碳循环具体怎样影响海洋生物的辐射需要更加深入的实例研究加以剖析.

以上这些假说全部都是针对无机环境的(外因),之所以出现这么多不同的观点并都在一定范围内得到响应,说明奥陶纪生物大辐射的环境背景比我们想象的要复杂.或许,这些假说都有它正确的一面但也都不够全面,它们可能揭示了一个完整故事的某一个侧面,甚至只是一个侧面的某一个环节,需要我们对它们进行客观的分析,科学地加以综合,这些都必须建

立在系统而全面的实例研究的基础上.特别是,环境背景变化对于生物多样性的影响多数情况下是通过改变生态群落结构和功能发挥作用.只有深入分析生物自身因素(宏演化规律)与环境因素的相互作用,才能更好地理解它们对大辐射形成及其进程的控制作用.

20 世纪 80 年代以来,越来越多的学者认识到地球无机系统与生物辐射之间存在的正反馈关系对于解释奥陶纪生物辐射的原因和过程极为重要,并开展了相应的研究(如文献[3,15,16,100~104]).有关奥陶纪生物大辐射事件对地球无机系统方面影响的研究首先在北美展开.已有研究表明,早奥陶世微生物岩的衰退是与海洋底栖动物群落的繁盛相关联的<sup>[105~107]</sup>.Sepkoski<sup>[100]</sup>认为北美地区竹叶状灰岩沉积从中奥陶世开始大量减少可能与生物扰动作用加强有关;Li 和 Droser<sup>[102,103]</sup>以及 Pruss 等人<sup>[108]</sup>发现中奥陶世介壳层类型和生屑种类与早奥陶世的不同,受到生物大辐射的影响非常明显.近年来,华南和华北奥陶系的实例研究证实,生物的辐射演化一方面受控于生物生存的环境背景,同时辐射了的海洋生物还会对其生态环境产生强烈的改造作用<sup>[109,110]</sup>.(1) 通过对华南早奥陶世生物礁的研究发现,钙质微生物在该时期生物礁的形成过程中起着主导作用<sup>[111,112]</sup>;而大辐射使潮下带微生物沉积快速减少,后生动物逐渐取代了微生物成为主要造礁生物;同时扬子区下奥陶统特马豆克阶发生的从微生物造礁向后生动物造礁转变,由此形成的新生态域对奥陶纪生物大辐射起到了重要的促进作用<sup>[113,114]</sup>.(2) 通过介壳层研究发现,扬子区早奥陶世特马豆克晚期生物介壳层的生屑构成从以三叶虫和/或棘皮类为优势类型演变为以腕足类为主,指示以腕足动物为代表的古生代演化动物群可能在浅海底栖群落中首先取得数量上的优势,之后才开始多样性的快速增加<sup>[115]</sup>.(3) 通过特征生物-沉积组构(如沉积层厚、生物扰动指数、微生物沉积类型、扁平砾屑灰岩丰度等)分析发现,华北和扬子区早、中奥陶世沉积类型发生了不可逆的变化,这种沉积组构变化明显与海洋底栖生物多样性的增加有关,反映了生物大辐射事件对地球无机系统产生了重要的影响<sup>[109,110]</sup>(图 5).这种与生物辐射演化紧密相关的特征沉积组构的变化已经被证实是一种普遍现象<sup>[100,102,103,108,110]</sup>,对于深入探讨生物与环境的协同演变具有重要的指示意义.

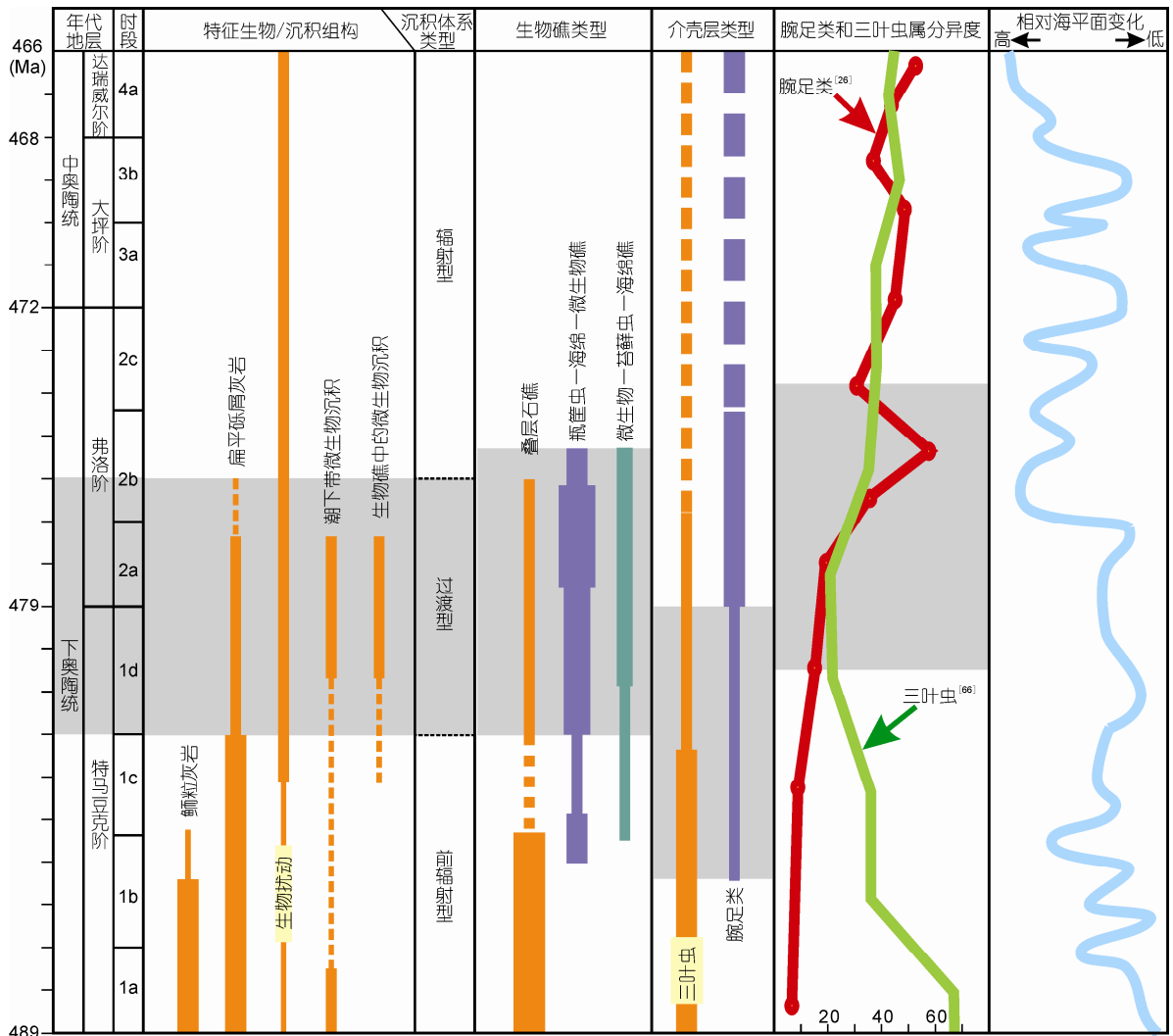


图5 华南奥陶纪特征生物/沉积组构丰度、沉积体系类型、生物礁类型和介壳层类型演替规律及其与化石分异度、海平面变化之间的对应关系  
绝对年龄和时段的划分据文献[75]

#### 4 大辐射研究的挑战与展望

经过数 10 年的基础地层古生物研究积累以及近 15 年的国际间多个重大项目的连续实施和与此相关的越来越频繁的国际学术交流与合作，目前，奥陶纪生物大辐射的研究已经进入新的阶段，正在向更深层次拓展和深化。但是，从国际同行的关注点来看，又有走向另一个误区的可能，即多数学者把重点转向研究奥陶纪生物大辐射的诱发及控制因素，而少有学者专注与认识大辐射实质有关的系统古生物学和生物地层学研究。诚然，奥陶纪大辐射的机制问题是研究该重大海洋生物事件的重要内容，但是，到目

前为止，奥陶纪期间高精度的生物多样性演变的研究还远没有结束，大辐射的真实过程还没能被清晰地全面地揭示出来，还需要进行更多的区域性的实例研究，以及这些大区域间的对比研究。以华南为例，上述部分创新性认识主要是基于我们对上扬子台地中部地区的精深系统古生物学和高精度生物地层学研究得出的，还亟需扩大研究范围，进行多学科、多门类合作以更加全面地揭示华南奥陶纪生物大辐射的真实过程。因此，深化奥陶纪生物大辐射研究，我们一方面要把实例研究的范围扩大到扬子台地更加近岸和远岸的地区、江南斜坡甚至是珠江盆地，另一

方面还要深入研究奥陶纪期间各主要海洋生物门类(包括主要海洋生物类群如腕足类、三叶虫和笔石,还要关注那些所谓的“次要类群”,如软体动物、棘皮动物、苔藓动物、微体动植物等)的高精度的多样性演变过程,并结合沉积学、地球化学以及构造地质学等的综合分析,高精度地揭示多样性演变与环境背景之间的协同关系。关于奥陶纪大辐射的控制因素,目前国际间比较一致的认识是,这是一次同时受生物演变规律(内因)和全球及区域环境背景(外因)影响的宏演化大事件,但是,内因和外因,哪种因素占据

主导则很难一概而论。关于外因,假说众多,但没有一个能够被大多数国际同行所接受。研究仍在继续并不断引向深入。我们认为,研究奥陶纪大辐射的内因和外因将会是一个漫长而复杂的过程,必须要对有条件的板块或地体,甚至是区域开展以精深系统古生物学和高精度生物地层学为基础的实例研究,借助多门类、多学科的交叉与综合,方有可能形成新的突破。在这方面,华南具有独特的优势(台-坡-盆古地理优势和独特的地层古生物资料优势),初步研究成果已经引起国际同行的兴趣,值得关注。

**致谢** 中国科学院南京地质古生物研究所的戎嘉余院士、陈旭院士、周志毅、王恽、张元动、樊隽轩、袁文伟、燕夔、黄冰、吴荣昌等与作者同属一个研究团队,在华南进行奥陶纪生物大辐射实例研究的10余年间给予作者大量无私的帮助。谨此,作者致以诚挚的谢意! 论文是IGCP 591项目(Early-Middle Paleozoic Revolution)的阶段成果。

## 参考文献

- 1 Sepkoski J J Jr. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria. *Paleobiology*, 1979, 5: 222–251
- 2 Sepkoski J J Jr. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology*, 1981, 7: 36–53
- 3 Droser M L, Bottjer D J. Ordovician increase in extent and depth of bioturbation: Implications for understanding early Paleozoic ecospace utilization. *Geology*, 1989, 17: 850–852
- 4 Miller A I, Mao S G. Association of orogenic activity with the Ordovician radiation of marine life. *Geology*, 1995, 23: 305–308
- 5 Miller A I, Mao S G. Scales of diversification and the Ordovician radiation. In: McKinney M L, Drake J A, eds. *Biodiversity Dynamics—Turnovers of Populations, Taxa and Communities*. New York: Columbia University Press, 1998. 288–310
- 6 Miller A I, Foote M. Calibrating the Ordovician radiation of marine life: Implications for Phanerozoic diversity trends. *Paleobiology*, 1996, 22: 304–309
- 7 Droser M L, Sheehan P M. Paleoeological significance of the Ordovician radiation and end Ordovician extinction: Evidence from the Great Basin. In: Cooper J D, ed. *Ordovician of the Great Basin*. Fullerton California: Pacific Section SEPM, 1995. 64–106
- 8 Droser M L, Sheehan P M. Palaeoecology of the Ordovician radiation: Resolution of large-scale patterns with individual clade histories, palaeogeography and environments. *Geobios*, 1997, 20(Suppl 1): 221–229
- 9 Miller A I. Comparative diversification dynamics among palaeocontinents during the Ordovician radiation. *Geobios*, 1997, 20: 397–406
- 10 Miller A I. Dissecting global diversity patterns: Examples from the Ordovician radiation. *Annu Rev Ecol Syst*, 1997, 28: 85–104
- 11 Miller A I. A new look at age and area: The geographic and environmental expansion of genera during the Ordovician radiation. *Paleobiology*, 1997, 23: 410–419
- 12 Miller A I, Holland S M, Droser M L, et al. Dynamics of the Ordovician radiation: A comment on Westrop and Adrain. *Paleobiology*, 1998, 24: 524–528
- 13 Harper D A T. The Ordovician biodiversification: Setting an agenda for marine life. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2006, 232: 148–166
- 14 Alroy J. Dynamics of extinction and origination rates in the fossil record. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 11536–11542
- 15 Alroy J. The shifting balance of diversity among major marine animal groups. *Science*, 2010, 329: 1191–1194
- 16 Alroy J. Geographical, environmental and intrinsic biotic controls on Phanerozoic marine diversification. *Palaeontology*, 2010, 53: 1211–1235
- 17 Servais T, Lehnert O, Li J, et al. The Ordovician biodiversification: Revolution in the oceanic trophic chain. *Lethaia*, 2008, 41: 99–109
- 18 Cocks L R M. Lower Palaeozoic brachiopod communities. In: Copper P, Jin J S, eds. *Brachiopods: Proceedings of the Third International Brachiopod Congress*. Rotterdam: A.A. Balkema, 1996. 69–71
- 19 陈均远. 动物世界的黎明. 南京: 江苏科学技术出版社, 2004

- 20 张元动, 詹仁斌, 樊隽轩, 等. 奥陶纪生物大辐射研究的关键科学问题. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2009, 39: 129–143
- 21 Barnes C R, Fortey R A, Williams S H. The Pattern of global bio-events during the Ordovician Period. In: Walliser O H, ed. Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic. Berlin: Springer, 1996. 139–172
- 22 布科 A J, 陈旭, 斯科提斯 C R, 等. 显生宙全球古气候重建. 北京: 科学出版社, 2009
- 23 Sepkoski J J Jr. Alpha, beta, or gamma: Where does all the diversity go? Paleobiology, 1988, 14: 221–234
- 24 Owen A W, Crame J A. Palaeobiogeography and the Ordovician and Mesozoic–Cenozoic biotic radiations. In: Crame J A, Owen A W, eds. Palaeobiogeography and Biodiversity Change: The Ordovician and Mesozoic–Cenozoic Radiations. Spec Publ Geol Soc London, 2002, 194: 1–11
- 25 Zhan R B, Rong J Y, Cheng J H, et al. Early-Middle Ordovician brachiopod diversification in South China. Sci China Ser D: Earth Sci, 2005, 48: 662–675
- 26 Zhan R B, Jin J S. Aspects of recent advances in the Ordovician stratigraphy and palaeontology of China. Palaeoworld, 2008, 17: 1–11
- 27 Zhan R B, Jin J S, Rong J Y.  $\beta$ -diversity fluctuations in Early-Mid Ordovician brachiopod communities of South China. Geol J, 2006, 41: 271–288
- 28 Zhan R B, Jin J S, Li G P. The *Saucrorthis* Fauna (Brachiopoda) and its implications for the Ordovician radiation in South China. Acta Palaeontol Sin, 2007, 46(Suppl): 515–522
- 29 戎嘉余, 詹仁斌. 华南奥陶纪末腕足动物大灭绝. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代至三叠纪的证据. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 2004. 71–96
- 30 Williams A. Distribution of Brachiopod assemblages in relation to Ordovician Palaeogeography. Spec Pap Palaeontol, 1973, 12: 241–269
- 31 Jaanusson V. Ordovician. In: Robison R A, Teichert C, eds. Treatise on Invertebrate Palaeontology, Part A, Introduction. Boulder: University of Kansas Press, 1979. A136–A167
- 32 Cocks L R M, Fortey R A. Lower Palaeozoic facies and faunas around Gondwana. In: Audley-Charles M G, Hallam A, eds. Gondwana and Tethys. Geol Soc Spec Publ, 1988, 37: 183–200
- 33 Cocks L R M, Fortey R A. Biogeography of Ordovician and Silurian faunas. In: Mckerrow W S, Scotese C R, eds. Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography. Geol Soc Mem, 1990, 12: 97–104
- 34 Webby B D. In search of triggering mechanisms for the great Ordovician biodiversification event. Palaeontology Down Under 2000. Geol Soc Australia, Abstracts 61, 2000. 129–130
- 35 Webby B D, Paris F, Droser M L, et al. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 1–484
- 36 Harper D A T, Cocks L R M, Popov L E, et al. Brachiopods. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 157–178
- 37 Zhan R B, Jin J S. Onshore migration of a deep-water brachiopod fauna from the Lower Ordovician Tonggao Formation, Jiangnan Slope, southeastern Guizhou Province, South China. Can J Earth Sci, 2008, 45: 141–157
- 38 张允白, 周志毅, 张俊明. 扬子区早奥陶世末-中奥陶世达瑞威尔期沉积分异. 地层学杂志, 2002, 36: 302–314
- 39 詹仁斌, 戎嘉余. 华南早-中奥陶世腕足动物的辐射. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等, 编. 生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 259–283, 865–866
- 40 Izawa M R M, Flemming R L, Zhan R B, et al. Characterization of green clay concretions from the Tonggao Formation, South China: Mineralogy, petrogenesis and paleoenvironmental implications. Can J Earth Sci, 2012, 49: 1018–1026
- 41 Harper D A T. The great Ordovician biodiversification event: Finding a context. In: Long M Y, Gu H Y, Zhou Z H, eds. Darwin's Heritage Today—Proceedings of the Darwin 200 Beijing International Conference. Beijing: Higher Education Press, 2010. 115–125
- 42 Zhan R B, Harper D A T. Biotic diachroneity during the Ordovician radiation: Evidence from South China. Lethaia, 2006, 39: 211–226
- 43 Zhan R B, Liu J B. The great Ordovician biodiversification in South China: A synopsis. In: Long M Y, Gu H Y, Zhou Z H, eds. Darwin's Heritage Today—Proceedings of the Darwin 200 Beijing International Conference. Beijing: Higher Education Press, 2010. 270–284
- 44 陈旭, 张元动, 樊隽轩. 奥陶纪笔石的主要演化辐射进程. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等, 编. 生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 181–196, 856
- 45 张元动, 陈旭. 华南早-中奥陶世笔石动物的辐射演化. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等, 编. 生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 285–316, 867–869
- 46 Zhang Y D, Chen X, Goldman D. Diversification patterns of Early and Mid Ordovician graptolites in South China. Geol J, 2007, 42: 315–337
- 47 Adrain J M, Fortey R A, Westrop S R. Post-Cambrian trilobite diversity and evolutionary faunas. Science, 1998, 280: 1922–1925
- 48 周志毅, 袁文伟, 周志强. 华南陆块奥陶纪三叶虫的辐射. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等, 编. 生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 197–213, 857–859
- 49 Kröger B, Zhang Y B. Pulsed cephalopod diversification during the Ordovician. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 2009, 273: 174–183

- 50 方宗杰. 中国南方奥陶纪早期双壳类的辐射演化——兼论辐射的起因. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等, 编. 生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 215–258, 861–863
- 51 李军, 燕夔. 华南早-中奥陶世疑源类的辐射. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等, 编. 生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 317–333, 871–873
- 52 Li J, Servais T, Yan K, et al. Microphytoplankton diversity curves of the Chinese Ordovician. *B Soc Geol France*, 2007, 178: 399–409
- 53 Yan K, Servais T, Li J, et al. Biodiversity patterns of Early-Middle Ordovician marine microphytoplankton in South China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2011, 299: 318–334
- 54 Rhodes M C, Thompson R J. Comparative physiology of suspension feeding in living brachiopods and bivalves: Evolutionary implications. *Paleobiology*, 1993, 19: 322–334
- 55 Cope J C W, Babin C. Diversification of bivalves in the Ordovician. *Geobios*, 1999, 32: 175–185
- 56 Foote M. Origination and extinction components of taxonomic diversity: General problems. In: Erwin D H, Wing S L, eds. *Deep Time: Paleobiology's Perspectives*. *Paleontol Soc America Spec Vol (Suppl Paleobiol)*, 2000. 26: 74–102
- 57 Peck L S. Physiology. In: Carlson S J, Sany M R, eds. *Brachiopods Ancient and Modern: A Tribute to G. Arthur Cooper*. *Paleontol Soc Pap*, 2001. 7: 89–104
- 58 Cooper R A, Maletz J, Taylor L, et al. Graptolites: Patterns of diversity across paleolatitudes. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New York: Columbia University Press, 2004. 281–293
- 59 Cope J C W. Bivalve and rostroconch molluscs. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New York: Columbia University Press, 2004. 196–208
- 60 Waisfeld B G, Sanchez T M, Carrera M G. Biodiversification patterns in the Early Ordovician of Argentina. *Palaios*, 1999, 14: 198–214
- 61 Benedetto J L. Brachiopods. In: Benedetto J L, ed. *Ordovician Fossils of Argentina*. Cordoba: Secretaria de Ciencia y Tecnologia, Universidad Nacional de Cordoba, 2003. 187–271
- 62 Benedetto J L. Paleobiogeography. In: Benedetto J L, ed. *Ordovician Fossils of Argentina*. Cordoba: Secretaria de Ciencia y Tecnologia, Universidad Nacional de Cordoba, 2003. 91–109
- 63 Mergl M. Inarticulated brachiopod communities in Tremadoc-Arenig of Prague Basin: A review. In: Kraft P, Fatka O, eds. *Quo vadis Ordovician? —Short Papers of the 8th International Symposium on the Ordovician System*. *Acta Universitatis Carolinae Geol*, 1999. 43: 337–340
- 64 Zhang Y D, Zhan R B, Fan J X, et al. Principal aspects of the Ordovician biotic radiation. *Sci China Earth Sci*, 2010, 53: 382–394
- 65 Feng H Z, Li L X, Wang W H. Early diversification of Ordovician graptolites in Jiangnan Slope, South China. *J Earth Sci*, 2010, 21(Spec): 29–32
- 66 Zhou Z Y, Yuan W W, Zhou Z Q. Patterns, processes and likely causes of the Ordovician trilobite radiation in South China. *Geol J*, 2007, 42: 297–313
- 67 Stanley S M. An analysis of the history of marine animal diversity. *Paleobiology*, 2007, 33: 1–55
- 68 Peters S E, Ausich W I. A sampling-adjusted macroevolutionary history for Ordovician-Early Silurian crinoids. *Paleobiology*, 2008, 34: 104–116
- 69 Jablonski D. The interplay of physical and biotic factors in macroevolution. In: Rothschild L J, Lister A M, eds. *Evolution on Planet Earth: The Impact of the Physical Environment*. London: Elsevier Academic Press, 2003. 235–252
- 70 Sepkoski J J Jr, Sheehan P M. Diversification, faunal change, and community replacement during the Ordovician radiations. In: Tevesz M J, McCall P L, eds. *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities: Topics in Geobiology*. New York: Plenum Press, 1983. 673–717
- 71 Paris F, Achab A, Asselin E, et al. Chitinozoans. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New York: Columbia University Press, 2004. 294–311
- 72 Valentine J W. How many marine invertebrate fossil species? A new approximation. *J Paleontol*, 1970, 44: 410–415
- 73 Droser M L, Finnegan S. The Ordovician radiation: A follow-up to the Cambrian explosion? *Integr Compar Biol*, 2003, 43: 178–184
- 74 Alroy J, Aberhan M, Bottjer D J, et al. Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates. *Science*, 2008, 321: 97–100
- 75 Webby B D. Introduction. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New York: Columbia University Press, 2004. 1–37
- 76 Palmer A R. The biomere problem: Evolution of an idea. *J Paleontol*, 1984, 58: 599–611
- 77 Sepkoski J J Jr. Ten years in the library: New data confirm paleontological patterns. *Paleobiology*, 1993, 19: 43–51
- 78 张博然. 晚寒武世三叶虫多样性变化特征及其影响因素探讨. 学士学位论文. 北京: 北京大学地球与空间科学学院, 2011. 1–25
- 79 Rowland S M, Shapiro R S. Reef patterns and environmental influences in the Cambrian and earliest Ordovician. In: Kiessling W, Flügel E, Golonka J, eds. *Phanerozoic Reef Patterns*. *SEPM Spec Publ 72*. Tulsa USA: SEPM (Society for Sedimentary Geology), 2002. 95–128
- 80 房亮, 刘建波, 詹仁斌. 寒武纪-奥陶纪管状岩的盛衰及其环境演变的协同. *中国科学: 地球科学*, 2012, 42: 117–129
- 81 Flügel E. *Microfacies of Carbonate Rocks: Analysis, Interpretation and Application*. Berlin: Springer, 2004. 1–976

- 82 Riding R. Calcified algae and bacteria. In: Zhuravlev A Y, Riding R, eds. Ecology of the Cambrian Radiation. New York: Columbia University Press, 2001. 445–473
- 83 Uchman A. Phanerozoic history of deep-sea trace fossils. In: McIlroy D, ed. The Application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis. Geol Soc Spec Publ 228. Bath: The Geological Society Publishing House, 2004. 125–139
- 84 Nielsen A T. Ordovician sea level changes: A Baltoscandian perspective. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 84–93
- 85 Miller K G, Kominz M A, Browning J V, et al. The Phanerozoic record of global sea-level change. *Science*, 2005, 310: 1293–1298
- 86 Carrera M G, Rigby J K. Sponges. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 102–111
- 87 张元动, 陈旭, Goldman D, 等. 华南早-中奥陶世主要环境下笔石动物的多样性与生物地理分布. *中国科学: 地球科学*, 2010, 40: 1164–1180
- 88 Wu R C, Stouge S, Wang Z H. Conodontophorid biodiversification during the Ordovician in South China. *Lethaia*, 2012, 45: 432–442
- 89 Miller A I, Connolly S R. Substrate affinities of higher taxa and the Ordovician Radiation. *Paleobiology*, 2001, 27: 768–778
- 90 Novack-Gottshall P M, Miller A I. Comparative geographic and environmental diversity dynamics of gastropods and bivalves during the Ordovician Radiation. *Paleobiology*, 2003, 29: 576–604
- 91 Nützel A, Lehnert O, Fryda J. Origin of planktotrophy—Evidence from early mollusks. *Evol Dev*, 2006, 8: 325–330
- 92 Connolly S R, Miller A I. Global Ordovician faunal transitions in the marine benthos: Ultimate causes. *Paleobiology*, 2002, 28: 26–40
- 93 Trotter J A, Williams I S, Barnes C R, et al. Did cooling oceans trigger Ordovician biodiversification? Evidence from conodont thermometry. *Science*, 2008, 321: 550–554
- 94 Giles P S. Low-latitude Ordovician to Triassic brachiopod habitat temperatures (BHTs) determined from  $\delta^{18}\text{O}$  [brachiopod calcite]: A cold hard look at ice-house tropical oceans. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2012, 317–318: 134–152
- 95 Liu J B, Zhan R B, Dai X, et al. Demise of Early Ordovician oolites in South China: Evidence for paleoceanographic changes before the GOBE. In: Gutiérrez-Marco J C, Rábano I, García-Bellido D, eds. Ordovician of the World. Cuadernos del Museo Geominero, 14. Madrid: Instituto Geológico y Minero de España, 2011. 309–317
- 96 Schmitz B, Harper D A T, Peucker-Ehrenbrink B, et al. Asteroid breakup linked to the Great Ordovician Biodiversification event. *Nat Geosci*, 2008, 1: 49–53
- 97 Paris F. Palaeontology: Meteoritic spur to life? *Nat Geosci*, 2008, 1: 18–19
- 98 Bergström S M, Chen X, Gutiérrez-Marco J C, et al. The new chronostratigraphic classification of the Ordovician System and its relations to major regional series and stages and to  $\delta^{13}\text{C}$  chemostratigraphy. *Lethaia*, 2009, 42: 97–107
- 99 Munnecke A, Zhang Y D, Liu X, et al. Stable carbon isotope stratigraphy in the Ordovician of South China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2011, 307: 17–43
- 100 Sepkoski J J Jr. Flat-pebble conglomerates, storm deposits, and the Cambrian bottom fauna. In: Einsele G, Seilacher A, eds. Cyclic and Event Stratification. Berlin: Springer-Verlag, 1982. 371–385
- 101 Wilde P, Berry W B N. The role of oceanographic factors in the generation of global bio-events. In: Walliser O, ed. Global Bio-Events. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1986. 75–91
- 102 Li X, Droser M L. Nature and distribution of Cambrian shell concentrations: Evidence from the Basin and Range Province of the Western United States (California, Nevada, and Utah). *Palaaios*, 1997, 12: 111–126
- 103 Li X, Droser M L. Lower and Middle Ordovician shell beds from the Basin and Range province of the western United States. *Palaaios*, 1999, 14: 215–233
- 104 Munnecke A, Calner M, Harper D A T, et al. Ordovician and Silurian sea-water chemistry, sea level, and climate: A synopsis. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2010, 296: 389–413
- 105 Fischer A G. Fossils, early life, and atmospheric history. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1965, 53: 1205–1215
- 106 Awramik S M. Stromatolites. In: Briggs D E G, Crowther P R, eds. *Palaeobiology: A Synthesis*. London: Blackwell Scientific Publications, 1990. 336–341
- 107 Webby B D. Patterns of Ordovician reef development. In: Kiessling W, Flügel E, Golonka J, eds. *Phanerozoic Reef Patterns*. SEPM Spec Publ, 72. Tulsa USA: SEPM (Society for Sedimentary Geology), 2002. 129–179
- 108 Pruss S B, Finnegan S, Fischer W W, et al. Carbonates in skeleton-poor seas: New insights from Cambrian and Ordovician strata of Laurentia. *Palaaios*, 2010, 25: 73–84
- 109 Liu J B. Marine sedimentary response to the Great Ordovician Biodiversification Event: Examples from North China and South China. *Paleontol Res*, 2009, 13: 9–21
- 110 Liu J B, Zhan R B. Temporal distribution of diagnostic biofabrics in the Lower and Middle Ordovician in North China: Clues of the geobiology of the great Ordovician biodiversification event. *Acta Geol Sin-Engl*, 2009, 83: 513–523



- 111 曹隽, 刘建波, 江崎洋一, 等. 安徽东至早奥陶世红花园组生物礁: 奥陶纪生物大辐射前的微生物礁. 北京大学学报(自然科学版), 2009, 45: 279–288
- 112 Adachi N, Ezaki Y, Liu J B, et al. Early Ordovician reef construction in Anhui Province, South China: A geobiological transition from microbial-to metazoan-dominant reefs. *Sediment Geol*, 2009, 220: 1–11
- 113 Adachi N, Ezaki Y, Liu J B. Early Ordovician shift in reef construction from microbial to metazoan reefs. *Palaios*, 2011, 26: 106–114
- 114 Adachi N, Ezaki Y, Liu J B. The oldest bryozoan reefs: A unique Early Ordovician skeletal framework construction. *Lethaia*, 2012, 45: 14–23
- 115 Liu J B, Ezaki Y, Adachi N, et al. Evidence for decoupling of relative abundance and biodiversity of marine organisms in the initial stage of the GOBE: A preliminary study on shell beds of the Lower Ordovician in South China. *J Earth Sci*, 2010, 21(Spec): 44–48

## Investigation on the great Ordovician biodiversification event (GOBE): Review and prospect

ZHAN RenBin<sup>1</sup>, JIN JiSuo<sup>2</sup> & LIU JianBo<sup>3</sup>

<sup>1</sup> State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;

<sup>2</sup> Department of Earth Sciences, Western University, London Ontario, N6A 5B7, Canada;

<sup>3</sup> College of Earth and Space Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

The great ordovician biodiversification event (GOBE) is one of the major biotic revolutions in Early Paleozoic marine ecosystems. Through three internationally coordinated IGCP projects (IGCP 410, 503 and 591) in the past two decades, an enormous amount of paleontological, stratigraphical, paleoecological, and paleobiogeographical data have been accumulated, leading to a number of significant discoveries and common understandings regarding the GOBE. First, the multiple radiation pulses spanned nearly the entire Ordovician Period (more than 40 Ma), with several diversity acmes. Second, the biotic radiations were highly diachronous, characterized by different timing and rates in different regions. Third, the radiations were not associated with fundamental changes in the marine environments, but were rather controlled by both intrinsic factors (macroevolutionary regularities) and extrinsic forces (gradual environmental changes). Case studies conducted in South China have contributed greatly to the understanding of GOBE at the global scale. Future work on the GOBE includes more in-depth case studies to reveal the exact process and pattern of the radiations by combining systematic paleontology, high-resolution biostratigraphy, sedimentology, plate tectonics and geochemistry. This will help improve our understanding of the dynamics of the radiation and co-evolution between the organic and inorganic realms of Ordovician marine ecosystems.

**radiation, biodiversity, dynamics, Ordovician, South China**

doi: 10.1360/972013-19