中国科学 D 辑:地球科学 2009 年 第 39 卷 第 2 期: 129 ~ 143
www.scichina.com earth.scichina.com
《中国科学》杂志社
SCIENCE IN CHINA PRESS

奥陶纪生物大辐射研究的关键科学问题

张元动*, 詹仁斌, 樊隽轩, 成俊峰, 刘晓

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

* E-mail: ydzhang@nigpas.ac.cn

收稿日期: 2008-03-31; 接受日期: 2008-10-31

中国科学院知识创新工程方向性项目(编号: KZCX2-YW-122)、国家重点基础研究发展计划(编号: 2006CB806402)、国家自然科学基金项目(批准号: 40532009)和科技部基础性工作专项(编号: 2006FY120300-4)资助

摘要 奥陶纪生物大辐射是近年来引起国际地学界极大关注的一次重大生物演化事件, 相关学者从多个角度对它开展研究, 已发表数百篇专门的论文(著). 对该事件的研究涉及较多的学科领域和科学问题, 内容广泛, 对其触发机制和控制因素也有多种观点或假说. 文章对这一事件研究进行述评, 并结合作者近年来在该领域的研究成果, 就其中的 4 个关键科学问题逐一进行详细剖析: (1) 奥陶纪大辐射与生物门类、生态方式、海水深度、纬度及气候的关联; (2) 奥陶纪海洋生物的生态及食物网; (3) 化石记录与真实的生物多样性; (4) 奥陶纪大辐射的起因与控制因素. 此外, 还指出了解决这四方面问题的主要途径.

关键词
奥陶纪
生物大辐射
生态类群
食物网
化石记录
机制

奥陶纪生物大辐射(Ordovician Radiation)是一次大规模、影响深远的重大海洋生物演化事件[1], 但在相当一段时间内, 它却没有得到足够的重视. 事实上, 它的辐射规模是寒武纪后生动物的 3 倍多, 速率是中生代生物辐射的 4 倍以上, 其中古生代演化动物群的多样性在“科”级水平上急速增长了 700%[2~4], 产生了大量形态迥异的新类群, 从而一举确定了其后古生代海洋生物群的总体构架(图 1). 这次大辐射影响深远, 在其后的 2 亿多年地质历史中, 虽然有多次重要的演化事件发生, 但海洋生物的总体多样性保持相对稳定. 这次事件在过去之所以未受到足够重视, 可能由于它既不像寒武纪大爆发那样从无到有地产生大量形态各异的生物形体构型(bauplan或body plan), 也不像大灭绝后的生物多样性反弹(rebound)那样顺理成章. 但是, 多样性的剧增是确凿无疑的, 其过程也远比以往的认识复杂得多.

地史时期的生物多样性最先起源于海洋. 在显生宙之前, 海洋生物以藻类和细菌的繁盛为特征, 多样性、生态类型和群落结构都相对比较简单. 在距今约 5.8 亿年时已开始出现水螅、珊瑚虫和两侧对称的微型动物小春虫等[5,6]. 瓮安生物群、埃迪卡拉生物群和高家山生物群显示了在临近寒武纪时曾经存在较为多样化的海洋生物类型. 随后发生的寒武纪生命大爆发, 从根本上改变了当时海洋生物的总体面貌. 寒武纪生物大爆发以大量“门”、“纲”级生物的起源为特征, 梅树村生物群、澄江生物群、凯里生物群和布尔吉斯生物群的发现和研究, 使我们得以窥视寒武纪海洋生物世界的壮观场景. 但是, 这些生物类型中的绝大部分都只是昙花一现, 并没有延续下来. 中寒武世和晚寒武世的海洋是三叶虫和磷酸盐质壳腕足动物主宰的世界, 与早寒武世生物的高度多样化形成鲜明对比, 所以有专家认为在早寒武世末发生过一次显著生物危机事件[7].

从奥陶纪开始, 海洋生物世界开始了新一轮的大规模辐射, 主要表现为“目”、“科”、“属”级生物类群的史无前例的大爆发, 以及对部分原有生物类群

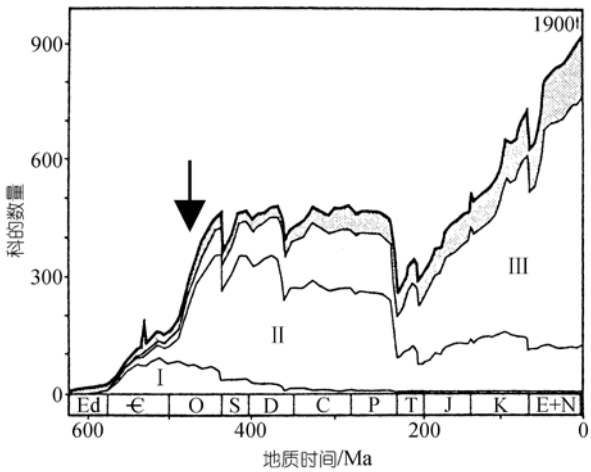

图 1　显生宙海洋无脊椎动物的多样性演变(据文献[2])

箭头指示奥陶纪生物多样性的急剧增长. 右上角的“1900”表示现代海洋中已被描述的动物的大致科数, 其中包括大量难以形成化石的软躯体类群. Ⅰ. 寒武纪演化动物群, Ⅱ. 古生代演化动物群, Ⅲ. 现代演化动物群

的演替. 在奥陶纪的海洋生物门类中, 腕足动物、腔肠动物、软体动物、棘皮动物、苔藓动物和半索动物都有明显的多样性增长, 此外还有几丁虫和疑源类等微体生物, 这些类群涉及到当时几乎所有的海洋生态类型: 掘穴、底栖固着、底栖游移、游泳和浮游等. 在海水深度方面, 从海洋表层水一直到海底、从近岸浅水到远岸较深水均被占领, 横向地理分布方面具有全球性. 因此, 奥陶纪生物大辐射不是个别地区、某些类群或特定水域的生物辐射, 而是一次全球性的、涉及众多生态域的生物多样化事件. 这次生物大辐射实现了海洋生物从“寒武纪演化动物群”(Cambrian Evolutionary Fauna, 以三叶虫和磷质壳腕足动物为主导)向“古生代演化动物群”(Paleozoic Evolutionary Fauna, 以钙质壳腕足动物、棘皮动物、苔藓虫、珊瑚、笔石和头足类等为主导)的转型, 对海洋生物群的组成结构和生态系统产生了深远的影响.

近年来, 这次生物事件已经引起了国际地学界的日益关注. 澳大利亚Webby等[8,9]倡导并主持的IGCP410项目(1997~2003年), 在全球范围内分地区、分门类对这次事件进行广泛的合作研究, 已开始揭示此次生物大辐射的一些规律, 同时也显示出它的高度复杂性. 目前正在进行的IGCP503项目“奥陶纪和志留纪的古地理和古气候”则着重研究奥陶纪和志留纪的环境背景变化, 进一步探讨奥陶纪生物大辐射的生命过程和控制机制. 近几年来, 我们收集了大量的资料, 并以华南为主要地区, 开展了一些针对此次生物大辐射事件的研究, 取得了部分阶段性成果, 现就这次重大生物事件的四个关键科学问题进行讨论.

1　奥陶纪生物大辐射与门类和生态方式、纬度和气候、海水深度的关联

1.1　生物门类和生态方式

对奥陶纪生物大辐射的最初认识是基于全球性数据的综合统计和分析获得的, 而且数据主要来自壳相化石门类[2,10]. 这涉及到多种不同生态类型的生物, 如三叶虫大多是海底游移的(部分为远洋浮游), 腕足动物是海底固着的(或掘穴), 苔藓虫和珊瑚也是海底固着的, 软体动物中的头足类则是游泳的, 棘皮动物则既有海底固着的(海百合), 也有海底游移的(海胆). 这些不同生态类型的生物门类是否都发生了大规模的辐射? 是否同步? 多样性轨迹是否相似? 生物大辐射对生态类型的选择性——这是研究大辐射必须首先考虑和回答的问题.

Sepkoski[3]在全球性数据的基础上对不同生物门类在早古生代的多样性演化进行了分解, 结果显示, 尽管不同门类都在奥陶纪发生明显的多样性剧增, 但它们辐射的起始时间存在明显的不同步现象(图 2). 例如, 腕足动物、三叶虫、笔石、棘皮动物和大多数软体动物从奥陶纪初就已开始发生显著的多样性增长, 而同为底栖固着、多以群体形式生活的珊瑚和苔藓虫则到大坪期(阿仑尼格中晚期)才开始爆发, 三叶虫则表现为寒武纪延续而来的Ibex动物群向Whiterock动物群(古生代演化动物群)的演替, 时间大致在晚奥陶世早期[11,12]. 不同的生物类群其多样性轨迹也各不相同, 如珊瑚呈指数型加速递增, 腕足动物和部分软体动物则以阶梯式递增. 浮游生态的笔石在中奥陶世早期就达到其多样性的顶峰, 然后呈递减的趋势. 牙形刺在早奥陶世末就基本上达到高峰, 然后保持在高位振荡. 因此, 按门类分解后的辐射起始时间各不相同, 多样性演变轨迹也存在明显差别.

近年来, 随着IGCP410项目的开展, 许多国家的学者从各自所在地区的角度对许多化石门类在奥陶纪的多样性变化进行了总结, 包括笔石[13]、三叶虫[11,12,14]、腕足动物[15~17]、珊瑚[18]、棘皮动物[19]、苔

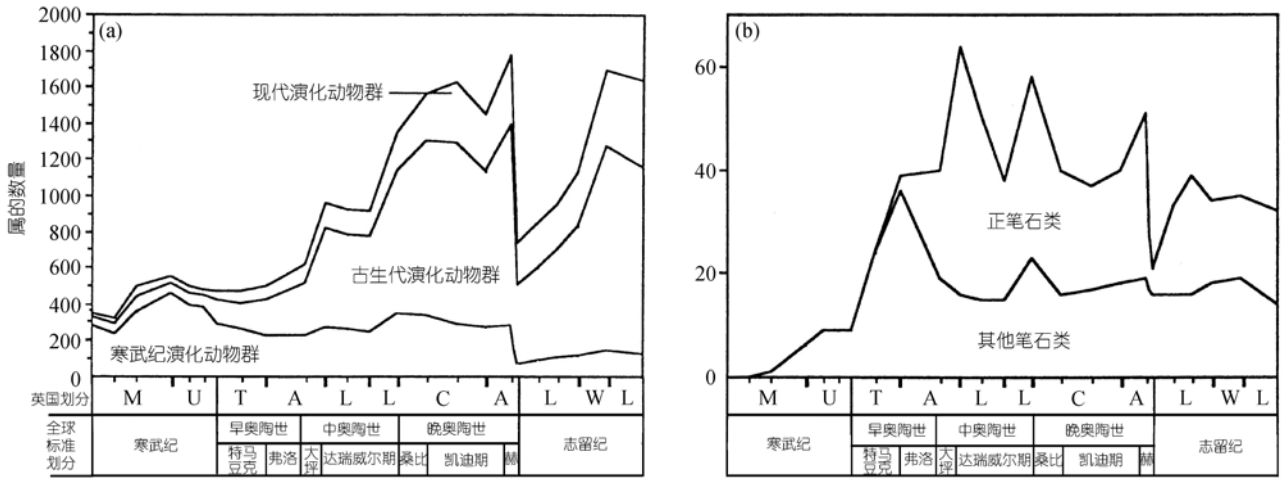

图 2 奥陶纪壳相生物和浮游生物的多样性增长轨迹(据文献[3]补充)

(a) 壳相生物(表栖)为主的多样性增长轨迹, 包括腕足动物、棘皮动物、腔肠动物、苔藓动物和软体动物等; (b) 笔石动物(浮游)的多样性增长轨迹. 寒武纪: M. 中寒武世, U. 晚寒武世; 奥陶纪(从左到右): T. 特马豆克期, A. 阿伦尼克期, L. 兰维恩期, L. 兰代洛期(后来并入兰维恩期), C. 卡拉道克期, A. 阿什极尔期; 志留纪(从左到右): L. 兰多维列世, W. 文洛克世, L. 卢德洛世

藓动物[20]、头足类[21]、腹足类[22]、双壳类[23]、海绵动物[24]、几丁虫[25]和牙形刺[26]等. 结果显示, 几乎所有门类都在奥陶纪发生了多样性的剧增, 但是不同门类多样性增长的规模和演变轨迹却各不相同[27].

1.2 纬度带和气候带

此外, 在不同的大陆和地区(具有不同的纬度、环境和地质背景), 奥陶纪生物大辐射的过程和表现型式也有差别[10,28], 因此需要选择若干具有典型意义的块体或地区来对奥陶纪生物大辐射进行精细的剖析. 华南是开展这一研究的关键地区之一[18], 理由有五点: (1) 华南在奥陶纪时位于冈瓦纳大陆西北缘, 与波罗的板块、滇缅马板块和塔里木板块等同处中低纬度地区[29], 具有一定的代表性; (2) 华南的奥陶系序列完整齐全, 出露亦好; (3) 华南奥陶系中富含腕足动物、半索动物、节肢动物、牙形动物以及软体动物、腔肠动物、棘皮动物和苔藓动物等化石, 尤其是在扬子区的许多剖面上, 多种生态类型的生物同时或交互产出, 为研究大辐射过程中生物间的相互作用和协同演化(coevolution)提供了重要依据; (4) 华南在奥陶纪具有多种关键的、有代表性的环境类型(浅水台地、较深水斜坡、深水盆地)[30], 是研究各环境因子与生物辐射关系的理想地区; (5) 华南奥陶系的化石保存状况也相当好, 如宁国组中立体黄铁矿化的笔石、湄潭组和观音桥组的腕足动物和宝塔组的三叶虫, 都是建立一些类群可靠的系统发育关系的重要依据.

在过去几年里, 在华南已经开展了一些关于奥陶纪生物大辐射的研究工作, 涉及到三叶虫[31,32]、腕足动物[33,34]、笔石动物[27,35,36]、瓣鳃类[37,38]、疑源类[39]等多门类化石, 已初步确立各门类的多样性演化型式, 着手探讨此次生物大辐射的环境背景[40], 并开始揭示该地区奥陶纪生物大辐射的一些规律. 对华南板块多种沉积相区的腕足动物、三叶虫和笔石等化石门类的研究显示, 不同生态方式的门类其辐射的起始时间和多样性增长轨迹也有较大差异, 而同一门类(如三叶虫)在不同的地质背景和古环境下也表现出相当明显的差别. 例如, 三叶虫在辐射过程中完成了Ibex动物群向Whiterock动物群的演替, 后者成为辐射的主要贡献者. 同时, 三叶虫从浅水台地向深水环境迁移, 并首次占领棚外斜坡生态域. 腕足动物则较早地在浅水台地上发生了大规模的辐射. 笔石动物的辐射主要集中在大陆斜坡地区, 分支分析表明笔石的多样性总是从那里起源.

1.3 海水深度

一些专家认为, 底栖生物群落在滨海地带和内陆棚起源之后, 普遍有向外陆棚和大陆斜坡迁移替

换的现象, 因此滨海地带是海洋生物多样性的发源地, 是演化新质的源泉[41,42]. 这一结论主要基于对海洋底栖生物群落的研究, 并不普遍适用于所有生物门类. 事实上, 即便是对壳相生物来说, 情况也要复杂得多. 对华南奥陶纪腕足动物的群落研究表明, 其多样性首先出现于内陆棚(底栖组合BA2 下部到BA3), 而不是滨海地带, 新的腕足动物群落出现后分别向近岸浅水和远岸深水两个方向扩展, 并进一步分解成更为多样化的、分布更加局限的若干群落[32,33]. 对营浮游生活的笔石动物等, 则有证据显示其多样性通常起源于较深水的陆棚边缘或斜坡水域, 然后在适当的时候向台地上的浅水区域和远洋的表层水扩散——这是一条与壳相生物几乎相反的宏演化路线[35,43,44].

上述成果显示了奥陶纪生物大辐射的高度复杂性, 不同生物门类多样性演化的差异性, 以及各种环境背景下生物辐射演化的不同进程. 同时也表明, 奥陶纪生物大辐射既是一次规模宏大的生物多样化事件, 又是一次海洋动物群转型(从"寒武纪演化动物群"到"古生代演化动物群")和群落频繁演替的过程.

2 奥陶纪海洋生物的生态和食物网

奥陶纪的海洋生物类别繁多, 形态迥异, 呈现一派多姿多彩、纷繁复杂的景象. 在生态空间的利用方面, 寒武纪的海洋生物世界以海底固着、表栖游移和部分浮游为主, 已经具备一定的生态多样性, 但是这些生态多样性大多没有获得延续或进一步演化, 到了寒武纪末, 只剩下少数表栖和浮游类型(三叶虫等). 在奥陶纪, 海洋生态类型在寒武纪的基础上又有了进一步的扩展. 在台地环境, 有深层掘穴(双壳类)、浅层掘穴(多毛类、部分腕足类和三叶虫)、低位固着底栖(腕足类、双壳类等)、高位固着底栖(有柄类棘皮动物、苔藓虫、珊瑚、树形笔石)、卧栖(软舌螺)、底栖游移(三叶虫、双壳类、腹足类和介形类)等, 形成从海底之下到海底之上不同高度的生态分层. 此外, 在陆棚水域、远洋水域和斜坡环境, 还有游泳的头足类, 以及浮游(或漂浮)的笔石动物、疑源类、几丁虫和放射虫等. 因此, 奥陶纪时期从海底向上到海洋表层水, 从滨岸到深水斜坡地带, 生态域均被有效占领, 而且在每一种生态域中都有相当丰富的不同门类的生物(图 3).

在奥陶纪各种生态类型的生物中, 以底栖固着类型占优势地位. 如大量爆发的腕足动物、棘皮动物、苔藓动物、珊瑚和海绵动物(瓶筐石)等, 绝大多数都是采用这种生态方式, 它们在海底之上的不同高度层活动、取食. 同时, 内栖生物也开始增多, 有些动物(如瓣鳃类)可以掘穴或钻孔到海底之下超过 12 cm 的深度(云南禄劝巧家组). 在奥陶纪, 游泳和浮游生物开始崛起(寒武纪的大型游泳生物奇虾在早寒武世末即已灭绝), 如大型游泳生物——头足类和浮游的笔石动物, 它们演化迅速, 在不同深度的海水生态域中均占有重要地位. 此外, 牙形动物在奥陶纪

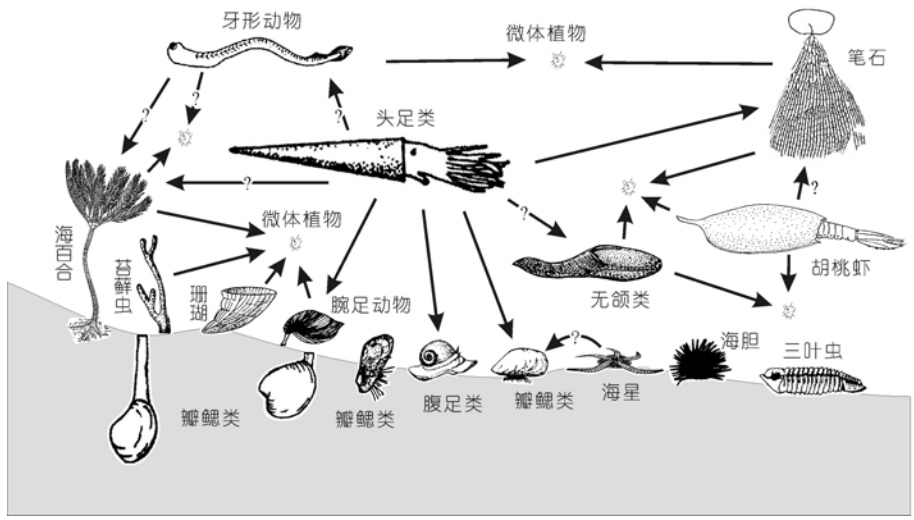

图 3 奥陶纪主要海洋生物的食物网结构

也有大发展, 虽然其生态方式还不十分确定, 但它的形态类型已明显多样化.

在摄食方式方面, 奥陶纪海洋生物最大的特点是涌现出了大量的、多样化的滤食性生物(图 3). 它们以悬浮物或小型浮游生物为食, 如部分瓣鳃类、喙壳类和磷质壳腕足动物在海底浅层滤食, 多数瓣鳃类、单板类和腹足类在海底表面移动滤食, 钙质壳腕足动物等用纤毛环在海底之上低位滤食, 珊瑚和苔藓虫等用触手在海底之上的不同高度摄食, 海百合和海林擒等由于长茎的存在得以用触手在海底之上高位摄食(25~100 cm), 笔石动物等则在开阔和远洋水域用纤毛触手滤食, 从而形成海底之上不同高度的摄食生态分层(tiering)[1,45,46]. 大量滤食性生物的爆发和摄食生态分层的扩展是奥陶纪生物大辐射的一个重要特征.

在食性方面, 在寒武纪食微体植物的基础上, 奥陶纪增加了一些肉食性动物, 如远洋和开阔水域的头足类、肢口纲动物、无颌类, 以及海底游移的海星等, 其中部分直接用各种捕食器官主动捕食[19,45]. 此外, 植食性生物也显著增加, 除寒武纪已出现的单板类和介形虫外, 奥陶纪增加了海胆、腹足类(部分)、介形虫和软甲纲节肢生物(如胡桃虾)等, 以海底的微体植物为食. 与此同时, 以海底沉积软泥为食的生物继续繁衍, 如三叶虫、部分腹足类和介形虫等. 总体而言, 许多海底和远洋食肉类动物的出现和植食性动物类群的增加, 使得奥陶纪的海洋生物在食物结构方面更加完善.

在奥陶纪的海洋中, 很可能已形成一个较为稳定、复杂的食物网(food web)或食物链, 但目前这方面的证据严重匮乏, 研究非常薄弱. 目前, 主要有两个研究途径, 一个是通过古生态学方面的直接证据, 如捕食、寄生、共生关系等方面的化石证据. 根据对笔石胞管口饰的功能分析[47], 以及志留纪地层中的含笔石断枝的粪化石的研究[48], 专家推断, 笔石可能是许多其他化石门类的食物, 其中最可能的捕食生物包括头足类和节肢动物等. 近年来在我国浙江和瑞典发现的笔石伤残标本[49,50], 以及在美国奥陶纪和瑞典志留纪地层中发现的具疱状寄生痕迹的笔石标本[51], 为笔石与其他生物的共生关系提供了新的证据. 在三叶虫的食性中, 捕食是一种原始方式, 主要局限于寒武纪早期的类型, 奥陶纪的类型主要包括食颗粒物和滤食等[52], 所以尽管奥陶纪的三叶虫可以在海底自由移动, 但它们很可能不是捕食者, 而更可能是被捕食动物. 奥陶纪的腕足动物多为海底固着, 以滤食为生, 也更可能成为被捕食对象, 美国晚奥陶世地层中的腕足动物化石保存了它们被头足类捕食后留下的伤疤[53]. 浙西、赣东晚奥陶世腕足动物群中还保存了角环石(cornulitids)寄生在活体腕足动物壳上的实例[54]. 此外, 头足类捕食腕足动物的证据也见于美国石炭纪地层记录[55], 二者之间捕食与被捕食的关系可能早在奥陶纪就已建立起来. 在瑞典, 奥陶纪腹足类也有被捕食后造成的伤痕证据, 但无法推断确切的捕食动物[56].

鱼类(无颌类)在奥陶纪的记录非常零星, 见于美国、加拿大、澳大利亚、挪威、波利维亚和我国湖北等个别地点, 标本也很破碎, 通常只是一些鳞片或骨片等[57~60]. 所以究竟食性如何尚不清楚, 很可能还是泥食或滤食性的[61]. 牙形动物的分类位置过去长期是个谜, 但随着近年来在苏格兰和南非发现带软体的标本, 现在基本认为牙形动物是一种介于无颌类和有颌类之间的脊索动物, 是一种捕食性生物[62,63], 不过它与其他生物的食物关系目前还不清楚. 奥陶纪地层虽然较少保存捕食/被捕食关系的直接证据, 但有较多显示各类生物之间共生关系的证据, 如在阿根廷, 奥陶纪海绵化石上保存有苔藓虫、有柄类棘皮动物和腕足动物等寄生的证据[64]. 上述证据说明, 在奥陶纪的海洋生物中, 以滤食生物占主导, 生物之间以共生关系较多, 应该是一片相对和平的景象(图 3).

研究奥陶纪食物网的另一条途径是不同生物类群宏演化的相关性. 已有数据表明, 奥陶纪的不同生物类群在辐射的起始时间上存在差异, 多样性的演变趋势和轨迹也不尽相同, 通过对这些数据的对比分析, 可以间接推测生物类群之间可能存在的共生关系. 如果两个类群是抗生关系, 那么在多样性曲线上就可能表现为“此消彼长”; 如果是互惠共生关系, 其多样性曲线就可能表现为“同起同落”; 而如果仅仅是共栖关系或没有关系, 多样性曲线就可能不显示一定的关联. 但是从目前来看, 这方面的研究还非常欠缺.

以哈佛大学Bambach等[45,65,66]为代表的一批专家, 试图从生物对生态空间的利用的角度来探讨奥陶纪生物大辐射问题(图 4). 他们根据生态分层(tiering)、摄食习性(feeding)和移动性(motility)等3个要素(每个要素又各分为 6 种类型)把海洋的生态空间分解成216 种可能的生活模式(mode of life), 其中的对应生物称为生态种群(guild). 研究结果表明, 在不同的关键地史时期海洋生物对生态空间的占领和利用是不一样的, 带骨骼的埃迪卡拉动物群最多只采用其中的两种生活模式(如果包括软躯体生物则为12种), 寒武纪动物群占领了 19 种(包括软躯体为 30 种), 奥陶纪生物大辐射后进一步增加到30种(未发现特异埋藏动物群而无法统计软躯体类型), 自奥陶纪后到现在又再翻了一番(62 种, 含软躯体为 92 种). 他们同时还发现, 海洋生物对生态空间的占领和利用与生物多样性的增长呈大体平行的趋势. 这一角度的分析表明, 奥陶纪生物大辐射既是生物多样性急剧增长的过程, 也是生态空间快速拓展的过程.

Bambach等[67]进一步从生态的角度把显生宙的海洋生物划分为"移动"和"非移动"两类. 观察它们在不同地史时期的比率变化发现, 奥陶纪是一个"非移动"类生物快速增长的时期, 在奥陶纪末"非移动"与"移动"类生物的比率达到 0.6∶0.4(在寒武纪这一比率为 0.44∶0.56), 在奥陶纪后的 2 亿多年时间里这种比率关系长期保持不变, 直到二叠纪末大灭绝. 这些结果表明, 奥陶纪生物大辐射构建了一个生物群落结构较为稳定的海洋生态系统.

3 化石记录与真实的生物多样性

化石记录能否真实或基本真实地反映远古海洋

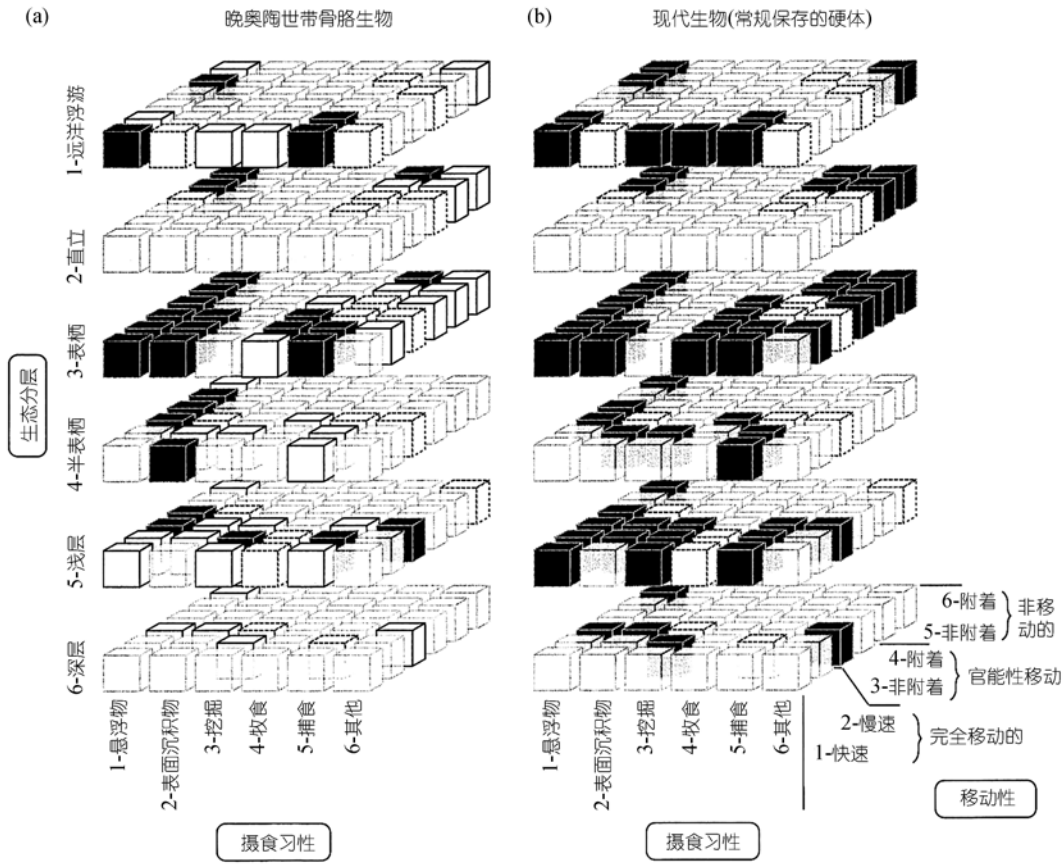

图 4 奥陶纪与现代海洋生态空间的利用程度和结构

黑色方块代表已被特定动物群利用的生活模式, 白色实线方块代表未见于晚奥陶世、但被具硬体之现生生物利用的生活模式, 白色虚线方块代表未见于晚奥陶世、但被具有丰富化石记录之现生生物利用的生活模式, 其余的半透明灰边方块表示理论上有可能存在、但从未被利用的生活模式. 据文献[65]

生物世界, 是现代古生物学研究的一个重要问题. 奥陶纪生物大辐射事件的提出和最初研究主要基于该时期全球化石多样性的剧增[2]. 但是最近有一些学者提出, 这种多样性的变化与其他关键转折时期一样, 受到化石记录的不完整性、沉积相和取样偏差等多方面因素的影响, 能否反映当时的海洋生物面貌尚存疑问. 这涉及到我们对史前若干重大生物辐射和灭绝事件的基本判断是否正确, 因此受到广泛关注.

戎嘉余等[68]最近详细讨论了化石记录的七大类偏差问题, 并指出这些偏差不应成为认识史前生物多样性的障碍, 我们可以通过某些技术和方法给予一定程度的校正, 把潜在偏差降到最小程度. 限于篇幅, 本文不再详细讨论上述所有偏差对奥陶纪大辐射研究的影响和可能的应对方法, 而仅就其中与当前研究密切相关的 3 个问题展开讨论.

3.1 采样偏差

Sepkoski[3]基于生物数据库的多样性统计, 表明奥陶纪海洋生物的多样性至少存在 3 个急剧增长期(图 2), 其中第一次在弗洛期-大坪期(阿伦尼克期), 第二次在达瑞威尔晚期-桑比期, 第三次在凯迪晚期-赫南特期, 并达到最高峰. 但是, Miller和Foote[69]用稀化方法(rarefaction)对部分主要门类的古生物地层数据进行处理, 并将结果与未处理的数据进行比较, 结果显示弗洛期-大坪期(阿伦尼克期)的多样性增长是真实的, 但达瑞威尔晚期-桑比期的多样性增长高峰, 系样品增大所致. Miller和Mao[70]利用稀化分析方法, 对华南和北美的奥陶纪壳相生物多样性进行比较, 得出北美板块总体上多样性高于华南的结论. Fan和Chen[71]对华南晚奥陶世-早志留世的笔石多样性进行了稀化分析, 结果显示与稀化之前存在一定的差别. 这些分析表明, 取样的大小和均衡程度可在一定程度上对多样性的评估结果产生影响, 有时甚至是颠覆性的.

3.2 对比主体的均等性

在进行大陆之间的生物多样性对比时, 常存在对比主体的均等性问题. 如果两个对比主体的体量严重不等, 就会导致对比结果的人为偏差, 甚至得出错误的结论[72]. 这里至少有 3 种典型情况需加以注意: (1) 对比主体的体量不等. 比如, 如果将北美板块和阿根廷的前科迪勒拉块体的奥陶纪生物多样性进行直接比较的话, 就存在对比主体面积严重不等的问题(前者比后者的体量大得多), 即便得出前者的多样性比后者高, 也不能判断是两个块体真实情况的反映. 这种情况实际上也是分析样本大小不均等的问题, 如果一定要比较, 也必须同时做一些数理统计上的处理. (2) 对比主体的时间跨度不等. 比如把华南的一个统的生物多样性与澳大利亚的一个阶的生物多样性进行比较, 显然有问题. 但这种情况比较复杂, 横向上的对比涉及到不同块体的年代地层对比关系问题, 在许多情况下很难做到精确, 全球界线层型的确立有助于避免这方面的偏差. 纵向上不同层段的生物多样性的比较也有类似情况, 不同的统、阶或化石带往往年代跨度不一, 也容易造成对比主体的偏差, 例如奥陶纪的特马豆克阶跨度长达 10 Ma, 而赫南特阶只有 2 Ma, 二者严重不等. 这种情况如果采用时间段(time slice; 或时间单元, time unit)或化石带作为对比的单位, 可以减少偏差. (3) 不同岩相或生物相的块体之间的比较. 如果两个块体岩相和沉积相迥异, 直接对比就可能有问题. 比如澳大利亚的奥陶系笔石相地层与波罗的板块的台地相地层进行生物多样性比较, 就会难以辨别二者的多样性差异究竟是由于块体的差别(纬度、洋流等)还是岩相的差别所致. 因此, 在进行大陆或块体之间的生物多样性比较时, 应对上述能导致偏差的因素加以考虑, 使分析结果尽可能反映当时的真实情况.

3.3 沉积相对生物多样性的影响

化石记录与沉积相的关系是研究史前生物多样性的重要内容, 也是一个难题. 化石记录与沉积相是紧密相关的, 就一些门类而言, 常常发现化石记录与沉积相并行的情况. 例如笔石通常在笔石页岩相地层中较为丰富, 而进入壳相地层就比较稀少或缺失, 横向和纵向上都存在这种现象, 学者们大多认为这是因为在壳相地层中笔石没有保存下来. 如果这种认识得以确证(实际上很难检验, 因笔石已灭绝), 我们目前所获得的两种相的笔石记录就不能反映当时的真实信息, 就有可能是误导性的. 因此, 如何理解基于化石记录的史前生物多样性变化与沉积相的关

系, 牵涉到能否据此解读地质历史上的重要生物事件, 并据以确立生物演化型式.

一种观点认为, 化石记录过于支离破碎, 而且明显受到海平面升降的控制, 蕴含的信息是不完整的、甚至误导性的, 难以反映地史时期的真实情况. 因此, 建立在化石记录基础上的多样性研究要非常谨慎[73,74]. 比如当海平面急剧上升时, 往往造成浅水沉积地层缺失, 浅水环境丰富的生物未能保存下来, 就容易得出灭绝的结论, 而实际上这是一种假灭绝. 因此, 在研究海洋化石记录的同时, 应开展层序地层学和分支系统学的分析, 以纠正这一偏差. 另一种观点认为, 尽管化石记录不完整, 同时受沉积相和岩相控制, 并且在很多情况下还有采集和取样带来偏差等诸多问题, 会在一定程度上歪曲宏演化型式和过程, 但保存偏差本身不能简单地解释沉积记录和生物演化型式的并行问题. 事实上, 导致沉积记录差异的动力学过程(如板块活动和海平面变化等)很可能同时也作用于生物宏演化的进程[75]. 换句话说, 在宏观和大尺度的层面, 沉积相可能在更大程度上反映了当时生 物所处的古环境特征, 而非埋藏环境, 因此化石与沉积记录的并行情况或许更多地体现了特定化石门类对具体生存环境(如古纬度、水深、古洋流等)的依赖性[76].

4 大辐射的起因和控制因素

奥陶纪生物大辐射的起因和控制因素是最受关注、同时又令人困惑费解的难题. 众所周知, 地质历史上发生的几次生物大灭绝事件多数是由环境变迁等外来因素引发的, 大灭绝之后留下大量空缺的生态域, 导致随后生物多样性的反弹和新一轮辐射, 这些都相对比较容易理解和顺理成章. 但奥陶纪生物大辐射缺少显而易见的控制因素, 显然与这些生物演化事件有别.

许多专家试图从外因的角度来探讨辐射的机制, 并提出种种假说. 一种观点认为这次大规模辐射演化事件与该时期全球性构造活动加剧有关, 研究表明, 该时期主要底栖生物门类在前陆盆地内或陆源区附近的多样性比在远离陆源区的情况下要高得多(底质关系说)[70,77]. 一些学者强调, 在奥陶纪的古大西洋(Iapetus Ocean)中存在大量的岛弧和边缘地体, 它们的发育导致地方性类群的出现, 并成为生物迁移、扩散的源头(摇篮), 是驱动奥陶纪生物大辐射的重要因素之一[78]. 也有专家认为这次辐射与古气候和海平面变化密切相关, 奥陶纪大部分时间处于温室期, 海平面上升导致海洋生态域扩展, 生物分异度提高[13,26,79]. 奥陶纪火山活动的加剧也可能是一个触发因素, 锶、氧和碳同位素等地球化学证据显示, 碳氧同位素发生持续正漂移, 而锶同位素比值呈下降趋势, 甚至在晚奥陶世早期出现一次陡降事件. 这说明奥陶纪的洋底扩张加速, 中奥陶世以后火山活动变繁、加剧[80~82](图 5). 有专家推测, 奥陶纪的生物大辐射和高海平面是因为当时存在一个超级地幔柱(superplume)[83]. 最近, 部分专家甚至开始把生物大辐射与天体撞击事件联系起来[84].

从环境和生物的角度来看, 奥陶纪确实是一个独具特色的时期. Barnes[85]概括认为奥陶纪时期的地球具有以下特征: (1) 海洋-大气系统显著贫氧, 可能只有现在的一半左右[86]; 不过对显生宙大气氧分压的演变不同学者分歧较大[87]; (2) 温室气候环境(21~22°C, 远比现在的 15°C高)[88], 当时的CO_2 水平可能达到 8-18 PAL, 直到奥陶纪末才下降并导致全球冰期事件; (3) 大洋中层和深层海水温度和盐度可能较表层水高, 由赤道区水体下沉机制形成, 而且表层-深层水循环迟缓[89]; (4) 高海平面(至少比现在高100~150 m)[90,91], 晚奥陶世初的海平面可能是显生宙以来最高的; (5) 火山活动加剧, 在北美、波罗的板块和阿根廷的前科迪勒拉地块都发现丰富的火山灰沉积; (6) 中奥陶世可能存在超级地幔柱; (7) 演化动物群转型(寒武纪动物群→古生代动物群), 生态分层进一步强化, 新的营养结构形成. 以上这些特征有些还需要进一步的证据加以证实, 究竟上述哪一种(或几种)主要因素或特征触发了奥陶纪生物大辐射? 迄今尚无定论(图 6).

底质的变化也可能是奥陶纪生物大辐射的控制因素之一. 寒武纪发生了“底质革命”, 即从前寒武的微生物席基底转变为显生宙的混合基底和软基底[92,93]. 但整个寒武纪的基底仍以混合基底为主, 其中适应微生物席基底和软基底的生物交互出现或共存. 从遗迹化石的角度来看, 早寒武世的底质仍是相当密实的, 缺少内栖生物和垂向的生物扰动. 但是到

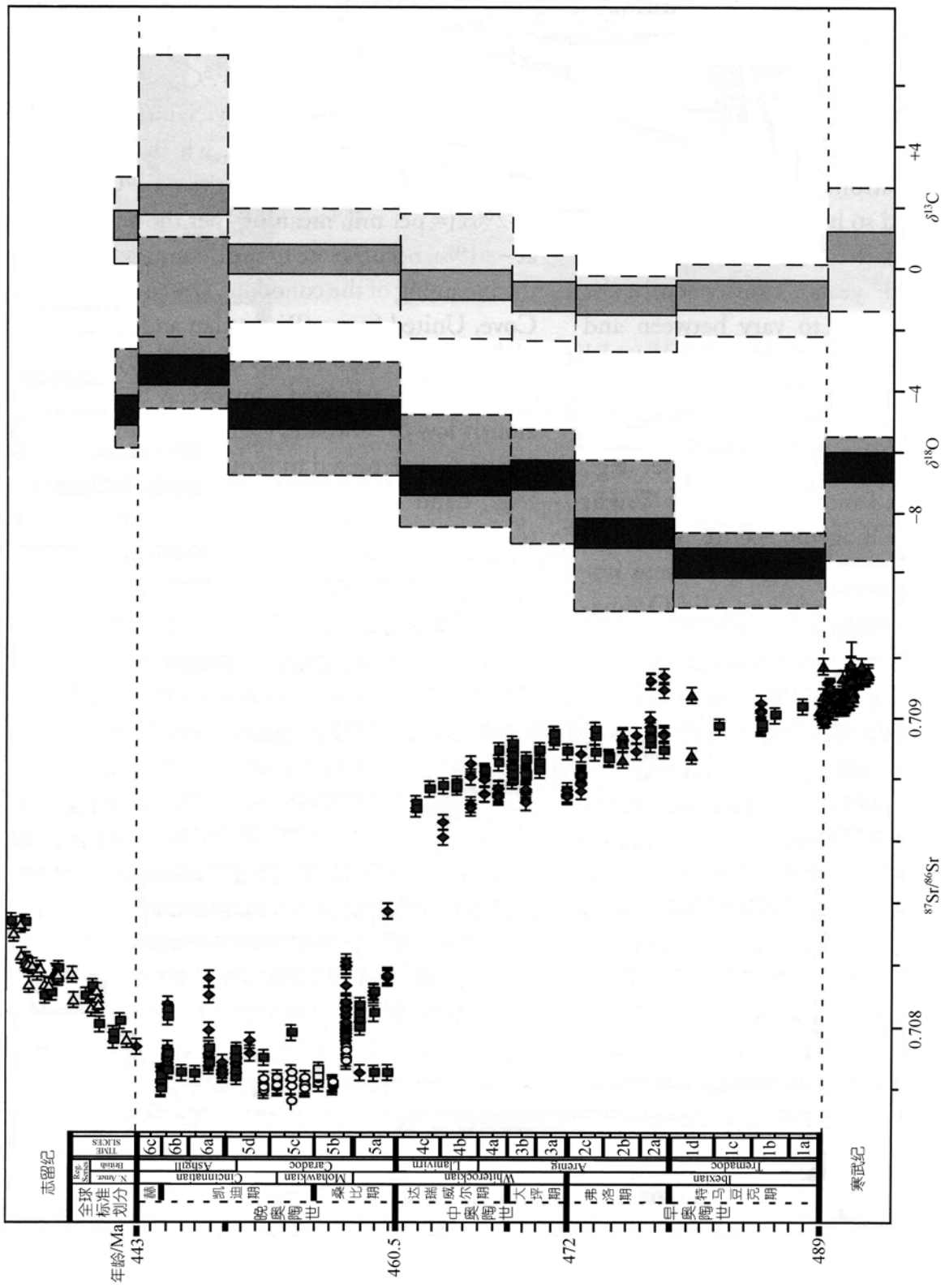

图 5　奥陶纪碳、氧和锶同位素的演变曲线

据文献[81]补充修改

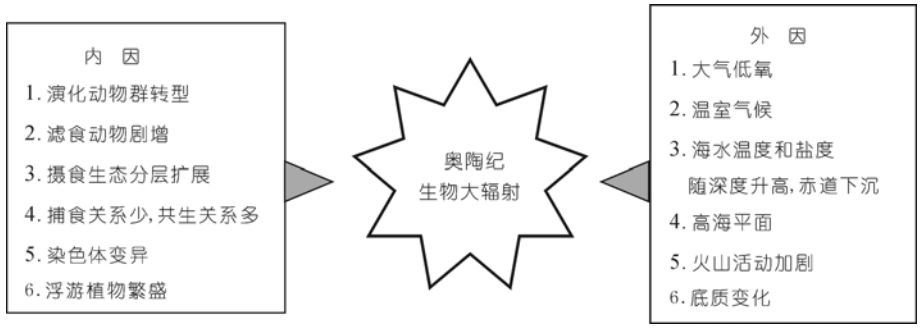

图 6　奥陶纪生物大辐射可能的触发和控制因素

了奥陶纪, 软基底已彻底占据主要地位, 微生物席基底完全消失, 潜穴生物大量出现, 垂向生物扰动显著加强, 在海底表面形成了一层沉积物与水混合在一起的、厚度不等的混合层(mixed layer), 从而使基底变得稀软, 水体也因悬浮物的增多而变得混浊[37]. 这种底质的变革, 既有助于底栖生物从表栖进一步扩展到不同深度的内栖, 同时也为滤食生物的繁盛和辐射提供了食物源. 不过, 也有专家认为, 伴随着文石海向方解石海转变, 奥陶纪海底更多的是硬底(hardground), 即便是不占优势的软基底, 其中也含有丰富的钙质碎屑. 奥陶纪硬底的大面积发育, 为钙质生物的涌现(如海百合、苔藓虫、腕足动物等)和硬底生物群落的大量形成创造了有利条件[78,94,95].

在内因方面, 生物自身对奥陶纪生物大辐射究竟扮演了何种角色? 对该时期底栖生物群落的居群分析表明, 虽然奥陶纪三叶虫的灭绝率高于腕足动物, 但是在二者的这种差异出现之前, 腕足动物的新生率就已经开始升高. 这表明从三叶虫占优势到以腕足动物等占主导地位的动物群转型过程, 除了生物间的相互作用外, 还有更关键的因素起作用——奥陶纪大辐射在本质上是非竞争性的(non-competitive)[96,97]. Paris等[25]认为几丁虫的辐射可能是由于自身染色体的易变性造成的. 最近, Benton和Emerson[98]认为显生宙以来的生物多样性增长是以指数型式递增的, 但中间被几次生物大灭绝事件所中断. 这种型式也表明了生物多样性的增长是非竞争性的, 根据这种型式, 生物的多样性增长会持续加速下去, 直到被中断为止. 增长期间, 假如生存空间受限, 即到一定时候就不再有新的空间供生物占领, 那么生物就可能朝小型化方向演化, 以求生存. 另一方面, 生物通常会采取我们意想不到的一些方式来拓展生存空间, 比如上天、入地, 或像一些细菌那样深入到地壳深部[99].

另一方面, 奥陶纪海洋生物也展示了它们之间可能存在的生存竞争和协同演化关系. 对奥陶纪双壳类和腹足类时空格局的研究则显示, 二者的辐射演化轨迹极为相似, 可能有共同的、内在的宏演化特性在起关键作用[100]. 华南奥陶纪的三叶虫有向深水环境迁移的趋势, 可能与其他生物(如腕足动物)的兴起有关. 奥陶纪笔石动物多样性的三个峰值在时间上与疑源类等门类非常相似, 也可能表明二者存在共生或食物关系. 疑源类作为有机质壁浮游植物的代表, 可成为许多动物的潜在食物源, 其多样性在奥陶纪达到前所未有的高峰[39]. 而奥陶纪辐射的大部分生物都是滤食性的、或以滤食为主的类群, 这或许说明了食物在奥陶纪生物大辐射中所起的关键作用.

总体而言, 目前对奥陶纪海洋生物之间的相互关系研究不多, 对奥陶纪海洋生物群落的结构特征、演替和复杂性也需要进一步认识. 因此, 将来加强这方面的研究工作将有助于加深和促进我们对奥陶纪生物大辐射的起因和机制的认识.

5　结语

基于全球性数据得出的奥陶纪海洋生物多样性曲线显示, 奥陶纪生物大辐射事件始于早奥陶世晚期, 多样性呈阶梯式增长, 是一次全球性事件. 但是, 就不同门类而言, 特别是生态类型不同的生物类群, 其演化型式有差异, 在辐射起始时间上也不一致. 对不同地区来说, 浮游生物具有大体相似的演化型式和进程, 表明受全球性因素影响较大. 而部分底栖生

物则表现出一定的地区性差异, 显示出对纬度和气候等因素的依赖. 此外, 对华南板块的浅水台地和深水斜坡环境的生物多样性研究表明, 不同的底质和水深对一些生物门类的宏演化具有控制作用. 这些具体门类和典型地区的研究显示了奥陶纪生物大辐射的高度复杂性, 不同生物门类多样性演化的差异性, 以及各种环境背景下生物辐射演化的不同进程.

奥陶纪生物大辐射建立了古生代演化动物群的基本结构框架, 并可能已形成一个复杂、但较为稳定的食物网或食物链, 使得在奥陶纪之后到二叠纪末长达 2 亿多年的时间里, 生物多样性相对稳定. 在奥陶纪大辐射过程中, 大量滤食生物涌现, 海底表面上下的摄食生态分层得到显著加强和扩展. 同时, 海底和远洋食肉类动物出现, 植食性动物类群增加, 生物之间的共生关系较多. 生活模式从寒武纪的 19 种增加到奥陶纪末的 30 种, 表明这次生物大辐射既是生物多样性剧增的过程, 也是生态空间快速拓展的过程. 但是, 奥陶纪生物大辐射研究还有大量古生态学方面的问题需要解决.

利用数理统计的方法对化石记录进行各种偏差的纠正分析, 是当前奥陶纪生物辐射研究的一个重要方向. 在进行主要陆块之间的生物多样性对比时, 如果对比主体的体量不等、时间跨度不等、沉积相或生物相不同, 都会导致多样性对比的偏差, 甚至得出相反的结论, 对此我们应予关注. 此外, 化石记录与沉积相的关系是研究地史时期生物多样性的重要内容, 也是一个难题, 我们认为, 沉积相或许更大程度上反映了生物当时所处的古环境特征, 而不是埋藏环境, 因此化石与沉积记录的并行情况可能更多地体现了特定化石门类对具体生存环境(如古纬度、水深、古洋流等)的依赖性.

奥陶纪生物大辐射的起因和控制因素是最受关注、同时又令人困惑和费解的难题. 许多专家试图从外因的角度来探讨辐射的机制, 提出种种假说, 如全球性构造活动加剧、岛弧和大陆边缘地体发育、古气候和海平面变化、火山活动加剧、超级地幔柱形成、底质革命及推测的天体撞击事件等, 大多不能完全令人信服. 另一方面, 一些专家根据不同生物类群的宏演化比较和数学模型分析结果提出, 奥陶纪生物大辐射在本质上是非竞争性的, 竞争可能不是导致奥陶纪大辐射的主要因素. 对奥陶纪古环境和生物群落的特征也都还有许多问题需要解答.

致谢 本文在准备和撰写过程中与周志毅、朱茂炎、李军、沈炎彬、刘建波、Arnie Miller、Steve Holland、David Harper 和 Jin Jisuo 等同仁进行了有益的讨论, 文稿承陈旭和戎嘉余院士审阅, 并提出宝贵建议, 审稿人提出建设性意见, 在此一并致谢.

参考文献

1 Droser M L, Sheehan P M, Fortey R A, et al. The nature of diversification and paleoecology of the Ordovician radiation with evidence from the Great Basin. In: Cooper J D, Droser M L, Finney S C, eds. Ordovician Odyssey: Short Papers for the Seventh International Symposium on the Ordovician System. California: SEPM, 1995. 405—408

2 Sepkoski Jr J J, Sheehan P M. Diversification, faunal change, and community replacement during the Ordovician Radiations. In: Tevesz M J S, McCall P L, eds. Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities. New York: Plenum Press, 1983. 673—717

3 Sepkoski Jr J J. The Ordovician Radiations: diversification and extinction shown by global genus-level taxonomic data. In: Cooper J D, Droser M L, Finney S C, eds. Ordovician Odyssey: Short Papers for the Seventh International Symposium on the Ordovician System. California: SEPM, 1995. 393—396

4 Miller A I. Ordovician Radiation. In: Briggs D E G, Crowther P R, eds. Palaeobiology Ⅱ. Oxford: Blackwell Publishing, 2003. 49—52

5 Chen J Y, Bottjer D J, Oliveri P, et al. Small bilateral fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian. Science, 2004, 305: 218—222[DOI]

6 Chen J Y, Oliveri P, Gao F, et al. Precambrian animal life: probable developmental and adult cnidarian forms from the Doushantuo Formation of China. Dev Biol, 2002, 248: 182—196[DOI]

7 Zhuravlev A Y, Wood R A. Anoxia as the cause of the mid-Early Cambrian (Botomian) extinction event. Geology, 1996, 24(4): 311—314[DOI]

8 Webby B D, Droser M L, Paris F. Final report of IGCP Project 410(1997—2002)—The Great Ordovician Biodiversification Event. Episodes, 2004, 27(3): 203—208

9 Webby B D, Elias R J, Young G A, et al. Section 15. Corals. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 124—146

10 Sepkoski Jr J J, Bambach R K, Raup D M, et al. Phanerozoic marine diversity and the fossil record. Nature, 1981, 293: 435—437[DOI]

11 Westrop S R, Adrain J M. Trilobite alpha diversity and the reorganization of Ordovician benthic marine communities. Paleobiology, 1998, 24(1): 1—16

12 Adrain J M, Fortey R A, Westrop S R. Post-Cambrian trilobite diversity and evolutionary faunas. Science, 1998, 280: 1922—1925[DOI]

13 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

14 Adrain J M, Edgecombe G D, Fortey R A, et al. Section 24. Trilobites. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 231—254

15 Miller A I, Mao S. Scales of diversification and the Ordovician Radiation. In: McKinney M L, Drake J A, eds. Biodiversity Dynamics: Turnover of Populations, Taxa, and Communities. New York: Columbia University Press, 1998. 288—310

16 Harper D A T, Rong J Y, Sheehan P M. Ordovician diversity patterns in early rhynchonelliform (protorthode, orthide and strophomenide) brachiopods. Acta Univ Carolinae Geol, 1999, 43(1-2): 325—327

17 Harper D A T, Cocks L R M, Popov L E, et al. Section 17. 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

18 Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 1—484

19 Sprinkle J, Guensburg T E. Crinozoan, blastozoan, echinozoan, asterozoan, and holmalozoan echinoderms. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 266—280

20 Taylor P D, Ernst A. Section 16. Bryozoans. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 147—156

21 Frey R C, Beresi M S, Evans D H, et al. Section 21. Nautiloid cephalopods. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 209—213

22 Frýda J, Rohr D M. Section 19. Gastropods. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 184—195

23 Cope J C W. Section 20. Bivalve and rostroconch mollusks. 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

24 Carrera M G, Rigby J K. Section 12. Sponges. 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

25 Paris F, Achab A, Asselin E, et al. Section 28. 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

26 Albanesi G L, Bergström S M. Section 29. Conodonts: Lower to Middle Ordovician record. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 312—326

27 Chen X, Zhang Y D, Fan J X. Ordovician graptolite evolutionary radiation: a review. Geol J, 2006, 41: 289—301[DOI]

28 Hammer O. Biodiversity curves for the Ordovician of Baltoscandia. Lethaia, 2003, 36: 305—314[DOI]

29 Fortey R A, Cocks L R M. Palaeontological evidence bearing on global Ordovician-Silurian continental reconstructions. Earth-Sci Rev, 2003, 61: 245—307[DOI]

30 Chen X, Rong J Y, Wang X F, et al. Correlation of the Ordovician rocks of China. IUGS Publication, 1995, 31: 1—104

31 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, 等, 主编. 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

32 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[DOI]
33 詹仁斌, 戎嘉余. 华南早-中奥陶世腕足动物的辐射. 见: 戎嘉余, 等, 主编. 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
34 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(3-4): 271—188[DOI]
35 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, 等, 主编. 生物的起源、辐射与多样性演变——华夏化石的启示. 北京: 科学出版社, 2006. 285—316, 867—869
36 Zhang Y D, Chen X, Goldman D. Diversification patterns of Early and Mid Ordovician graptolites in South China. Geol J, 2007, 42(3-4): 315—337[DOI]
37 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, 等, 主编. 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
38 Fang Z J. An introduction to Ordovician bivalves of southern China, with a discussion of the early evolution of the Bivalvia. Geol J, 2006, 41(3-4): 303—328[DOI]
39 李军、燕夔. 华南早中奥陶世疑源类的辐射. 见: 戎嘉余, 等, 主编. 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
40 刘建波. 华南早-中奥陶世生物大辐射期间的海平面变化. 见: 戎嘉余, 等, 主编. 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. 335—360, 875—877
41 Jablonski D, Sepkoski J J, Bottjer D J, et al. Onshore-offshore patterns in the evolution of Phanerozoic shelf communities. Science, 1983, 222: 1123—1125[DOI]
42 Sepkoski Jr J J, Miller A I. Evolutionary faunas and the distribution of Paleozoic benthic communities in space and time. In: Valentine J W, ed. Phanerozoic Diversity Patterns: Profiles in Macroevolution. Princeton: Princeton University Press, 1985. 153—190
43 Cooper R A. Ecostratigraphy, zonation and global correlation of earliest Ordovician planktic graptolites. Lethaia, 1999, 32: 1—16
44 Zhang Y D, Chen X. Palaeobiogeographic distribution of *Pseudisograptus* and early biserials in South China and its implication for the origination of major graptolite faunas in the Ordovician. In: Li J, Fan J X, Percival I, eds. Acta Palaeont Sin, 2007, 46(Suppl): 530—536
45 Bambach R K. Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic. In: Tevesz M J S, McCall P L, eds. Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities. New York and London: Plenum Press, 1983. 719—746
46 Guensburg T E, Sprinkle J. Ecologic radiation of Cambro-Ordovician echinoderms. In: Zhuravlev A Y, Riding R, eds. The Ecology of the Cambrian Radiation. New York: Columbia University Press, 2001. 428—444
47 Underwood C J. The position of graptolites within Lower Palaeozoic planktic ecosystems. Lethaia, 1993, 26: 189—202[DOI]
48 Loydell D K, Zalasiewicz J, Cave R. Predation on graptoloids: new evidence from the Silurian of Wales. Palaeontology, 1998, 41(3): 423—427
49 Han N R, Chen X. Regeneration in *Cardiograptus*. Lethaia, 1994, 27: 117—118[DOI]
50 Maletz J. Genetically controlled cortical tissue deposition in *Normalograptus scalaris* (Hisinger, 1837). Pälaeontol Z, 2003, 77(2): 471—476
51 Bates D E B, Loydell D K. Parasitism on graptoloid graptolites. Palaeontology, 2000, 43(6): 1143—1151[DOI]
52 Fortey R A, Owens R M. Feeding habits in trilobites. Palaeontology, 1999, 42(3): 429—465[DOI]
53 Alexander R R. Resistance to and repair of shell breakage induced by durophages in Late Ordovician brachiopods. J Paleont, 1986, 60(2): 273—285
54 Zhan R B, Vinn O. Cornulitid epibionts on brachiopod shells from the Late Ordovician (middle Ashgill) of East China. Estonian J Earth Sci, 2007, 56(2): 101—108
55 Elliot D K, Brew D C. Cephalopod predation on a desmoinesian brachiopod from the Naco Formation, Central Arizona. J Paleont, 1988, 62(1): 145—147
56 Ebbestad J O R, Peel J S. Attempted predation and shell repair in Middle and Upper Ordovician gastropods from Sweden. J Paleont, 1997, 71(6): 1007—1019
57 Bockelie T, Fortey R A. An early Ordovician vertebrate. Nature, 1976, 260: 36—38[DOI]
58 Erdtmann B D, Weber B, Schultze H P, et al. A possible agnathan plate from the lower Arenig (Lower Ordovician) of South Bolivia. J Vert Paleont, 2000, 20(2): 394—399[DOI]

59 Turner S, Blieck A, Nowlan G S. Vertebrates (Agnathans and Gnathostomes). In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 327—335
60 Sansom I J, Smith M P. Late Ordovician vertebrates from the Bighorn Mountains of Wyoming, USA. Palaeontology, 2005, 48(1): 31—48[DOI]
61 Long J A. Rise of fishes. In: Briggs D E G, Crowther P R, eds. Palaeobiology Ⅱ. Oxford: Blackwell Publishing, 2003. 53—57
62 Sweet W C, Donoghue P C J. Conodonts: past, present, future. J Paleont, 2001, 75(6): 1174—1184[DOI]
63 Purnell M A. Feeding in conodonts and other early vertebrates. In: Briggs D E G, Crowther P R, eds. Palaeobiology Ⅱ. Oxford: Blackwell Publishing, 2003. 401—404
64 Carrera M G. Epizoan-sponge interactions in the Early Ordovician of the Argentine Precordillera. Palaios, 2000, 15(4): 261—272
65 Bush A M, Bambach R K, Daley G M. Changes in theoretical ecospace utilization in marine fossil assemblages between the mid-Paleozoic and late Cenozoic. Paleobiology, 2007, 33(1): 76—97[DOI]
66 Bambach R K, Bush A M, Erwin D H. Autecology and the filling of ecospace: key metazoan radiations. Palaeontology, 2007, 50(1): 1—22[DOI]
67 Bambach R K, Knoll A H, Sepkoski Jr J J. Anatomical and ecological constraints on Phanerozoic animal diversity in the marine realm. Proc Natl Acad Sci USA, 2002, 99(10): 6854—6859[DOI]
68 戎嘉余, 樊隽轩, 李国祥. 华南史前海洋生物多样性的演变型式. 见: 戎嘉余等, 主编. 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. 785—816, 960—962
69 Miller A I, Foote M. Calibrating the Ordovician Radiation of marine life: implications for Phanerozoic diversity trends. Paleobiology, 1996, 22(2): 304—309
70 Miller A I, Mao S G. Association of orogenic activity with the Ordovician radiation of marine life. Geology, 1995, 23(4): 305—308[DOI]
71 Fan J X, Chen X. Preliminary report on the Late Ordovician graptolite extinction in the Yangtze region. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 2007, 245: 82—94[DOI]
72 Peters S E, Foote M. Biodiversity in the Phanerozoic: a reinterpretation. Paleobiology, 2001, 27(4): 583—601[DOI]
73 Holland S M. The quality of the fossil record: a sequence stratigraphic perspective. In: Erwin D H, Wing S L, eds. Deep Time: Paleobiology's Perspective. Lawrence: The Paleontological Society, 2000. 148—168
74 Smith A B, Gale A S, Monks N E A. Sea-level change and rock-record bias in the Cretaceous: a problem for extinction and biodiversity studies. Paleobiology, 2001, 27(2): 241—253[DOI]
75 Peters S E. Geologic constraints on the macroevolutionary history of marine animals. Proc Natl Acad Sci USA, 2005, 102(35): 12326—12331[DOI]
76 张元动, 陈旭. 奥陶纪笔石动物的多样性演变与环境背景. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2008, 38(1): 10—21
77 Miller A I, Connolly S R. Substrate affinities of higher taxa and the Ordovician Radiation. Paleobiology, 2001, 27(4): 768—778[DOI]
78 Harper D A T. The Ordovician biodiversification: setting an agenda for marine life. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 2006, 232: 148—166[DOI]
79 Barnes C R, Fortey R A, Williams S H. The pattern of global bio-events during the Ordovician period. In: Walliser O, ed. Global Events and Event Stratigraphy. Heidelberg: Springer-Verlag, 1996. 139—172
80 Qing H R, Barnes C R, Buhl D, et al. The strontium isotopic composition of Ordovician and Silurian brachiopods and conodonts: relationships to geological events and implications for coeval seawater. Geochim Cosmochim Acta, 1998, 62(10): 1721—1733[DOI]
81 Shields G A, Carden G A F, Veizer J, et al. Sr, C, and O isotope geochemistry of Ordovician brachiopods: a major isotopic event around the Middle-Late Ordovician transition. Geochim Cosmochim Acta, 2003. 67(11): 2005—2025[DOI]
82 Shields G A, Veizer J. Section 6. Isotopic signatures. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 68—71
83 Barnes C R. Was there an Ordovician superplume event? In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 77—80
84 Schmitz B, Harper D A T, Pencker-Ehrenbrink B, et al. Asteroid breakup linked to the Great Ordovician Biodiversification Event. Nature Geosci, 2008, 1(1): 49—53[DOI]
85 Barnes C R. Ordovician oceans and climate. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 72—76

86 Berner R A. Modeling atmospheric O_2 over Phanerozoic time. Geochim Cosmochim Acta, 2001, 65(5): 685—694[DOI]

87 Lasaga A C, Ohmoto H. The oxygen geochemical cycle: dynamics and stability. Geochim Cosmochim Acta, 2002, 66(3): 361—381[DOI]

88 Webby B D. In search of triggering mechanisms for the great Ordovician biodiversification. Geol Soc Aust Abstr, 2000, 61: 129—130

89 Railsback L B, Ackerly S C, Anderson T F, et al. Palaeontological and isotope evidence for warm saline deep waters in Ordovician oceans. Nature, 1990, 343: 156—159[DOI]

90 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

91 Miller K G, Kominz M A, Browning J V, et al. The Phanerozoic record of global sea-level change. Science, 2005, 310: 1293—1298[DOI]

92 Bottjer D J, Hagadorn J W, Dornbos S Q. The Cambrian substrate revolution. GSA Today, 2000, 10(9): 1—7

93 陈均远. 动物世界的黎明. 南京: 江苏科学技术出版社, 2004. 1—366

94 Rozhnov S V. Evolution of the hardground community. In: Zhuravlev A Y, Riding R, eds. The Ecology of the Cambrian Radiation. New York: Columbia University Press, 2001. 238—253

95 Palmer T J, Wilson M A. Calcite precipitation and dissolution of biogenic aragonite in shallow Ordovician calcite seas. Lethaia, 2004, 37: 417—427[DOI]

96 Westrop S R, Adrain J M. Trilobite alpha diversity and the reorganization of Ordovician benthic marine communities. Paleobiology, 1998, 24(1): 1—16

97 Connolly S R, Miller A I. Global Ordovician faunal transitions in the marine benthos: proximate causes. Paleobiology, 2001, 27(4): 779—795[DOI]

98 Benton M J, Emerson B C. How did life become so diverse? The dynamics of diversification according to the fossil record and molecular phylogenetics. Palaeontology, 2007, 50(1): 23—40[DOI]

99 Benton M J. Biodiversity through time. In: Briggs D E G, Crowther P R, eds. Palaeobiology Ⅱ. Oxford: Blackwell Publishing, 2003. 211—220

100 Novack-Gottshall P M, Miller A I. Comparative geographic and environmental diversity dynamics of gastropods and bivalves during the Ordovician Radiation. Paleobiology, 2003, 29(4): 576—604[DOI]