

文章编号: 1000-0550(2008) 06-0904-09

黔南晚石炭世珊瑚礁生态系统研究¹

常洪伦 董旭明 巩恩普 关长庆 张永利 孙宝亮 杨丽丽 李金梅

(东北大学地质系 沈阳 110004)

摘要 黔南晚石炭世发育了大规模的后生动物骨架礁,这在晚泥盆世的 F/F 生物绝灭事件后尚属罕见。礁的主体是由 *Fomithevela* 建造而成。礁体在空间上由四个单元组成,自下而上依次是生物碎屑滩、点礁和泥丘、生物碎屑灰岩和 *Fomithevela* 骨架岩。各单元生态系统中的生物组成不同,营养结构也有相应的差异。按各生物在食物链中的位置可以分为生产者、消费者和分解者,按其在造礁过程中的作用又分成造礁生物、附礁生物。分析表明,各生物在食物链中的位置不同,其在礁体形成过程中也分别担任着造礁、附礁等角色。由各单元的生物组成和空间位置关系,推测反演了生态系统的发育过程,并划分成生物碎屑滩阶段、点礁和泥丘阶段、*Fomithevela* 定殖阶段和 *Fomithevela* 统殖阶段四个阶段。*Fomithevela* 和 *Ivanovia cf. manchurica* 两种珊瑚的生活习性和生长方式决定了它们在珊瑚礁生态系统中的地位,而整个生态系统也依靠快速吸收营养盐的营养机制维持了各物种的生存和发展。

关键词 黔南 晚石炭世 珊瑚礁 生态系统

第一作者简介 常洪伦 男 1984 年出生 在读硕士 矿产普查与勘探 地层与古生物学 E-mail: changhonglun@126.com

中图分类号 P534.45 **文献标识码** A

0 引言

受晚泥盆世弗拉斯—法门期生物大绝灭(又称 F/F 事件)的影响,晚石炭世的生物在多样性方面表现出了与泥盆纪的不同。在这次生物大绝灭中,泥盆纪繁盛的珊瑚、层孔虫、苔藓虫等基本灭绝,全球 151 种珊瑚全遭劫难,47 个浅海相珊瑚属中也只有 2~3 个属尚能残存下来^[1,2]。因此,石炭—二叠纪出现的主要是钙藻—苔藓虫—海绵生态系统^[3]。在进入石炭纪后,已经彻底瓦解的珊瑚礁群落也逐渐复苏,并形成了一些初具规模的珊瑚礁。与大规模成礁的泥盆纪和二叠纪相比,石炭纪的成礁规模并不大,生物属种和生物量都较另外两个时期少。石炭纪的生物群落虽不是一个连续的过程,但 West 认为石炭纪的造礁群落是 F/F 事件后重新发展起来的新群落,该群落在石炭纪的演化历史重演了前石炭纪造礁群落的全过程^[4]。在黔南紫云猴场地区也发育了一些珊瑚礁体,这些礁体的造礁生物群落在 F/F 事件背景下形成并初步演化,是研究 F/F 事件后礁群落复苏过程的很好材料^[5]。

对石炭纪珊瑚礁生态系统的研究不仅可以得知石炭纪的生物繁盛程度,还可以推测出石炭纪所经历

的环境变化,包括海平面升降、地壳的运动情况等。贵州南部的台地边缘发育了多种礁体,本文拟通过对其中珊瑚礁生态系统的研究,分析其中的生物组成、营养通量,进而得出各种成礁生物的关系,推测礁体的发育和演化过程。

1 区域地质概况

黔南猴场地区位于扬子地台南缘,地层分区属华南区滇黔桂分区黔南、桂北、滇东南小区^[6],独山—威宁分区^[7]。该区地层发育完整,石炭—二叠纪地层连续沉积,沉积物以亮晶生物屑灰岩及泥晶生物屑灰岩为主,构造位置属贵州紫云翁刀穹隆背斜的翼部,背斜由威宁组和马平组组成(图 1)。冯增昭等在编制中国南方石炭纪岩相古地理图时,将中国南方晚石炭世海相地层划分为五个大型陆表海碳酸盐岩台地沉积类型^[8],该区位于中国南方西南部碳酸盐岩台地的北缘。其北部为开阔台地相,南部为台缘斜坡相(图 2)^[9]。

2 珊瑚礁基本特征

礁体近东西向展布,高约 60 m,宽约 150 m,属后生动物造架礁。相对于石炭纪的其它生物礁,该礁体

¹ 国家自然科学基金项目(批准号:40572014)资助。
收稿日期:2008-01-23 收修改稿日期:2008-04-21

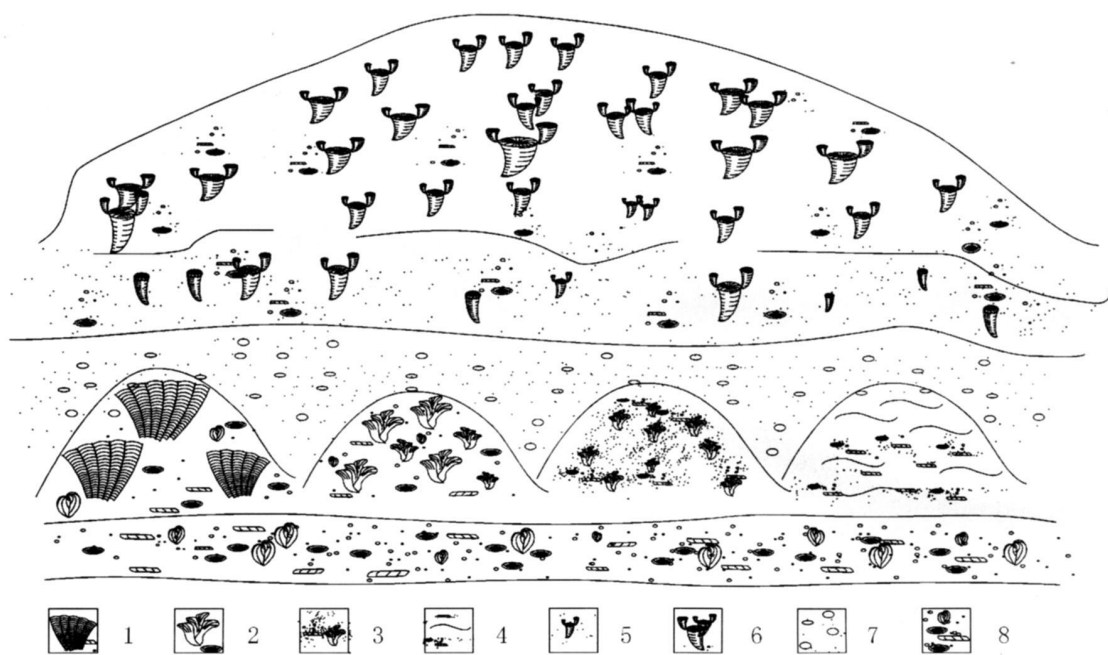


图 3 紫云扁平村珊瑚礁结构图

1. *Ivanovia cf. manchurica* 骨架岩; 2. 叶状藻灰岩; 3. 藻粘结石; 4. 泥丘; 5. 含 *Fomitchevella* 亮晶生物碎屑灰岩;
6. *Fomitchevella* 骨架岩; 7. 亮晶生物碎屑灰岩; 8. 生物碎屑灰岩

Fig. 3 Structure of coral reef at Bianping Village, Ziyun, southern Guizhou

1. Framestone of *Ivanovia cf. manchurica*; 2. Phylloid limestone; 3. Algal bindstone; 4. Mud mound; 5. Biosparite with *Fomitchevella*; 6. Framestone of *Fomitchevella*; 7. Biosparite; 8. Bioclastic limestone

造礁主体 *Fomitchevella* 是一种个体粗大的珊瑚, 多呈柱状, 群体呈笙状, 内部栉壳结构发育 (图 4), 排列紧密, 构成礁的骨架。 *Ivanovia cf. manchurica* 是另一种四射珊瑚, 属花瓣珊瑚科伊凡诺夫珊瑚^[10], 为伊凡诺夫珊瑚属满洲种的相似种。多呈块状复体, 个体间由泡沫板相连 (图 5)。其块状群体构成礁体底部部分生物丘的骨架, 空隙中充填生物碎屑和亮晶方解石胶结物。



图 4 *Fomitchevella* 群体
Fig. 4 *Fomitchevella* colony



图 5 *Ivanovia cf. manchurica* 群体
Fig. 5 *Ivanovia cf. manchurica* colony

3 珊瑚礁生态系统

珊瑚礁为海洋中一类非常特殊的生态系统, 保持有较高的生物多样性和初级生产力, 被誉为“海洋中的热带雨林”、“蓝色沙漠中的绿洲”, 一般认为达到了海洋生态系统发展的上限^[11]。完整的珊瑚礁生态系统包括珊瑚礁生物群落、周围的海洋环境及其相互关系。

珊瑚礁生态系统的发育和终结, 既有内部因素的作用, 还受到外界因素的影响。内部因素指的是生态系统中各生物在空间上的位置和食物链中的关系, 外部因素主要指光线、水动力条件和营养盐的供给情况。为了更加清楚地描述珊瑚礁生态系统的形成和结束, 本文从生物组成、水体能量和造礁过程三个方面对礁体进行分析。

3.1 生物组成

珊瑚礁生物群落是海洋环境中种类最丰富、多样性程度最高的生物群落, 几乎所有海洋生物的门类都有代表生活在珊瑚礁中各种复杂的栖息空间^[12], 生活方式多样。按照各生物在食物网中的位置, 可将其分为如下类型:

(1) 生产者

叶状藻是本区内十分重要的一种植物, 它不仅在水体食物链中作为生产者, 更重要的是它还是一类造礁生物。

叶状藻的藻片密集叠覆, 面积大而富有柔韧性。在造礁过程中, 叶状藻有两方面的作用: 一是障积灰泥。叶状藻生长在水体动能中等的环境中, 依靠类根器官固着在基底之上^[13]。当携带有灰泥的水体流经叶状藻群落时, 由于藻片的柔韧性, 水体动能减弱下来, 相对静止使悬浮于水体中的灰泥等物质沉积下来, 逐渐填充至叶状藻所搭建的格架空间中。二是粘结捕获灰泥。叶状藻的藻片可分泌粘液, 当水体中的微小颗粒或某些微生物的尸体缓慢沉降在藻片上时, 粘液就会将其粘结捕获, 直至完全包裹, 并进一步防止了被水流带走的可能。随着沉积物量的增加, 叶状藻的搭建空间被逐步充填。

有些其它的生产者也具有和叶状藻类似的功能^[14], 它们共同障积和粘结水体中的灰泥和生物颗粒, 形成障积岩和粘结岩。

晚石炭世珊瑚礁与现代珊瑚礁的一个很重要区别就是缺少虫黄藻。现代珊瑚礁中虫黄藻是一类比较特殊的生产者, 它与珊瑚为共生关系。当由于环境

变化而引起珊瑚体内虫黄藻死亡或虫黄藻体内失去色素时, 就会引起珊瑚礁的白化^[15]。晚石炭世珊瑚礁中也有些共生藻类, 但它们不是生长在珊瑚的体内, 而是生活在珊瑚礁生态系统中, 与珊瑚为营养共生关系。

生产者还包括一些浮游植物, 如蓝绿藻等, 以及一些底栖藻类, 如红藻和绿藻。它们多破碎^[16], 不能直接造礁, 但可作为附礁生物, 生长或填充在造架生物搭建的空间中。

(2) 消费者

主要是一些海生浮游和底栖动物。在黔南晚石炭世珊瑚礁生态系统中, *Famitchevella* 和 *Ivanovia cf manchurica* 都参与造礁, 但在造礁中起着不同的作用。

Ivanovia cf manchurica 以四种生长方式: 覆盖式蔓延生长、缠绕式蔓延生长、包覆式生长和孤立分布式生长在生物碎屑滩上形成小点礁^[17]。*Ivanovia cf manchurica* 为块状群体珊瑚, 彼此之间靠泡沫板连接, 个体的生长空间较小, 因此在成礁时一般规模不大, 而以礁丘形式居多。

Famitchevella 是建造大型珊瑚礁的主要生物, 其肢体粗大, 可以抵抗强水动力条件的冲击。*Famitchevella* 营出芽生殖, 其对环境的适应能力和特殊的筐状个体排列方式, 使得自身在向上直立生长的同时也横向扩展, 最终构成了礁的主体。

海百合作为本区的一种生物, 不直接成礁, 却能辅助成礁。一方面, 海百合的茎杆破碎后可以填充到珊瑚的骨架空间中, 成为充填物; 另一方面, 它们可以引导其它生物成礁。在黔南晚石炭世生物礁中, 有一类特殊的礁体。建造这类礁体的生物至今尚未能确定种属, 关长庆等称之为“未名生物”^[18]。海百合向上生长时, 未名生物便能以缠绕茎杆的方式, 跟随其生长。未名生物的生长速度快, 并能在风浪大、水动力条件强的环境中生存, 占据了大部分空间, 甚至在生存空间竞争中对 *Ivanovia cf manchurica* 处于优势地位^[18], 充分说明了该物种对环境的适应能力。

筴腕足类在本区不是造礁生物, 但它们在礁体形成过程中的作用是不可忽视的。在礁体建造的初期, 筴碎屑、腕足壳与其它生物的硬体碎屑等分散在浅滩之上, 形成生物碎屑滩, 为珊瑚的迁入定殖提供了条件。在珊瑚群体的生长过程中, 不断有新的筴屑和腕足壳等填充到珊瑚个体之间的空间里, 成为充填物。筴屑和腕足壳的破碎程度和分选性, 能够反映出

当时水动力条件的强弱。

群落中的某些腹足类, 没有造礁功能, 但可以通过在礁体上钻孔、掘洞等方式进行毁礁。它们死后的硬壳, 又可填充到造架生物提供的空间里, 属附礁生物。在对礁体的贡献上看, 它们又是毁礁生物。

群落中的一些滤食生物, 生活在珊瑚礁生态系统之内, 以浮游藻类和浮游动物为食。死后的遗体或遗骨个体较小, 可散落填充到珊瑚的骨架礁中。

(3) 分解者

主要是一些浮游细菌和底栖细菌类, 它们可以将生态系统中生物的遗体分解, 留下硬体部分参与造礁。在研究区内蓝细菌是一类比较重要的细菌, 在分解生物残体的同时, 自身还能分泌粘液, 捕捉灰泥等细小颗粒, 构成内部孔隙不发育的蓝细菌粘结岩^[19]。

3.2 能量转换

珊瑚礁生态系统有很高的生产力, 这些生产力的绝大部分都来自于初级生产力, 即由底栖植物、浮游植物、共生藻和自养细菌所提供的生产力^[20]。能量在生态群落中的转换是靠各类生物群团来完成的, 其中每一生物群团中的生物都处于同一营养级上。能量从低营养级的群团转移到高营养级的群团, 并在转移过程中消耗或散失到周围环境中。

礁体建造的初期, 为 *Ivanovia cf manchurica* 和叶状藻在生物碎屑滩上搭建小点礁的时期, 此时的生态群落是以 *Ivanovia cf manchurica* 为代表的消费者和以叶状藻为代表的生产者为主的生物群团组合。它们隶属于同一个生态系统, 但各自单独成礁, 故在食物链中没有捕食关系, 仅存在生存空间上的竞争关系。在 *Ivanovia cf manchurica* 为主的生态群落中, *Ivanovia cf manchurica* 既是群落的关键种, 又是优势种。礁体建造的后期, *Fam itchevella* 进入定殖并迅速扩张, 其对环境的适应能力更强, 成为生态系统中新的关键种和优势种。自生物碎屑滩时期起至造礁结束, 整个生态群落物理结构的物理结构如下表:

表 1 珊瑚礁群落物理结构

Table 1 Physical structure of coral reef community

生物群团	代表性生物
高捕食者群团	<i>Fom itchevella</i>
中捕食者群团	<i>Ivanovia cf manchurica</i> , 苔藓虫, 海百合等
中滤食者群团	<i>Bra chiopoda s Martinia sp.</i> , <i>Campaorita sp.</i> 等
低捕食者群团	藓及其它有孔虫等
生产者群团	蓝绿藻、叶状藻等藻类和蓝细菌等一些自生细菌

珊瑚礁群落并不是一个封闭的系统, 而是与外界有着不停物质交换和能量转换。对营养盐的吸收对维持珊瑚礁生态系统有至关重要的作用, 一方面可以保持生态系统中的物种数量, 使其不在食物网中缺失; 另一方面, 在生物遗体被分解的时候其体内的营养盐会释放出来, 容易随海水的流动而散失。 *Fom itchevella* 直立筇状生长, 个体粗大, 可以抵抗较强风浪。 *Ivanovia cf manchurica* 群体排列紧密, 覆盖在基底之上, 生长在礁前风浪较强的地带。它们都可以使流经的海水速度降低, 并通过快速吸收营养盐的协同模式进行吸收^[14], 即“水流速度越快吸收越快”和“奢侈消费营养盐”的调节机制。

在理想的光照和水温条件下, 影响珊瑚礁生态系统能量转换效率的环境因素是由居于其内的生物体之间的相互作用所决定的。珊瑚礁区的营养物质和初级生产力比无礁海域高出几十倍到几百倍^[22], 而维持高水平生产量的正是珊瑚礁生态系统中的各种生物体。

首先, 珊瑚礁生态系统中的植物和一些光能自养细菌利用太阳光进行光合作用, 并将其转化为能量储存在生态系统中。这些生产者自身的生长, 尽可能地扩大采光面积, 并会利用自身生长快的优势, 排挤其他生物, 占据生存空间。然后, 一些滤食者和低捕食者如有孔虫等, 会以这些植物和细菌为食, 将部分能量收归己有。随后, 高捕食者会以这些滤食者和低捕食者为食, 继续维持整个生态系统的能量转换(图 6)。

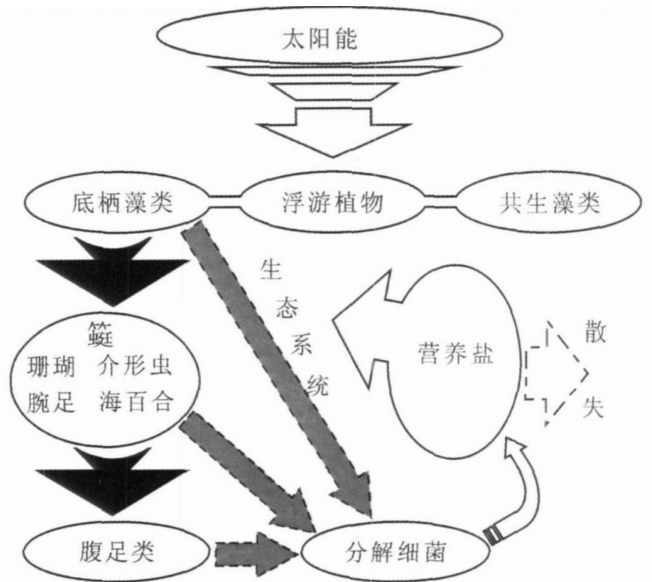


图 6 珊瑚礁生态系统能量转换图

Fig 6 Energy transformation in coral reef ecosystem

最后, 所有生物遗体的软体部分都可以在分解细菌的作用下分解, 其中的能量可以被细菌吸收, 营养盐类又可以释放出来, 一部分随海水流失, 一部分留在生态系统内, 继续参与营养盐流动。

黔南晚石炭世珊瑚礁生态系统生物量大, 种数多, 且规模大, 与缺失生物辐射阶段的演化过程相比, 其生物量仍能维持在一个相当高的水平, 这可能与“洪古勒楞避难所”有关^[23]。

3.3 珊瑚礁生态系统演化过程

黔南晚石炭世珊瑚礁的发育并不是连续的, 而是经过了许多间断和继续发育的过程。生态系统内各生物都遵循“适者生存”的原则, 自从在生物碎屑滩上定殖起, 能够适应环境变化的生物在生态系统中存活的时间较长, 如蛭和腕足类; 对环境变化较敏感的, 则在形成规模之后迅速消失, 如 *Ivanovia cf manchurica*。因此, 随着周围环境的变迁, 生态系统的组成也有了相应的变化。根据黔南晚石炭世珊瑚礁的单元分析, 可将其造礁过程分为如下几个阶段:

(1) 生物碎屑滩阶段

在晚石炭世晚期, 该区处于浅海碳酸盐台地边缘环境, 以富含蛭、腕足和海百合茎为特征。海流的冲刷作用比较强, 这些生物在失去了海底固着的能力之后, 其硬体往往随海流来回动荡, 不是被基底磨损就是相互碰撞致碎, 因此, 随着海平面的升降, 这些碎屑经过了反复的沉积—冲刷—沉积过程之后, 就在海底形成了层状生物碎屑滩。随着沉积的加强, 这些滩不断压实, 并发育新滩, 形成了稳固的基底, 为其它生物的定殖提供了条件。

(2) 点礁和泥丘阶段

该阶段在生物碎屑滩上形成一个点礁层, 由 *Ivanovia cf manchurica* 点礁、叶状藻点礁和泥丘共同组成, 具体形成过程如下:

¹ *Ivanovia cf manchurica* 点礁

在含有生物碎屑的基底形成之后, 水动力条件有所减弱, 一些 *Ivanovia cf manchurica* 先驱分子率先进入该区, 并逐渐定殖下来。由于此时的水体仍处于动荡状态, 一些小型的生物如蓝绿藻等尚不能稳定下来, 因此, 此时的生态系统生物物种较为单调, 仅有少量的珊瑚和有根结构的藻类, 蛭和腕足类仍占据较大的比例。 *Ivanovia cf manchurica* 的适应能力很强, 并且生长速度很快, 迅速在纵向和横向上扩张。 *Ivanovia cf manchurica* 营的是群体生活, 个体间紧密相连, 随着其块状整体的不断壮大, 其在海底的稳定

性也越来越强, 逐渐在礁前地带形成了一道抗浪的屏障, 并进一步减弱了水流, 为其他生物的定殖奠定了基础, 已有少量的叶状藻和蓝绿藻进入定殖。

④ 叶状藻点礁

水动力条件再次减弱之后, 水中的细小悬浮物也逐渐沉积下来, 水体的透光度得到提高, 为藻类的生长提供了有利条件。此时已形成了小规模生态系统, 藻类和 *Ivanovia cf manchurica* 营共生关系。藻类通过光合作用产生供 *Ivanovia cf manchurica* 呼吸的氧, *Ivanovia cf manchurica* 排放的 CO₂ 提供给藻类作为有机养分。整个生态系统已经具备了高效吸收营养盐的能力, 藻类和 *Ivanovia cf manchurica* 的生长速度加快, 在自身壮大的同时迅速占据周围的生存空间, 群落中的物种也逐渐增多。由于造礁生物密度的增大, 蛭和腕足类已经难于填充到造礁生物搭建的空间里, 此时的生物碎屑有减少的趋势。

(四) 点礁和泥丘

随着珊瑚礁生态系统的不断壮大, *Ivanovia cf manchurica* 的块状群体和叶状藻个体也有所增长。叶状藻的藻片有一定的韧性和强度, 可以抵抗一定速度的水流冲击。 *Ivanovia cf manchurica* 的抗风浪能力很强, 水流经过时速度有明显减弱。水流的减弱导致了沉积的加强, 水中的悬浮物质不断沉积下来。生态系统中的蓝绿藻可以分泌粘液, 捕获灰泥等沉积物。长时间的沉积也阻止了 *Ivanovia cf manchurica* 和叶状藻的生长, 生态系统的功能有所下降, 并逐渐衰退。在沉积再进一步加强之后, 整个生态系统的发育彻底停止, 在基底上形成了 *Ivanovia cf manchurica* 骨架礁、藻粘结岩、灰泥丘和叶状藻点礁。

上述小礁体在不同的环境中独立发育, 彼此相连, 成为扁平村生物礁组合的第一个点礁层, 作为其上卜礁基底的一部分, 构成台地边缘微隆起, 局部改变了环境, 有利于上覆主礁的生长^[24]。

(3) *Fam itchevella* 定殖阶段

在原基底上形成了点礁和泥丘后, 该区经过了漫长的沉积。由于 *Ivanovia cf manchurica* 和叶状藻的消失, 自由空间也多了起来, 保存下来的腕足、蛭和海百合等重新兴起, 再次形成生物碎屑滩。此时的生态系统物种比较单调, 除了腕足类、蛭、海百合外其它生物的量极为稀少, 然而 *Fam itchevella* 的入殖弥补了物种上的不足。在自由空间较大的情况下, 一些 *Fam itchevella* 先驱分子也开始进入了, 并在基底上定殖下来。 *Fam itchevella* 粗大的个体使它们能够抵抗风浪

的侵袭,但毕竟不如群体珊瑚稳固,在较强风浪条件下也会产生破碎,在含 *Fam itchevella* 亮晶生物碎屑灰岩中可见一些珊瑚碎片就能很好地说明这一点。

(4) *Fam itchevella* 统殖阶段

Fam itchevella 在基底上逐渐生长,其群体骨骼也在不断壮大。此时的生态环境较为适宜,水温、光线和营养盐的供应充足,残存的藻类也重新兴盛起来,为 *Fam itchevella* 的快速生长提供了条件。*Fam itchevella* 的群体为筐状排列,腕足壳、瓣壳和海百合茎的碎片可以填充到其空隙中。在整个生态系统中,*Fam itchevella* 在所有生物中占有绝对的优势,占据了大部分生存空间,并决定了整个群落的面貌和功能,成为群落中的优势种和关键种。其粗大的肢体形成了坚固的抗浪屏障,形成了水动力条件相对弱的环境,为生态系统中的其它生物提供了一个良好的生存环境。此后,水动力条件再次减弱,沉积加强,大量的灰泥覆盖了群落中的所有生物,*Fam itchevella* 停止生长,造礁体系瓦解,造礁过程结束(图 7)。

4 结论

作为全球晚石炭世后生生物造礁的典型,黔南珊

瑚礁在研究中具有十分重要的意义。其 *Fam itchevella* 群落不仅生物量大,生物种类也相对丰富。在石炭纪普遍缺少后生动物造礁的情况下,黔南珊瑚礁的研究,对重新认识石炭纪整体造礁群落的面貌及发展、演化方面具有重要的意义。

通过对黔南晚石炭世珊瑚礁生态系统的研究,对其中的生态群落组成和功能有了以下几点认识:

(1) 黔南晚石炭世珊瑚礁生态系统的繁盛,从客观上反映了晚泥盆世 F/F 事件后生物的复苏,对揭示晚古生代地史及演化过程具有重要意义。

(2) 黔南晚石炭世珊瑚礁生态系统的生物组成复杂,起主要作用的是造礁珊瑚 *Fam itchevella* 和 *Ivanovia cf. manchurica*,但不同的生活习性和生长方式决定了它们在珊瑚礁中的地位。*Fam itchevella* 个体大,茎杆粗壮,筐状生长和出芽生殖方式使它能够迅速向周围和上部扩张,使它成为影响生态系统的主要因素,同时也是整个群落的关键种和优势种;*Ivanovia cf. manchurica* 处于迎风浪区,个体之间排列紧密,扩散速度慢,因此只能局部成礁,只是整个生态系统的优势种。

(3) 在较强动力水流的作用下,整个生态系统在

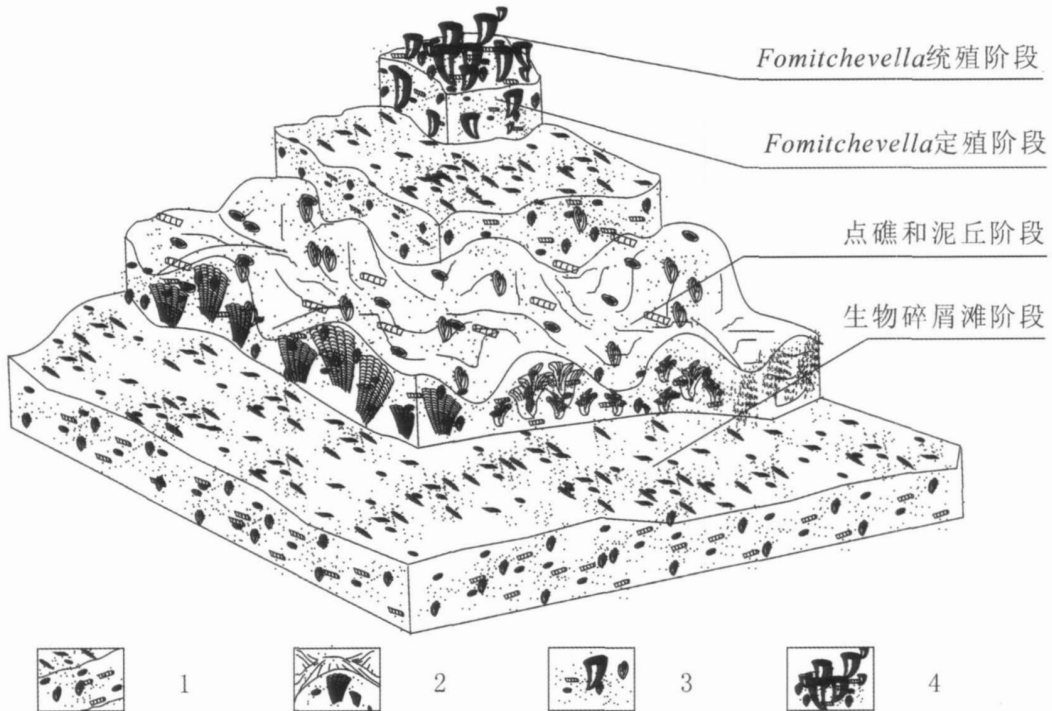


图 7 珊瑚礁群落演化图

1、生物碎屑滩; 2、点礁和泥丘; 3 *Fam itchevella* 个体; 4 *Fam itchevella* 骨架

Fig. 7 Evolution of coral reef communities

1 Bioclastic shoal; 2 Patchy reef and mud mound; 3. *Fam itchevella* individual; 4. *Fam itchevella* colony

与外界交换能量的同时, 还以“快速吸收”和“奢侈消费”的方式吸收海水中的营养盐, 以确保生态系统中各物种的生存和发展。

(4) 珊瑚与叶状藻等生产者在食物链中不存在捕食关系, 但存在生存空间上的竞争关系。它们为争取更大的生存空间, 尽可能地扩大采光面积。

(5) 黔南晚石炭世珊瑚礁的生态分析和成礁机制探讨, 为研究整个石炭纪生物界的发展及演化、揭示晚古生代地史和建立珊瑚礁生长动力模型提供了素材, 是比较典型的实例。

参考文献 (References)

- 1 Soraf J E, Pedder A E H. Late Devonian rugose corals and the Frasnian-Famennian crisis [J]. Canadian Journal of Earth Sciences, 1986, 23(9): 1265-1287
- 2 Soraf J E. Rugosa and the Frasnian-Famennian extinction event a progress report [J]. Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists, 1989, 8: 327-338
- 3 齐同文, 范嘉淋. 生物礁生态系统演化历史与地球环境的进化 [J]. 地质前缘 (中国地质大学, 北京), 2002, 9(3): 1-168 [Qi Tongwen, Fan Jiasong. Evolution of the reef ecosystem and the earth environment [J]. Earth Science Frontiers (China University of Geosciences Beijing), 2002, 9(3): 1-168]
- 4 West R R. Temporal changes in carboniferous reef mound communities [J]. Palaios, 1988, 3(2): 152-169
- 5 巩恩普, 关长庆, 孙宝亮, 等. 黔南地区石炭纪大型珊瑚礁研究 [J]. 中国科学 (D 辑), 2003, 33(7): 644-649 [Gong Enpu, Guan Changqing, Sun Baoliang et al. Unique recovery stage of reef communities after F/F event in a huge coral reef of Carboniferous South Guizhou, China [J]. Science in China (Series D), 2004, 47(5): 412-418]
- 6 王增吉, 等. 中国的石炭系 [M]. 北京: 地质出版社, 1990: 419 [Wang Zengji et al. Carboniferous System in China [M]. Beijing Geological Publishing House, 1990: 419]
- 7 贵州省区域地质矿产局. 贵州省区域地质志 [M]. 北京: 地质出版社, 1987: 164-194 [Bureau of Geology and Mineral Resources of Guizhou Province. Regional Geology of Guizhou Province [M]. Beijing Geological Publishing House, 1987: 164-194]
- 8 冯增昭, 杨玉卿, 鲍志东. 中国南方石炭纪岩相古地理 [J]. 古地理学报, 1999, 1(1): 76-86 [Feng Zengzhao, Yang Yuqing, Bao Zhilong. Lithofacies palaeogeography of the Carboniferous in South China [J]. Journal of Palaeogeography, 1999, 1(1): 76-86]
- 9 焦大庆, 马永生, 邓军, 等. 黔桂地区石炭纪层序地层格架及古地理演化 [J]. 现代地质, 2003, 17(3): 294-302 [Jiao Daqing, Ma Yongsheng, Deng Jun et al. The sequence-stratigraphic framework and the evolution of palaeogeography for Carboniferous of the Guizhou and Guangxi Areas [J]. Geoscience, 2003, 17(3): 294-302]
- 10 郭胜哲. 辽宁省东部及南部中晚石炭世珊瑚化石 [J]. 中国地质科学院沈阳地质矿产研究所所刊, 1987, 15: 99-113 [Guo Shengzhe. Coral fossil of Middle- and Late-Carboniferous in east and south Liaoning Province [J]. Shenyang Institute of Geology for Mineral Resources Publishing House, Chinese Academy of Geological Sciences, 1987, 15: 99-113]
- 11 赵美霞, 余克服, 张乔民. 珊瑚礁区的生物多样性及其生态功能 [J]. 生态学报, 2006, 26(1): 186-194 [Zhao Meixia, Yu Kefu, Zhang Qiaomin. Review on coral reefs biodiversity and ecological function [J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(1): 186-194]
- 12 王丽荣, 赵焕庭. 珊瑚礁生态系的一般特点 [J]. 生态学杂志, 2001, 20(6): 41-45 [Wang Lirong, Zhao Huanqing. The general characteristics of the coral reef ecosystem [J]. Chinese Journal of Ecology, 2001, 20(6): 41-45]
- 13 张永利, 巩恩普, 关长庆, 等. 贵州紫云石炭纪叶状藻礁: 藻类繁盛的标志 [J]. 沉积学报, 2007, 25(3): 177-182 [Zhang Yongli, Gong Enpu, Guan Changqing et al. Carboniferous phylloid algal reefs in Ziyun County, Guizhou (South China): evidence of algal blooms [J]. Acta Sedimentologica Sinica, 2007, 25(3): 177-182]
- 14 巩恩普. 中国石炭纪生物礁基本特征及其发育规律 [M]. 沈阳: 东北大学出版社, 1995 [Gong Enpu. Basic Characteristics and Development of Carboniferous Reefs, China [M]. Shenyang Northeastern University Publishing House, 1995]
- 15 李淑, 余克服. 珊瑚礁白化研究进展 [J]. 生态学报, 2007, 27(5): 2059-2069 [Li Shu, Yu Kefu. Recent development in coral reef bleaching research [J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(5): 2059-2069]
- 16 孙宝亮, 巩恩普, 关长庆, 等. 贵州紫云扁平村石炭纪珊瑚礁剖面微相分析与沉积相 [J]. 沉积学报, 2007, 25(3): 351-357 [Sun Baoliang, Gong Enpu, Guan Changqing et al. Sedimentary environment and microfacies analysis of a Carboniferous coral reef in the Bianping Village of Ziyun County, Guizhou [J]. Acta Sedimentologica Sinica, 2007, 25(3): 351-357]
- 17 关长庆, 巩恩普, 张永利, 等. 黔南晚石炭世造礁珊瑚 *Ivanovia cf mandhurica* 古生态特征及成礁机制探讨 [J]. 地质论评, 2006, 52(2): 178-183 [Guan Changqing, Gong Enpu, Zhang Yongli et al. Palaeoecological characteristics of *Ivanovia cf mandhurica* coral and the reef mechanism of the Late-Carboniferous in the South of Guizhou Province [J]. Geological Review, 2006, 52(2): 178-183]
- 18 关长庆, 巩恩普, 张永利, 等. 贵州南部晚石炭世一种新的生物礁类型 [J]. 地质论评, 2007, 53(4): 433-439 [Guan Changqing, Gong Enpu, Zhang Yongli et al. A new type reef of the Late-Carboniferous in the south of Guizhou Province [J]. Geological Review, 2007, 53(4): 433-439]
- 19 巩恩普, 张永利, 关长庆, 等. 黔南石炭纪生物礁造礁群落的基本特征 [J]. 地质学报, 2007, 81(9): 1183-1194 [Gong Enpu, Zhang Yongli, Guan Changqing et al. Primary features of reef-building communities of Carboniferous reef in the South Guizhou Province [J]. Acta Geologica Sinica, 2007, 81(9): 1183-1194]
- 20 陈国华, 黄良民, 王汉奎, 等. 珊瑚礁生态系统初级生产力研究进展 [J]. 生态学报, 2004, 24(12): 2863-2869 [Chen Guohua, Huang Liangmin, Wang Hankui et al. Status and perspective of research on coral reef ecosystem primary production [J]. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(12): 2863-2869]

- 21 赵卫东, 宋金明, 李鹏程, 等. 珊瑚礁生态系统的协同营养模式 [J]. 中国科学基金, 2001, (1): 32-35 [Zhao Weidong Song Jinming Li Pengcheng *et al.* Cooperation model of nutrition-processes in coral reef ecosystem [J]. Science Fund of China 2001, (1): 32-35]
- 22 安晓华. 珊瑚礁及其生态系统的特征 [J]. 海洋环保, 2003 (3): 19-21 [An Xiaohua Characteristics of coral reef and the ecosystem [J]. Ocean Environment 2003 (3): 19-21]
- 23 廖卫华. 中国晚泥盆世 F/F 生物集群灭绝事件及其后的生物复苏的研究 [J]. 中国科学 (D 辑), 2001, 31(8): 663-667 [Liao Weihua Research on the Late-Devonian F/F mass extinction and anabiosis China [J]. Science in China (Series D), 2001, 31(8): 663-667]
- 24 关长庆, 巩恩普, 姚玉增, 等. 黔南扁平村晚石炭世生物礁生物群落分析 [J]. 古地理学报, 2004 6(3): 339-346 [Guan Changqing Gong Enpu Yao Yuzeng *et al.* Biocoenose community analysis of Biaping reefs of the Late Carboniferous in southern Guizhou Province [J]. Journal of Palaeogeography, 2004 6(3): 339-346]

Research on Coral Reef Ecosystem of the Late Carboniferous in the Southern of Guizhou

CHANG Hong-lun DONG Xu-ming GONG En-pu GUAN Chang-qing
ZHANG Yong-li SUN Bao-liang YANG Li-li LI Jin-mei
(Geology Department of Northeastern University, Shenyang 110004)

Abstract A large-scale metazoan frame-building reef system was developed in the southern Guizhou Province during the Late-Carboniferous, which was rarely reported in the geological records after the F/F mass extinction event. The reef structure was mainly built by rugosan corals *Famitchevella*, and is from the bottom to top composed of four sub-units: bioclastic shore, patchy reef and mud mound, bioclastic limestone and *Famitchevella* framenstone. The organisms in ecosystem of each unit are variable, due to different trophic level in which producers, consumers and decomposers are differentiated in view of their behavior in the food chain, reef-builder and reef-dwellers in view of their functions in the reef-building process. The analysis shows that the organisms play different roles in reef-building process due to their status in the food chain. According to the contribution of the organisms and energy and macro-nutrient flow diagram, a new understanding that the coral reef ecosystem rapidly uptake the macro-nutrient is obtained. According to the composition and the relationship of the organisms, the development process of the ecosystem is supposed based on the organisms and their spatial location relationships, and can be divided into bioclastic shoal stage, patchy reef and mud mound stage, *Famitchevella* colonizing stage and *Famitchevella*-dominant stage. The different behaviors and growth forms of *Famitchevella* and *Ivanovia cf. manchurica* determined their status in the coral reef ecosystem, and the ecosystem maintained survivorship and development of the species by rapidly up taking the macro-nutrient.

Key words southern Guizhou, Late-Carboniferous, coral reef, ecosystem