

# 湖南新邵巨口铺中泥盆世棋梓桥期 生物礁群落生态\*

宋裕发\*\* 张永谔 刘家润

(南京大学地球科学系, 南京 210008)

## 内 容 提 要

湖南新邵巨口铺中泥盆世棋梓桥期台缘礁可分为5个群落(自下而上): *Stromatopora-Clathrocoilona* 群落; (2) *Argutastrea-Stromatopora* 群落; (3) *Crinoids-Clathrocoilona* 群落; (4) *Clathrocoilona-Planocoenites* 群落; (5) *Amphipora-Actinostroma* 群落。对每个群落的居群数(S), 相对丰度(P), 分异度(H), 优势度(C)和均衡度(E)以及生物生活方式、进食类型等进行了计算和描述。根据各居群在礁体形成过程中所起的作用, 划分为5个群团: 建造者、粘结者、保护者、居住者和破坏者。礁体发育经历4个阶段, 每个阶段都有一定的造礁方式——格架式、捆结式、盖覆式和障积式。文中共鉴定80种、54属, 分属于11个大类。

**关键词** 群落生态 生物礁 群团 中泥盆世 棋梓桥期 湖南

## 一、前 言

本文研究的礁体位于湖南新邵县巨口铺东北不到1km的新狮牢山(插图1), 交通方便, 山上植被稀疏, 露头较好。戴光亚等(1981, 1983)\*\*\*已对此礁体的类型和沉积特征作了研究。1986年、1987年, 笔者等两度赴湘对此礁体进行野外勘察, 历时三个多月, 在新狮牢山礁主体部位实测了3条剖面, 定河冲实测1条剖面(见插图1), 并观察了石板桥附近的地层特征, 对礁体的出露情况有了全面认识。在野外主要用样方法(Ager, 1963; 刘家润、张永谔, 1987)对岩层中的化石作了个体计数和生物量\*\*\*\*估计, 并对各种沉积特征和化石保存状况作了仔细的观察、描记、素描和照相, 系统采集了大量化石和岩石标本, 在室内磨制了九百余片化石和岩石薄片, 对礁体的岩石类型、沉积特征、礁体群落生态和生物造礁作用等作了全面研究。本文着重就礁体群落生态和生物造礁作用作一全面论述。

\* 国家自然科学基金资助的课题“泥盆纪生物礁群落生态”系列论文之五。

\*\* 现在山东东营市石油大学(华东)勘探系工作。

\*\*\* 戴光亚, 1981: 湘中泥盆系棋梓桥期生物礁初步研究。地质部第五石油普查勘探指挥部地质大队编印。

戴光亚等编, 1983: 湘中-赣西泥盆纪沉积相研究报告, 地质矿产部中南石油地质大队。

\*\*\*\* 本文“生物量”均指生物体积量。

## 二、礁体简介

巨口铺礁的发育始于棋梓桥晚期,到棋梓桥期末结束(戴光亚等,1983)。当时本区是华南凹陷海域的主体,差异沉降幅度较大。层孔虫、珊瑚等造礁生物大量繁盛,在成礁有利部位发育了一些不同类型的生物礁。在铜柱滩碳酸盐台地边缘,发育了巨口铺台缘礁(戴光亚,1981)。礁体核部最大厚度大于 180m,根据沉积和生物特征,核部岩层可分成 7 段,各段的岩性、化石及其保存状况,自下而上描述如下:

I 段:灰黑色中厚层块状层孔虫

格架灰岩类薄层钙质泥岩。化石以不规则块状层孔虫为主,其次是横板珊瑚、四射珊瑚、腕足类、腹足类和藻类等。层孔虫、珊瑚的部分复体原位保存,倒伏的复体无明显搬运痕迹。岩石中的生物量约占 30%—40%,局部达 70% 左右。

II 段:灰黑色厚层块状珊瑚格架灰岩。化石以块状复体四射珊瑚 *Argutastrea* 为主,其次为板状、块状层孔虫及横板珊瑚、腕足类等。化石多数倒伏,密集堆积(图版 I, 图 1), *Argutastrea* 等块状化石保存完好,板状层孔虫、枝状珊瑚等略有破碎。岩石中生物量达 80% 左右。

III 段:泥灰岩瘤状灰岩夹黄色页岩及灰黑色薄层微晶灰岩。泥灰岩中局部含较多 *Atrypa*,其它化石少见。

IV 段:灰黑色巨厚层海百合屑亮晶灰岩。岩石几乎是由海百合茎板堆积而成,皮壳状的层孔虫和槽珊瑚类只占生物总量的 10% 左右。海百合茎大多是 2—3 个茎板连接保存,最多可由十多个茎板连在一起,其它化石基本上为原位保存(图版 I, 图 2)。岩石中生物量达 80% 左右。

V 段:灰色厚层生物碎屑微晶灰岩。窗格构造和栉壳构造发育(图版 II, 图 1)。化石以薄层状层孔虫和槽珊瑚类为主,它们多是原位保存。海百合茎也很丰富,均匀散布于灰泥基质中。岩石中生物量约 20%—30%。

VI 段:灰白色厚层亮晶生物碎屑灰岩。沉积构造和化石与 V 段相似。沉积物受风暴扰动较多,局部见薄层状化石杂乱堆积(图版 I, 图 3)、粗大的海百合茎密集堆积(图版 I, 图 4)和由个体完整的 *stringocephalids* 堆积成的贝壳滩。岩石中的生物量 20%—30%,局部可达 80% 左右。

VII 段:灰黑色厚层生物碎屑微晶灰岩。化石以枝状、球状、亚球状层孔虫为主,枝状多呈断枝散布于沉积物中,局部层位密集(图版 II, 图 3),球状和亚球状多为原位保存。腹足类、腕足类及横板珊瑚化石也较常见。岩石中的生物量约占 10%,局部富集。

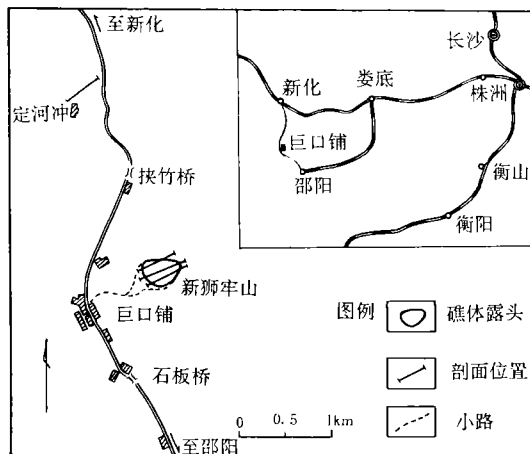


插图 1 巨口铺中泥盆世礁体交通位置图

Map showing reef location of Middle Devonian in Xinshao

在定河冲剖面上,见到了礁前斜坡——盆地相沉积,可见到带帽核形石(图版Ⅲ,图7),据此推算岩层原始沉积角度近 40°。剖面上部的泥灰质页岩中有很多竹节石化石。

### 三、礁体群落生态分析

群落是生存在一个特定地区或自然生境里的所有居群的聚集(奥德姆,1981)。礁体群落往往是一个复杂的多群落的集合体。巨口铺礁体由于遭受后期的剥蚀破坏,主要保存了礁核部位。因此,礁体群落的横向分布不明。在纵向上,根据生物的生态类型和组合面貌等特征,识别出 5 个群落(见表 I)。对每个群落的结构特征,采用如下定量指标:(1)居群数 S;(2)各居群的相对丰度 P;(3)物种分异度 H;(4)优势度 C;(5)均衡度 E(数据见表Ⅱ)。

表 I 湖南新邵中泥盆世巨口铺礁体特征简表  
Generalized characteristics of Middle Devonian Jukoupu reef in Xinshao, Hunan

野外分层号	分段号	厚度	岩 性	主 要 化 石	沉积环境	群 落 划 分
NJII-37 —NJII-40	Ⅶ	>25m 未见顶	灰黑色厚层生 物微晶灰岩	枝状、球状层孔虫为主,球 状多为原位保存。腕足类、 腹足类、横板珊瑚也较常见	礁后低能环境	<i>Amphipora</i> - <i>Actinostroma</i> (AA) 化石群落
NJII-34 —NJII-36	Ⅵ	43.55m	灰白色厚层生 物亮晶灰岩	薄层状层孔虫、槽珊瑚类及 海百合茎为主。腕足类也较 常见。局部有“滩相”堆积	潮间—潮下带 中—高能环境	
NJII-29 —NJII-33	Ⅴ	49.75m	灰色厚层 生物微晶 灰岩	薄层状层孔虫、槽珊瑚类为 主,原位保存。大量海百合 茎散布于灰泥基质中	潮下一潮间带 中等能量环境	<i>Clathrocoilona</i> - <i>Planocoenites</i> (CP) 化石群落
NJII-27 NJII-28	Ⅳ	11.08m	灰黑色巨厚层 海百合屑亮晶 灰岩	主要为海百合茎板。皮壳状 层孔虫、槽珊瑚类,也较常 见	波基面附近 中—低能环境	Crinoids- <i>Clathrocoilona</i> (CC) 化石群落
NJII-20 —NJII-26	Ⅲ	10.57m	泥灰岩,瘤 状灰岩为主, 夹薄层灰岩	<i>Atrypa</i> 为主,层孔虫少见	潮下一潮间带 中—低能环境	
NJII-17 —NJII-19	Ⅱ	5.5m	灰黑色厚层块 状珊瑚格架灰 岩	块状珊瑚 <i>Argutastrea</i> 及板 状层孔虫等聚积构成格架	潮间—潮下带 高能环境	<i>Argutastrea</i> - <i>Stromatopora</i> (AS) 残留化石群落
NJII-3 —NJII-16	Ⅰ	36.29m	灰黑色中-厚层 层孔虫格架灰 岩,灰黄色钙质 灰岩	块状层孔虫及少量块状珊 瑚聚积构成格架	潮间—潮下带 高能环境	<i>Stromatopora</i> - <i>Clathrocoilona</i> (SC) 残留化石群落
NJII-1 NJII-2	下伏岩层:黄色钙质泥岩、泥页岩,未见化石。厚 25m					

表 I 礁体群落数据简表

Data showing the quantitative indices of reef communities

数 据 群 落	SC 群落		AS 群落		CC 群落		CP 群落		AA 群落	
	个体数	相对丰度 %	个体数	相对丰度 %	个体数	相对丰度 %	个体数	相对丰度 %	个体数	相对丰度 %
(-)层孔虫										
<i>Stromatopora dubia</i>	57	7.18	6	1.47	9	0.95	34	2.48		
<i>S. cf. irregularis</i>	48	6.05	24	5.87	4	0.42				
<i>S. sublamellate</i>	3	0.38	3	0.73						
<i>S. hupsehii</i>	4	0.50								
<i>S. porosa</i>	14	1.76								
<i>S. ertangensis</i>	6	0.76								
<i>S. sinopachyterita</i>	2	0.25								
<i>S. cf. timacensis</i>									5	0.97
<i>S. maillieuzi</i>									2	0.39
<i>S. teretiuscula</i>									5	0.97
<i>Actinostroma clathratum</i>	12	1.51	2	0.49			2	0.15		
<i>A. fulongensis</i>	7	0.88							45	8.72
<i>A. voiovojense</i>									23	4.46
<i>A. conglomeratum</i>										
<i>A. cf. crassepilatum</i>	6	0.76	3	0.73						
<i>Trupetostroma exquisitum</i>	28	3.53	25	6.11			10	0.73		
<i>T. raricyctosum</i>	16	2.02			5	0.53				
<i>T. thomasi arduennense</i>	11	1.39	6	1.47					3	0.58
<i>Clathrocolona restricta</i>	24	3.02	18	4.40			145	10.59		
<i>C. subclathrata</i>	52	6.55					5	0.37		
<i>Gerronostroma tenuilaminae</i>	21	2.64							8	1.55
<i>Clathrostroma liujingense</i>	10	1.26								
<i>C. cf. bifarium</i>	16	2.02								
<i>Anostylostroma compactum</i>	8	1.01								
<i>Ferestromatopora mammillaris</i>	7	0.88	4	0.98						
<i>Stachyodes insignis</i>	14	1.76	11	2.69			43	3.14		
<i>Synthetostroma actinostromoides</i>	13	1.64	17	4.16			8	0.58		
<i>Parallelopora ostiolata</i>	9	1.13	7	1.71			12	0.88		
<i>P. goldfussii</i>	6	0.76							36	6.98

<i>Hermatostroma plautum</i>	12	1.51	5	1.96				5	0.37	1	0.19
<i>Hermatostroma</i> sp.	4	0.50	3	0.73							
<i>Pseudactinodictyon juxi</i>			3					2	0.15		
<i>Pseudactinodictyon</i> sp.								7	0.51		
<i>Syringostromella borealis</i>								1	0.07		
<i>Salirella</i> cf. <i>aspera</i>										240	46.51
<i>Amphipora nonazis</i>										4	0.78
<i>Glyptostroma</i>											
(二)珊瑚											
<i>Argutastrea philomena</i>	7	0.88	43	10.51				9	0.66		
<i>A. shaoyangensis</i>	10	1.26	52	12.71							
<i>Disphyllum</i>	12	1.51						9	0.66		
<i>Temnophyllum</i>	35	4.41	11	2.96			12				
<i>Alveolites fecendes</i>	24	3.02	17	4.16			18			23	4.46
<i>A. tischnoffi</i>	18	2.27									
<i>Crassialveolites multipora</i>	37	4.66	5	1.22				4	0.29		
<i>C. crassiformis</i>	28	3.53						24	1.75		
<i>Grandatveolites straeleni</i>	5	0.63									
<i>Subatveotella</i>	10	1.26						12	0.88	20	3.88
<i>Caliopora battersbyi</i>	18	2.27									
<i>Pachyfavosites polymorphus</i>	2	0.25									
<i>Syringopora leibonensis</i>	6	0.76	4	0.98							
<i>Multithecapora</i>	2	0.25						2	0.15		
<i>Heliolites porosus</i>											
<i>Rudakites</i>	12	1.51									
<i>Squameodaveolites</i>	2	0.25									
<i>Planocoenites</i>	5	0.63	2	0.49			14	87	6.36		
<i>Kitakamiia mirabilis</i>							2				
<i>Somphopora daedakea</i>	3	0.38						1	0.07	1	0.19
<i>Suriatoporella</i>	1	0.13	2	0.49							
<i>Mesolites</i>	2	0.25									
<i>Thamnopora compacta</i>	62	7.81	45	11.00			4	41	2.99	16	3.10
(三)海刺毛类											
<i>Litophyllum grandis</i>	7	0.88	8	1.96			6		0.22	2	0.39
<i>Chaetetes</i>	10	1.26	5	1.22			4		0.37		
(四)腕足类											
<i>Arrypa</i>	31	3.90	27	6.60			3		0.58		

stringocephalids	6	0.76							22	1.61	17	3.29
brachiopods A (small shell)									38	2.72		
(五)鸚鵡螺									3	0.22		
nautiloids									1	0.07		
(六)菊石												
ammonoids												
(七)海百合	15	1.89	23	5.62	840	88.42			780	56.98		
crinoids									14	1.02		
(八)海胆												
echinoids												
(九)腹足类												
<i>Murchisonia</i>			4	0.98	2	0.21					4	0.78
gastropods	3	0.38									61	11.8
(十)介形类												
Ostracods										0.29		
(十一)苔藓虫												
<i>Fistulipora</i>	8	1.01	8	1.96						0.44		
(十二)藻类												
<i>Keeka</i>	3	0.38										
<i>Sphaerocodium</i>	**		*	*	*	*	*	*				
<i>Garwoodia</i>	*		*	*	*	*	*	*				
<i>Cayeuxia</i>	*		*	*	*	*	*	*				
algae incertae sedis												
合 计	N=794	100.00	N=409	100.00	N=950	100.00	N=1369	100.00	N=516	100.00		
群落结构	S=56 H=3.5552 C=0.0388 E=0.8913	S=33 H=2.9975 C=0.0651 E=0.8913	S=16 H=0.6221 C=0.7836 E=0.2244	S=34 H=1.8518 C=0.3446 E=0.5251	S=19 H=1.9574 C=0.2509 E=0.6648							
定量指标												

\*

所有种和种以上的分类单位均代表一个居群。

\*

各居群个体数根据竖外样方统计数结合薄片中出现频率加以校正。

\*

$S$ : 群落中的居群数目;  $H$ : Shannon-Weiner 分异度指数,  $H = -\sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$ ; ( $P_i = \frac{n_i}{N}$ );  $C$ : 优势度,  $C = \sum_{i=1}^n (\frac{n_i}{N})^2$ ;  $E$ : 均衡度,  $E = \frac{H}{\ln S}$

群落的结构特征还包括:(1)优势种的特征及其生活方式;(2)营养结构。这两个非定量指标,在下面对每个群落的个体生态和环境分析中一起加以讨论。

### (一)*Stromatopora-Clathrocoilona* 残留化石群落(简称 SC 群落)

表 I 的数据显示,SC 群落的分异度和均衡度都较大,优势度较小,没有优势性很大的居群。

层孔虫是群落的主要类群,有 13 属 26 种,其形态主要为不规则块状、球状、皮壳状等,占生物总量的 85%。*Stromatopora* 一属占有较大优势,相对丰度 17%。*Clathrocoilona* 为群落的亚优势属,相对丰度 9.6%,它们主要呈皮壳状包裹在其它生物体之上,厚度数毫米至数厘米。

横板珊瑚是群落中的第二大类群,有 15 属 17 种,约占生物总量的 10%,主要是槽珊瑚类 *Alveolites*, *Crassialveolites* 等,其形态多为直径 3—5cm 的小球或小瘤状体。还有少量枝状的 *Caliapor* 和 *Thamnopora*。

群落中的四射珊瑚有 3 属 4 种,以块状复体的 *Argutastrea* 最为常见,其块体直径大多只有几个厘米,似乎是没有得到充分发育的缘故。锥状单体的 *Temnophyllum* 也较常见,大多出现在泥质较多、层孔虫少见的部位,显示出层孔虫对泥质的耐受性较差。四射珊瑚占生物总量的 5% 左右。

海刺毛类的 *Litophyllum* 和 *Chaetetes* 也较常见,多呈皮壳状包覆于其它生物之上,形成数毫米至 1—2cm 厚的薄层,生物量小于 1%。

以上几类生物都是底栖固着的低位滤食者,代表了群落中生物的主要生活方式和进食类型。

腕足类、腹足类、苔藓虫、海百合等是群落中的稀有分子,生物量很小,合计约占 1%,对群落的影响较小。

藻类是群落中的初级生产者,其数量应该较大,但由于很少保存为化石,只在少量薄片见到了丝状的 *Sphaerocodium* 和 3 段 *Keeka* 的残枝。

大量的不规则块状层孔虫以及块状、小球状、瘤状复体珊瑚的存在,表明群落生活于一个海水循环良好,盐度正常,水温暖清洁,泥质很少,水动力较强,有波浪作用的高能环境里。

群落中的居群很多,居群间的相互关系也很复杂,常见的是它们的竞争关系。大多数居群都是底栖固着的低位滤食者,它们对环境的要求相似,小生境叠置程度很大。因此,居群间的食物竞争是不可避免的。它们的生活方式(底栖固着)决定了它们的食物竞争主要表现为空间竞争,即尽可能多地占有空间和占有最有利的取食位置——海底上的凸起点。在这些凸起点上,水流可能带来更多的食物。在地形平坦的海底上,底栖固着生物本身便成了一个相对的“制高点”,也就成了各居群争夺的要地。在许多薄片中可以看到层孔虫与珊瑚、海刺毛类以及层孔虫居群间的竞争现象(详见图版照片)。

从生物量上可以看出,层孔虫在 SC 群落的生物竞争中占绝对优势,表明环境在总体上对层孔虫最为有利,但也常见到层孔虫被槽珊瑚等包裹的情形,表明环境中的某些因子发生了变化,使槽珊瑚等在竞争中取得短暂的优势。

SC 群落的发展过程经历了几次较大的环境变化——水体中陆源泥质的大量注入,使得

群落无法在原地继续生存,发生迁移。当水体中的泥质消失,环境复原以后,SC 群落的分子便又重新迁入,开始一个新的发生、发展的过程。

## (二) *Argutastrea-Stromatopora* 群落 (简称 AS 群落)

表Ⅱ的数据表明,AS 群落分异度较高,均衡度较大,优势度比 SC 群落略大一些。

块状复体四射珊瑚 *Argutastrea* 是群落的优势属,其两个居群相对丰度之和为 23.22%,生物量占总量的 60% 左右。它们的块体直径多在 20—30cm 左右,大的可达 40cm。这些块体与群落中的层孔虫一起,构成了具有抗浪能力的礁体格架。

与 SC 群落相比,AS 群落的层孔虫属种及个体数大为减少,但仍是群落的重要分子,在群落中的地位仅次于 *Argutastrea*,其生物量占总量的 30% 左右,以 *Stromatopora* 一属最为繁盛,是群落的亚优势属,其 3 个居群相对丰度之和为 8.07%。层孔虫的生长形态以板状、不规则块状为主,前者厚度多在 2—4cm,最厚的 10cm 以上;后者块体直径 10—15cm 左右,比 SC 群落中的块体明显减小。

从主要生物及其生长形态来看,AS 群落的生活环境应与 SC 群落相似。块状的 *Argutastrea* 及不规则块状层孔虫都适合于生活在水体开放,温暖清洁,水动力较强的高能环境中。但是,在 SC 群落中未能得到很好发育的 *Argutastrea*,在 AS 群落中占了优势。很显然,与 SC 群落相比,AS 群落的环境对 *Argutastrea* 最为有利,而层孔虫的生存则受到某些限制。从 *Argutastrea* 等的保存状况来看,环境中的水动能比 SC 群落的更强。从生物格架中的充填物可以看出,其中的陆源泥质含量明显增多。由于珊瑚对泥质的耐受性比层孔虫大,这可能是 *Argutastrea* 在与层孔虫的竞争中取得优势、层孔虫相对衰退的主要原因。

AS 群落中的腕足类 *Atrypa* 较 SC 群落丰富。这类属于自由躺卧的腕足类,通常生活于软泥底质上,这也证明了环境中的泥质沉积物较多,海底底质也因此发生了一些变化。

本群落横板珊瑚的属种及个体数都较 SC 群落大为减少,槽珊瑚类只剩下 3 个居群,其生长形态多呈小瘤状或皮壳状,瘤体直径通常小于 5cm;皮壳状的厚度只有数毫米至一、二厘米。槽珊瑚类衰退的原因,也可能与水体中泥质的增加直接有关,而且它们比层孔虫对泥质的变化更敏感,适应性更差。与之有相似境遇的还有海刺毛类的两个居群 *Litophyllum* 和 *Chaetetes*。枝状的横板珊瑚 *Thamnopora* 较 SC 群落略有增加,表明它对环境的变化不敏感,对泥质的耐受性较大。横板珊瑚约占群落生物总量的 5%。

群落中发现了少量保存较好的丝状体藻类,有 3 属: *Sphaerocodium*, *Garwoodia*, *Cayeuxia*。这些丝状体的直径 40—50 $\mu$ m,呈皮壳状包覆在腕足类或层孔虫之上,形成很薄的一层,有时可见与层孔虫反复包绕现象。

苔藓虫、海百合和小型尖塔形外壳的腹足类等数量都很少,为群落中的稀有分子。

群落中居群间的竞争现象也较常见(图版Ⅲ,图 5),但较 SC 群落大为减小,可能是因为层孔虫的发展受到限制,无法与 *Argutastrea* 等抗衡,而 *Argutastrea* 只会以大量占有空间,限制层孔虫等的生存空间这一形式与其它生物竞争,显示其在群落中的优势地位。因此,AS 群落中的竞争作用没有 SC 群落中所表现的那样直接、激烈。

## (三) *Crinoids*(海百合)-*Clathrocoelona* 群落 (简称 CC 群落)

表Ⅱ的数据显示,CC 群落的分异度很低,优势度较高。优势类群海百合的相对丰度达 88.42%,生物量占群落总量的 80% 左右,这也很直观地反映了群落的高优势度和居群分配

的不均衡性。

海百合一般以根部固着生活于正常浅海中,以浮游生物为食。如此众多的海百合生活在一起,一定要有丰富的食物来源,而那些食物只有靠水流带入。因此,可以推断这些海百合生活于一个海水温暖,循环流畅,盐度正常,水体中浮游生物丰富的浅海环境中。从海百合的保存情况看,环境中的水动能不是太强,可能处于正常浪基面附近。

群落中层孔虫和珊瑚属种贫乏,个体数量很少,两者的生物量合计约占10%,大致各占一半。*Clathrocoilon* 为群落的亚优势属,相对丰度2.84%,它们常呈皮壳状包裹在海百合茎和其它生物体之上。形态与之相似的还有 *Planocoenites*, *Alveolites* 和藻类 *Sphaerocodium* 等。其它的层孔虫、槽珊瑚类多为小球状体,直径5cm左右。

群落中生物竞争的现象不是太多,但还是存在的(图版Ⅲ,图6)。

层孔虫和珊瑚等的个体数和生物量都不大,且它们大多是广适性物种,因此,海百合所代表的环境特征基本上就是群落的生活环境。

#### (四)*Clathrocoilon-Planocoenites* 群落(简称CP群落)

表Ⅱ的数据表明,CP群落的分异度不大,优势度和均衡度均为中等。大量的薄层状生物的存在是群落的主要特征,它们是 *Clathrocoilon*, *Planocoenites*, *Alveolites* 以及一些保存很差,很难作出确切鉴定的丝状藻类残体。这些生物通常形成厚1—3cm,直径数十至一百多厘米的薄层状体,并且它们往往交互生长,形成夹层状。在一个数厘米厚的层状体中,往往可见 *Clathrocoilon-algae-Planocoenites-algae-Clathrocoilon* 多次生长旋回,可能反映了环境中某些因子的周期性变化。这些薄层状生物占了群落生物总量的50%左右。

对于薄层状生物的生活环境,有几种不同的意见。James(1983)认为这种形态代表了一种低能、沉积作用缓慢的环境;张晓栋等(1989)认为代表了中等能量,沉积速度也是中等的环境;Playford(1981)根据他对澳大利亚 Canning 盆地泥盆纪生物礁的研究,认为薄层状的层孔虫等大多生活于水深小于10m的环境中,最多不超过15m。另据他研究,窗格构造的水深分布一般不超过7—8m,大多分布于小于5m的环境中。在巨口铺礁中,薄层状生物与窗格构造在很多部位都是伴生的,图版Ⅱ图1的照片中可清楚地看到这一现象。因此,推断CP群落生活于水深5—15m的正常浅海环境中,这一深度在波浪的作用范围之内,水动力中等到较强。从海百合的保存情况看,它们大多呈分离的茎板散布于灰泥基质中,显然是经过了较强水动力的扰动。这种单粒度基底型的生物-沉积结构类型(余素玉,1982),是潮上或潮间带的产物。群落栖居地能在周围同期沉积中形成较大的地貌隆起,表明环境中的沉积作用也比较快。由此可得到这样一个推论:薄层状的层孔虫等,其生长形态与水动力条件和基底性质有关,这种生长形态可能是它们对软泥底质的一种适应,与沉积速率似乎没有直接的联系。

海百合的数量在CP群落中仍然很多,相对丰度在56.98%,生物量约占总量的40%,但它已不是起主要作用的造礁生物。数量巨大的海百合茎是环境中沉积物的一大来源。

群落中的其它生物数量不多,零星分布于沉积物中,主要发现有块状和球状的层孔虫、四射珊瑚及槽珊瑚类、腕足类、头足类、介形虫、苔藓虫、海胆等,但它们的个体数量较少,对整个群落的影响较小,生态意义也不是很大。

综上所述,CP群落生活于一个水体开放、水动力中等到较强、沉积作用较快的正常浅海

环境中。

#### (五) *Amphipora-Actinostroma* 群落(简称 AA 群落)

表Ⅱ的数据显示,AA 群落的分异度和均衡度较大,优势性不显著。

层孔虫是群落的主要类群,其生长形态以枝状、球状、球根状为主。大量的枝状层孔虫是群落的一大特征。细枝状的 *Amphipora* 非常繁盛,相对丰度达 46.51%,约占生物总量的 20%,是群落的优势属。*Amphipora* 的枝体直径 4mm 左右,它们非常脆弱,经不起风浪的打击,通常生活于水动力很弱、沉积作用较快、海水比较封闭的礁后局限环境中,这一点几乎已成定论。另一种板状层孔虫 *Stachyodes* 枝体较粗,直径 0.8—1.0cm,它的生境较广,但其枝体同样比较脆弱,在水动能中等以上的环境中,通常都被打断分散保存于沉积物中。在 AA 群落中,可见到原位保存的丛状 *Stachyodes*(图版Ⅳ,图 5),表明环境中水动力不强,沉积作用较快。

群落的亚优势属 *Actinostroma*,相对丰度 13.18%,生物量约占总量的 40%,其形态主要为球状和球根状。形态与之相似的还有 *Stromatopora*, *Trupetostroma*, *Gerronostroma* 等,它们约占生物总量的 25%。上述层孔虫的生长形态,基本上也反应了一种水动力较弱,沉积作用较快的环境特征。

群落中珊瑚属种贫乏,*Caliapora*, *Thamnopora* 和 *Alveolites* 3 属较常见。*Caliapora* 为直径 1.5—2.5cm 的枝状体,可见到原位保存的;*Thamnopora* 枝体直径 0.8cm 左右,断成 5—10cm 左右的残枝保存;*Alveolites* 多为直径 4—6cm 的瘤状体。所有珊瑚只占了群落生物总量的 5%左右。

群落中有两个腹足类居群,一种是大型尖塔形的 *Murchisonia*,体高达 9cm,壳口宽 5cm,是肉食性种类;另一种小型腹足类,体高 1.5—2.5cm,壳口宽 0.8—1.2cm,通常被认为是藻食性的,在局部可富集成滩。还有一个腕足类居群——大型的 stringocephalids,保存完好。上述两类生物的指相意义不大。

AA 群落的生物门类和属种都比较单调,且多为广适性物种,狭温狭盐的海百合和块状复体珊瑚等在 AA 群落中完全绝迹了。综上所述,可以得出这样一个结论:AA 群落生活于一个水动能较低,沉积作用较快,水体盐度不太正常的礁后局限海环境。

### 四、生物造礁作用

巨口铺礁体的形成过程中,礁体生物群落起了决定性作用。根据各居群在礁体形成过程中所起的作用,可将每个礁体群落划分成 5 个群团(表Ⅲ)。

5 个群落中的居住者群团和破坏者群团的成员都不多。前者对礁体基本不产生影响,而后者则对礁体具破坏作用,但它们的数量较少,对礁体产生的破坏作用不明显。建设者群团、粘结者群团、保护者群团在礁体的建造过程中都起着重要的作用。

SC 群落中,建设者群团的主要成员是层孔虫和块状复体珊瑚,它们以块状骨骼构成具有抗浪功能的礁格架。粘结者群团和保护者群团的分子不多,在造礁中所起的作用较小。

AS 群落的情形与 SC 群落相似,但 *Argutastrea* 成了礁体的主要建造者,层孔虫的造礁作用居于次要地位。



状、球根状层孔虫,它们和保护者群团中枝状的 *Amphipora*, *Stachyodes* 一样,起着障积作用——减低水流速度,促使灰泥等颗粒沉积下来。可以看出,AA 群落的造礁功能不强。

上述分析表明,5 个群落的建设者群团成员有所不同,造礁作用的方式也不尽相同。建设者群团决定了群落的造礁方式。5 个群落有 4 种不同的造礁方式,即:格架式、捆结式、盖覆式和障积式。群落中有些居群的造礁功能不是单一的,它们在礁体形成的不同阶段扮演着不同的角色,或者同时既是建设者群团的成员,又是保护者群团或粘结者群团的成员。

## 五、群落演替

群落演替是指由于环境或其它因素的变化,使新分子逐渐进入、扩散,引起居群相对丰度和分异度的改变,使群落结构发生改变,最终导致从一个群落转变为另一个群落,或者在一定区域里群落彼此取代的过程。

群落演替的过程很复杂,在演替过程中,既有环境对生物的影响,又有生物对环境的改造作用,被改造了的环境又反过来影响生物。生物和环境始终处于一个相互影响、相互制约、相互改造的过程中,并在一段时间内保持动态平衡,生物群落的发展处于稳定阶段(顶峰阶段)。这时群落中各居群的相对丰度可发生一些变化,但其分异度基本保持稳定。Parker (1974)认为居群相对丰度的改变,只要不影响其分异度的改变,则仍应算作同一群落。笔者同意 Parker 的这一观点。认识到这一点对古群落的划分有重要意义。

巨口铺礁体最下部的 SC 群落,生活于水体清洁温暖的正常浅海高能环境。由于环境的变动,使 SC 群落的发展几度中止,群落被迫迁出。但每当环境复原,群落便又重新迁入。SC 群落的几次变动,其分异度基本未发生变化。其后,由于环境中泥质的增多,层孔虫的发展受到限制,属种大为减少,而对泥质耐受性相对较强的 *Agutastrea* 得到了充分发展,成为群落中的优势属,各居群的相对丰度均发生变化,群落的分异度也随之发生变化,SC 群落终于被 AS 群落替代。但 AS 群落的居群组成及环境特征与 SC 群落都有着明显的继承性。AS 群落替代 SC 群落的过程中,环境因素——水体中泥质的增加起了关键作用。泥质的进一步增加最终也导致了 AS 群落的消亡。

CC 群落的产生与 AS 群落没有直接联系,主要也是环境变化的结果。水体变深,水动力变弱,海水清洁流畅,浮游生物大量繁盛,为海百合提供了丰富的食物。适宜的环境使海百合得到了空前的发展,在较长一段时间里,环境未发生明显变化,大量的海百合茎作为主要沉积物迅速堆积起来,在局部造成地貌隆起,使环境发生了变化,CC 群落的结构也随之改变,最终为 CP 群落替代。

CC 群落向 CP 群落转变的过程,是生物改变环境,环境又反过来影响生物的结果。

CP 群落的发展经历了较长一段地质时间,有着明显的演化过程。群落早期阶段的居群组成和环境特征与 CC 群落有着明显的继承性,但群落的优势类群及其生长形式已发生了质的变化。CP 群落的发展过程中,不断地有新的居群的进入和原有居群的消失,居群的相对丰度也在一定范围内有所变化,如海百合茎在剖面不同层位上局部减少或增多;局部出现大量的小型薄壳腕足类和个体巨大的鸭头贝类(stringocephalids)等,这些生物的大量出现或消失,使居群的相对丰度发生波动,但发生波动的时间很短,对群落整体影响不大,群落中的优势类群 *Clathrocoelona*, *Planocoenits* 的数量和生长形态等均未发生改变,由于它们的盖

覆作用使得群落栖居地的沉积速率大大高于周围环境,成为台地边缘一个丘状礁体,使环境产生分异,在礁后的低能环境里,孕育了一个新的群落——AA 群落。

## 六、礁体形成模式

巨口铺礁体的发育可分为4个阶段,这4个阶段是和礁体群落的演替联系在一起的(插图2)。下部的SC群落和AS群落代表了礁体发育的第一、第二两个阶段,这两个群落都有很强的造架功能,只要环境稳定,它们都可能独立地发展成一个以层孔虫或珊瑚为主的具有较强抗浪能力的格架型礁体,但环境的变化先后扼杀了这两个群落,使礁体的发育停顿下来。

CC群落的兴盛开始了礁体发育的第3个阶段。适宜的环境使海百合极度繁盛,其茎板大量堆积,形成厚十余米的海百合滩,使环境发生分异,CC群落被CP群落替代,礁体发育进入第4个阶段。长时间相对稳定的环境,使CP群落得到了充分的发展,形成厚九十多米的礁主体。棋梓桥期末区域性的海退,结束了巨口铺礁的发育史。

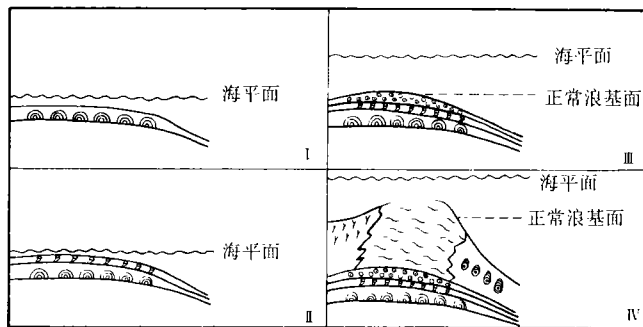


插图2 湖南新邵巨口铺礁体形成模式图

Diagram showing the reef-forming model at Jukoupu of Xinshao, Hunan

## 七、致 谢

笔者在野外工作中得到南京大学地球科学系朱嗣昭同志,八五级研究生柳莉,八三级本科生曹建华、李智、李民昌、黄翡、陈谊、刘桂生的帮助,黄志诚同志和南京地质古生物研究所董得源同志也曾赴湘对我们的野外工作作了短期指导。文中藻类的鉴定得到边立曾同志的帮助,层孔虫和珊瑚的鉴定分别由南京地质古生物研究所董得源同志和俞昌民同志审核修订,在此谨向上述同志一并表示感谢。

## 参 考 文 献

刘家润、张永裕,1987: 滇东盘溪中泥盆世一个群落的分析——兼论样方法中化石计数问题。古生物学报,26(1):18—27。

余素玉,1982: 化石碳酸盐。地质出版社。

戎嘉余,1986: 生态地层学的基础——群落生态的研究。中国古生物学会第十三、十四届学术年会论文选集。安徽科技

出版社。

阿格尔(D. V. Ager; 王仪诚译), 1963: 古生态学原理。科学出版社, 1968。

陈源仁, 1986: 关于古群落研究中几个问题的讨论。成都地质学院学报, **13**(3): 74—86。

陈源仁, 1992: 生态地层学原理。地质出版社。

张晓栋、张永格, 1989: 滇东盘溪地区中泥盆世吉维特期两个层孔虫群落的生态分析。古生物学报, **28**(3): 376—390。

杨敬之、董得源, 1979: 广西中部东部泥盆纪层孔虫。中国古生物志, 总号第 157 册, 新乙种第 14 号。科学出版社。

柳祖汉, 1987: 湘中泥盆系棋梓桥组下段的群落生态。中国科学院南京地质古生物研究所研究生论文集, 第 1 号, 185—224 页。

范嘉松等, 1985: 生物礁的基本概念、分类及识别特征。岩石学报, **1**(3): 71—78。

候鸿飞, 1978: 中国南部的泥盆系。华南泥盆系会议论文集, 214—230 页。地质出版社。

袁鄂荣、赵锡文, 1985: 湘中地区中泥盆世棋梓桥期的层孔虫礁。地球科学——武汉地质学院学报, **11**(1): 21—23。

董得源, 1987: 层孔虫。科学出版社。

奥德姆(E. P. Odum; 孙儒泳等译), 1971: 生态学基础。人民教育出版社, 1981。

Anderson, E. J., 1974: Community patterns. Principles of benthic community analysis. Sedimenta IV. Comp. Sed. Lab. Univ. Miami, 3. 1—3. 11.

Boucot, A. J., 1953: Life and death assemblages among fossils. Amer. Sci., **251**: 25—40.

Cloud, P. E., Jr., 1952: Facies relationships of organic reefs. Bull. AAPG., **36**(11): 2125—2149.

Dodd, J. R., and Stanton, R. J., Jr. 1981: Paleocology, concepts and applications. John Wiley and Sons, Inc.

Fagerstrom, J. A., 1964: Fossil communities in paleocology; their recognition and significance. Geol. Soc. Amer. Bull., **75**: 1197—1216.

Fisch, N. R., 1970: Devonian reef-building stromatoporoids from western Canada. Palaeontology, **44**: 1071—1084.

Flügel, E. (transl. by Christenson, K.), 1978: Microfacies analysis of limestones. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Gray, J., Boucot, A. J., and Berry, W. B. N. (eds.), 1981: Communities of the past. Hutchison Ross Publishing Company, Stroudsburg, Pennsylvania.

Hill, D., 1981: Rugosa and Tabulata. In Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Coelenterata. Geol. Soc. Am. and Univ. Kansas Press.

James, N. P., 1983: Reef. In P. A. Scholle, R. G. Bebout and C. H. Moore (eds.), Carbonate Depositional Environments. p. 345—462.

Lane, N. G., 1969: Crinoids and Reefs. Proc. North Amer. Paleont. Conv. p. 1430—1443.

Lecompte, M., 1956: Stromatoporoids. In Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Coelenterata. Geol. Soc. Am. and Univ. Kansas Press.

Pianka, E. R., 1983: Evolutionary ecology. Harper and Row Publisher Inc., New York.

Playford, P. E., 1981: Devonian reef complexes of the Canning Basin, Western Australia. Geological Society of Australia, Fifth Australian Geological Convention.

Powell, E. N., and Stanton, R. J., Jr., 1985: Estimating biomass and energy flow of molluscs in paleocommunities. Palaeontology, **28**: 1—34.

Scott, R. W., 1972: Preliminary ecological classification of ancient benthic communities. 24th IGC., 1972, Section 7, 103—111.

Stanton, R. J., Jr., and Evan, I., 1972: Communities structure and sampling requirements in paleocology. J. Paleontol., **46**: 845—858.

Stearn, C. W., 1975: Stromatoporoid assemblages, ancient wall reef complex (Devonian), Alberta. Can. Earth Sci., **12**: 1631—1667.

Tasch, P., 1973: Paleobiology of the invertebrates. John Wiley and Sons, Inc., New York.

Tsien, H. H., 1977: Morphology and development of Devonian reef complexes in Belgium. Proc. Third Intern. Coral Reef

Symp. ,Miami,p. 191—200.

Tsien,H. H. ,1981: Ancient reefs and carbonates. 4th Intern. Coral Reef Symp. ,Miami May 1981,Abstracts of papers, 68.

Tsien,H. H. ,1983: Ancient reefs and contribution of organism to reefs. Abstract,XV Pacific Sci. Congr. Sect. F,Coral.

Tsien,H. H. ,1983: Reef organisms,their ecological aspects and their function in carbonate construction. Abstract,4th Intern. Symp. on Fossil,37.

Tsien,H. H. ,H. F. Hou,W. L. Zhou,Y. Wu,D. W. Yin,Q. Y. Dai and W. J. Liu,1988: Devonian reef development and paleogeographic evolution in South China. In McMillan, N. J. *et al.* (eds),Devonian of the world. Can. Soc. Petr. Geol. ,Mem. 14,619—633.

Walker,K. R. ,and Alberstadt,L. P. ,1975: Ecological succession as an aspect of structure in fossil communities. Paleobiology,1:238—257.

Wray,J. L. ,1969: Algae in reefs through time. Proc. North Amer. Paleont. Conv. ,p. 1358—1373.

[1993 年 4 月 20 日收到]

## COMMUNITY ECOLOGY OF MIDDLE DEVONIAN (QIZIQIAO TIME) ORGANIC REEF FROM JUKOUPU, XINSHAO, HUNAN

Song Yu-fa\*, Zhang Yong-lu and Liu Jia-run

(*Department of Earth Sciences, Nanjing University*)

**Key words:** community ecology, organic reefs, guilds, Middle Devonian, Qiziqiao Time, Hunan

### Summary

A number of Devonian reef-bearing formations are well developed in central Hunan, Under study are Middle Devonian (Givetian) organic reefs from the Qiziqiao Formation at Jukoupu in Xinshao Conunty, Hunan Province. The rock association of the Jukoupu reef is dominated by thick-bedded biomicritic limestone and bioclastic sparites, yielding plenty of fossils, with an overall thickness of about 182m. The strata bearing organic reefs may be divided into seven members. In analysing community ecology of the Jukoupu reef, the guild concept is applied, with measurement of quantitative indices including population number (S), relative abundance (P), dominance (C), and equitability (E), etc. Also discussed are trophic levels, life styles and feeding types of organisms.

Altogether 54 genera and 80 species belonging to 12 biological groups are identified and

---

\* Present address: Department of Exploration, China University of Petroleum, Dongying, Shandong Province.

assigned to five guilds; (1) builders——lamellar stromatoporoids, alveolitids, massive rugose corals and chaetetids; (2) binders——algae and bryozoans; (3) protectors——crinoids, fasciculate corals and dendroid stromatoporids; (4) dwellers——brachiopods and solitary corals; and (5) destroyers——gastropods.

According to biotic composition, especially builders and dominant genera, five communities are recognized in ascending order as *Stromatopora-Clathrocoilona* (SC) residual fossil community; *Argutastrea-Stromatopora* (AS) residual fossil community; Crinoids-*Clathrocoilona* (CC) fossil community; *Clathrocoilona-Planocoenites* (CP) fossil community; and *Amphipora-Actinostroma* (CP) fossil community.

Four reef-forming patterns of organisms are described. Each pattern is related to the growing stages of the organic reef. In the first two stages the reefs were built on the carbonate platform in a shallow, well-circulated clear water condition. In the third stage the crinoids were flourishing; with their scattered columnals enforcing the topological differentiation of the sea bed. In the fourth stage reef bodies with some very thin-bedded interlaminated layers of algae and stromatoporoids were rapidly developed along the platform margin to form significant relief about the surrounding sea floor. Back reef facies consisting of *Amphipora* beds have been observed in the upper part of the Jukoupu Section. At Dinghechong, about two kilometers away, there have been found fore reef facies characterized by dark grey shales with tentaculites and capped oncolites, indicating that they were developed on a gentle slope of interplatform basin.

## 图 版 说 明

除注明外,所有标本产于湖南新邵巨口铺新狮牢山中泥盆统棋梓桥组。标本均保存在南京大学地球科学系。

### 图 版 I

1. 生物格架灰岩。块状复体珊瑚为 *Argutastrea*, AS 群落, 野外照片。登记号: NJAS031。
2. 海百合屑亮晶灰岩。团块状生物为 *Clathrocoilona* 等“捆结”海百合茎及其它碎屑颗粒而成。CC 群落, 野外照片。登记号: NJCC011。
3. 薄层状生物经风暴扰动后的杂乱堆积。CP 群落上部, 野外照片。登记号: NJCP019。
4. 局部密集堆积的海百合茎。CP 群落上部, 野外照片。登记号: NJCP081。

### 图 版 II

1. 窗格构造和栉壳构造。CP 群落, 野外照片。登记号: NJCP055。
2. 薄层状生物的盖覆作用。CP 群落, 野外照片。登记号: NJCP079。
3. 局部密集堆积的 *Amphipora* 枝体。AA 群落, 野外照片。登记号: NJAA019。
4. 层孔虫 *Stromatopora*, 将一复体四射珊瑚 *Argutastrea* 包裹扼杀之后向上生长, 其间有两个四射珊瑚幼体(箭头所指)试图在层孔虫上面“安家”, 但很快被层孔虫扼杀。照片中上部的黑色泥质团块和层孔虫扭曲的细层反映了环境的不稳定。SC 群落, 薄片照片,  $\times 1.2$ 。采集号: NJ022; 登记号: NJSC012。
5. 局部富集的鸭头贝类个体。CP 群落上部, 野外照片。登记号: NJCP027。
6. 大型腹足类 *Murchisonia*。AA 群落, 野外照片。登记号: NJAA011。

7. 几个槽珊瑚类先后着生于层孔虫 *Trupetostroma* 之上,经过短暂的抗争,最终都被层孔虫包裹、扼杀。SC 群落,薄片照片,×4。采集号:NJ023;登记号:NJSC112。

### 图版 III

1. 层孔虫 *Anostylostroma* 包裹了复体四射珊瑚 *Argutastrea*,随后层孔虫的一侧又被一槽珊瑚包裹。照片左中部和上部显示层孔虫遏制槽珊瑚生长的情景。SC 群落,薄片照片,×1.5。采集号:NJ034;登记号:NJSC098。
2. 层孔虫 *Trupetostroma* 包裹了复体四射珊瑚 *Argutastrea*,随后又被另一层孔虫 *Pseudoactinodictyon* 包裹。SC 群落,薄片照片,×2。采集号:NJ045;登记号:NJSC034。
3. 显示层孔虫 *Stromatopora* 与槽珊瑚类的竞争。SC 群落,薄片照片,×2.5。采集号:NJ055;登记号:NJSC076。
4. 一着生于层孔虫之上的槽珊瑚类为防止被层孔虫包裹,全力向上生长,而另一层孔虫已从左侧包裹上来。SC 群落,薄片照片,×1.5。采集号:NJ066;登记号:NJSC055。
5. 一着生于层孔虫之上的单体四射珊瑚,其外形扭曲,生长艰难。AS 群落,薄片照片,×2.5。采集号:NJ132;登记号:NJSC038。
6. 槽珊瑚类与层孔虫 *Stromatopora* 的反复包裹。CC 群落,薄片照片,×2。采集号:NJ132;登记号:NJCC021。
7. 礁前斜坡上的核形石,左下方为一多核核形石,中上部为两个“带帽”核形石。野外照片,登记号:DH15。湖南新邵巨口铺定河冲棋梓桥组。

### 图版 IV

1. 海刺毛类着生于层孔虫 *Trupetostroma* 之上,两者之间有一暗色泥质条带。海刺毛类群体中间也夹有暗色泥质条带,表明在它们生长过程中多次受到泥质的局部包埋;右中部显示其右侧曾一度被层孔虫占领。照片右中部为一单体四射珊瑚 *Disphyllum* 着生于海刺毛类之上,两者接触部分的外壁消失。此珊瑚体在左侧显示另一四射珊瑚向左侧发展,其形体因生长受阻而扭曲。SC 群落,薄片照片,×3。采集号:NJ089;登记号:NJSC089。
2. 倒伏的粗枝状 *Crassialveolites* 两侧分别被层孔虫和槽珊瑚类占领,两者在上部接合部呈指状交叉接触,显示它们互相争夺生长空间。槽珊瑚最终被另一层孔虫从左侧包裹。SC 群落,薄片照片,×1.5。采集号:NJ101;登记号:NJSC080。
3. 单体珊瑚 *Temnophyllum* 着生于槽珊瑚类之上,其个体变形,着生一侧外壁消失,隔壁显著加厚。CC 群落,薄片照片,×2.5。采集号:NJ163;登记号:NJSC099。
4. 下部显示槽珊瑚与层孔虫反复包裹。SC 群落,薄片照片,×1.5。采集号:NJ121;登记号:NJSC091。
5. 原位保存的 *Stachyodes*(丛状)。AA 群落,野外照片。登记号:NJAA024。

