

# 中国泥盆纪珊瑚的生物地理及其群落生态<sup>\*</sup>

廖卫华

(中国科学院南京地质古生物研究所 南京 210008)

**提要** 中国泥盆纪可识别出 6 个珊瑚生物地理区: 南天山区、古特提斯区、华南区、华南北缘区、准噶尔-兴安区和保山区。其中, 前 4 个区均处于当时赤道两侧的低纬度地区, 属于老世界大区; 而后 2 个区则可能分别位于北温带和南温带区域内, 不在老世界大区范畴内。中国泥盆纪珊瑚群大多数都是生活在温暖浅海近岸陆棚上富氧透光带中的群落, 其分异度、丰度和密度各有不同, 大致属于海洋底栖生物组合 BA<sub>3</sub>—BA<sub>4</sub>; 但也有的生活在远岸大陆斜坡、波基面之下的宁静环境, 属于底栖组合 BA<sub>5</sub>—BA<sub>6</sub>。

**关键词** 生物地理 群落生态 珊瑚 泥盆纪 中国

## 1 中国泥盆纪珊瑚的生物地理分区

古生物地理学是研究地质历史时期生物的地理分布及其变迁的一门学科。古生物地理学与古地磁学、古气候学构成了现代古地理学的三大支柱。古生物地理区系是判断古板块位置、重建古地理最有力的证据。

古生物地理区系的最高一级分类单元是大区或称域 (Realm), 次一级分类单元是区 (Province), 第三级分类单元是分区 (Subprovince)。大区主要受气候带控制, 而区则是被隔障所分开的, 并以一定的地方性分子的比例相联系的 (一般至少要有 30% 以上地方性分子的存在)。

近年来, 古生物地理学的研究进展相当迅速。现代古生物地理学已经从固定论的思想发展为活动论的观点, 从宏观定性研究发展为微观定量分析, 从单一门类的孤立研究发展为多门类多学科的综合分析。古生物地理分区不再仅仅根据某些门类中某几个特征的属的存在与否、定性地划分出生物地理区, 而是进行比较精确的定量分析 (如采用某些数学公式计算), 统计出各个生物地理区之间的相似系数。目前常用的有 5 种公式:

$$(1) \frac{C}{N_1 + N_2 - C}; \quad (2) \frac{C}{N_1}; \quad (3) \frac{C}{2E_1};$$

$$(4) \frac{C}{\sqrt{N_1 N_2}}; \quad (5) \frac{C - C_{\text{cosm}}}{N_1 - N_1^{\text{cosm}}}$$

其中  $N_1$  为甲地属的数目,  $N_2$  为乙地属的数目,  $C$  为两地公有属的数目,  $E$  为地方性属的数目,  $N_1^{\text{cosm}}$  为甲地拥有的世界性属的数目,  $C_{\text{cosm}}$  为两地共有属中世界性分布属的数目。珊瑚化石工作者通常用第 (4) 个公式计算出来的数字  $\times 100$ , 得出来的就叫大冢相似系数 (Otsuka Coefficient)。如大冢值  $> 30$  为相似率高, 大冢值  $< 20$  为相似率低。上述 5 种公式的计算方法并不复杂, 关键是属的鉴定要正确可靠, 否则统计出来的  $N$ 、 $C$ 、 $E$  的数据不能正确反映客观实际, 那么得出来的相似系数也就会失真, 因而最后划分出来的古生物地理区、分区也就不正确了, 所以必须强调古生物分类工作的基本功要扎实过硬。其次还必须注意的是在对比两个地区的相似系数时, 不能把两个地区不同相或不同生态环境下生活的珊瑚进行对比, 否则也会得出错误的生物地理分区的结论。

目前国外学者 (Oliver, 1976; Oliver and Peder, 1979; Hill, 1981) 将全球泥盆纪划分成 3 个生物大区:

(1) 老世界大区 (Old World Realm) 范围很大, 位于当时赤道两侧的低纬度地区, 珊瑚化石十分丰富。

(2) 东美大区 (Eastern Americas Realm) 又称阿

巴拉契亚大区(Appalachian Realm),面积不大但珊瑚非常特征,例如有的属种发育了明显的脊板或内沟。

(3) 马尔维诺-非洲南部大区(Malvinokaffric Realm)属于冷水区,珊瑚化石甚少。

有关中国泥盆纪珊瑚的生物地理分区,俞昌民等(1979),王鸿祯等(1984,1989),王治平(1985)都曾做过大量的工作,初步奠定了我国泥盆纪珊瑚生物地理分区的基础。

侯鸿飞等(1979,1985,1990)对腕足类的生物地

理区系也做了很多非常出色的研究工作。在本文定稿之前他也曾给予笔者许多宝贵的帮助和启示。

廖卫华(1990,1993)将中国泥盆纪珊瑚分成 4 个生物地理区:(1) 准噶尔-兴安区;(2) 南天山区;(3) 古特提斯区;(4) 华南区。经过近年来对于泥盆纪珊瑚化石的深入研究,笔者认为还应该增加(5) 华北北缘区和(6) 保山区。下面将对中国泥盆纪 6 个珊瑚动物地理区的范围和特征扼要介绍如下(插图 1)。

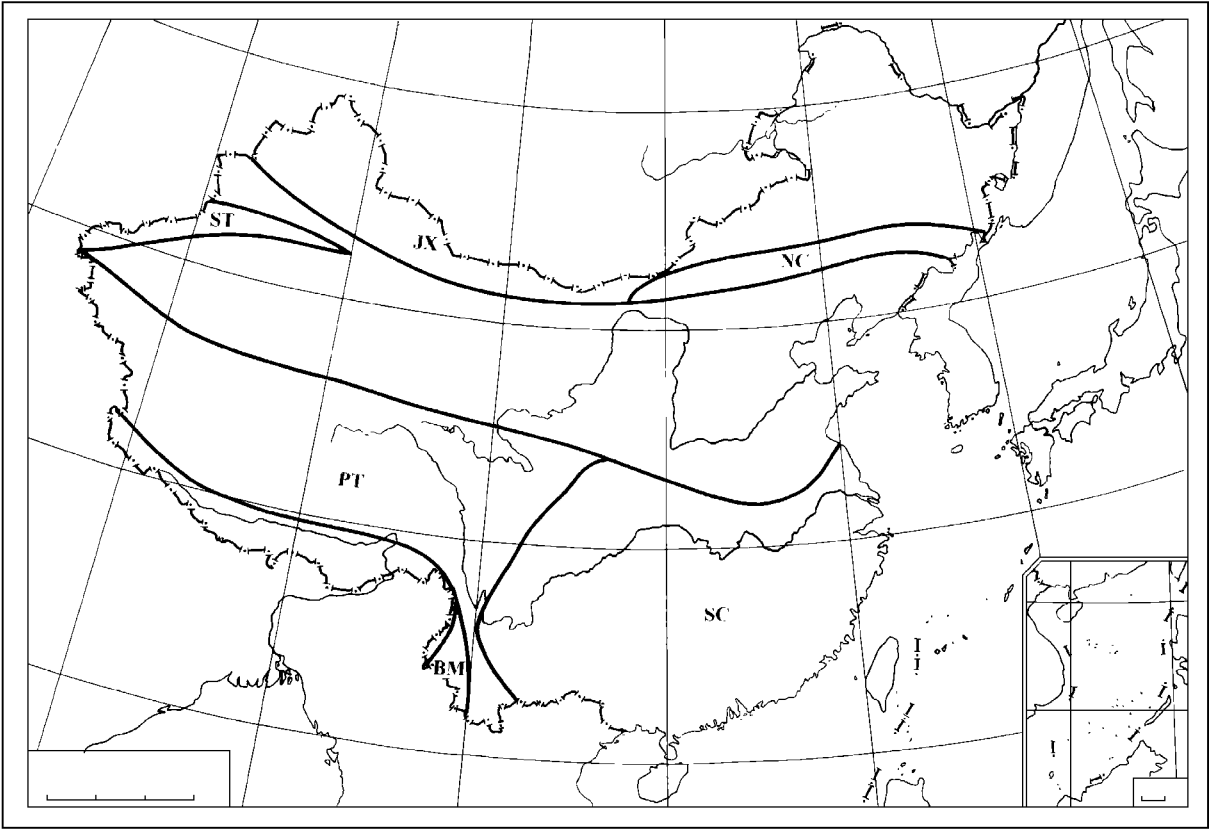


插图 1 中国泥盆纪珊瑚的生物地理区

Devonian Coral Biogeographic Provinces of China

JX 准噶尔-兴安区; ST 南天山区; PT 古特提斯区; SC 华南区; NC 华北北缘区; BM 保山区

(1) 准噶尔-兴安区(The Junggar-Higgan Province)

包括了新疆北部、内蒙古和黑龙江等地。向西可达哈萨克斯坦的巴尔喀什湖,向东直至俄罗斯远东的鄂霍次克海。该区早泥盆世以出现众多的小单体珊瑚如 *Syringaxon* 等和中泥盆世缺少暖水型化石 *Stringocephalus* 为其特征;

(2) 南天山区(The Southern Tianshan Provice)

当时可能与乌拉尔的海水联通,出现了一些共同的属,如 *Chalamydophyllum*, *Alaiphyllum*,

*Dubrovia* 等;

(3) 古特提斯区(The Palaeotethyan Province)

主要指西藏北部和云南西北部。向西可与阿富汗、伊朗、土耳其等地的海水相通,向东南可能与大洋洲的海域沟通。该区产有大量澳大利亚东部早泥盆世的分子,如 *Embolophyllum*, *Lyrielasma*, *Martinophyllum*, *Loyolophyllum* 等;

(4) 华南区(The South China Province)

该区早泥盆世珊瑚群的地方性色彩非常浓,如那高岭组中的 *Eoglossophyllum*, 郁江组中的 *Xyst-*

*riphylloides*, *Heterophaulactis* 等都是地方性分子;

(5) 华北北缘区(The northern margin of the North China Province)

该区呈东西向狭长的条带,从吉林中部经内蒙古的奈曼旗、敖汉旗向西至达尔罕茂明安旗,止于黄河河套拐弯的宝音图断裂。该区早泥盆世早期的地层中常见有 *Carlinastraea*, *Stylopleura*, 而中泥盆世早期则产 *Sociophyllum*, *Utaratuia* 等;

(6) 保山区(The Baoshan Province)

该区在我国的范围不大,但它向南与缅甸东部、泰国西部、马来西亚西部等地相联接构成所谓的“掸泰地体(Shan-Thai Block 或 Sibumasu Block)”。该区泥盆纪珊瑚明显与东美大区的分子有极大的相似性,产有许多共同的属,如 *Siphonophrentis*, *Acinophyllum*, *Macgeea*, 等。

笔者采用定量分析方法,用公式  $C/\sqrt{N_1N_2}$  分别计算出中国各个生物地理区内早、中泥盆世浅海台地相珊瑚与世界有关地区同期珊瑚之间的相似系数,发现早泥盆世早期(Lochkovian)世界各地珊瑚的分异性不太明显,例如我国西秦岭早泥盆世早期的珊瑚与天山、乌拉尔和新地岛等许多地方的分子都很相似。从早泥盆世中期(Pragian)开始,生物地理分异逐渐增加。到了早泥盆世晚期(Emsian),珊瑚的地理分异度达到了顶峰,就在这个时候形成了华南区、古特提斯区、准噶尔-兴安区、南天山区、华北地台北缘区和保山区等 6 个珊瑚地理区。这时,南天山区只与乌拉尔、新地岛、萨拉依尔和阿尔泰山-萨彦岭这些地区的珊瑚的关系密切,而却与准噶尔-兴安区、保山区或华南区的珊瑚差异甚远,它们明显各隶属于不同的生物地理区,笔者研究珊瑚化石所得出的结论与侯鸿飞等(Hou Hongfei and Boucot, A. J., 1990)的见解不谋而合。古特提斯区的滇西北丽江和藏北申扎等地的早泥盆世地层产有 29 属珊瑚,其中有 8 属曾见于澳大利亚东部的同期地层中,但没有发现一个地方性的属。华南区早泥盆世却以产有大量地方性的分子(约占 29%)为其特色。

从表 II 可以看出,澳大利亚东部早、中泥盆世的珊瑚群与华南、滇西北、藏北等地的相似率都比较高。这与美国 Scotese(1986, 1990)用电脑编制成的古地理再造图(插图 2)基本吻合。说明早泥盆世澳大利亚东部与滇西北、藏北和华南是靠近的,而且海水彼此相互沟通。

从表 III 可以看出,华南区下泥盆统中所含地方

性属的百分比比其它区都高,这是华南区与其它区不同的重要特征,说明华南区在早泥盆世的时候,珊瑚和一些底栖海洋动物可能生活在一个相对比较封闭的或与其它生物地理区隔离的独自发展的海洋环境中。

表 I 准噶尔-兴安区与南天山、华南等地  
浅水相珊瑚之间大冢值的比较  
Otsuka coefficients between shallow facies corals  
from the Junggar and the other provinces

时 代 地 区		D <sub>1</sub> <sup>1</sup>	D <sub>1</sub> <sup>2</sup>	D <sub>1</sub> <sup>3</sup>	D <sub>2</sub> <sup>1</sup>
阿尔泰-萨彦	(Q)	23	15	32	38
华 南	(V)	—	(0)	21	29
秦 岭	(U)	37	—	10	25
天 山	(O)	28	17	21	31
乌拉尔、新地岛	(K)	20	19	23	30
西 欧	(J)	(0)	—	—	33

表 II 澳大利亚东部与藏北、滇西北和华南等地  
浅水相珊瑚之间大冢值之比较  
Otsuka coefficients between the E. Australia and  
the other shallow water coral provinces

时 代 地 区		D <sub>1</sub> <sup>1</sup>	D <sub>1</sub> <sup>2</sup>	D <sub>1</sub> <sup>3</sup>	D <sub>2</sub> <sup>1</sup>
藏北、滇西北	(N)	19	39	(20)	32
华 南	(V)			37	40
秦 岭	(U)	21		20	28
天 山	(O)	43	48	40	40
加拿大西部、阿拉斯加	(B)	50	34	29	30
加拿大北极群岛	(A)	30	(8)	20	23

表 III 中国下泥盆统珊瑚属的总数与  
地方性属的数目及其百分比  
Comparison of total number of genera and endemic  
forms of Lower Devonian corals in China

生物地理区	华南	古特提斯	准噶尔	南天山	华北北缘	保山*
属的总数	42	29	72	22	10	19
地方性属的数目	12	0	4	2	0	2
地方性属所占的%	29%	0	6%	9%	0	10%

\* 保山区标出的是中泥盆统一上泥盆统下部珊瑚的数据。

Heckel 和 Witzke(1979)认为,泥盆纪 3 个生物地理大区的形成与它们所处的不同气候带和洋流温度密切相关;老世界大区位于赤道两侧,海洋生物受赤道暖流(warm equatorial current)影响;东美大区地处当时的南温带,那里有凉爽的西风漂流(cool west wind drift)掠过;马尔维诺-非洲南部大区位于南半球高纬度地区,该地区受到了一小股顺时针方

向的寒冷近极涡流(small, clockwise, cold subpolar gyre)的影响(插图 3)。

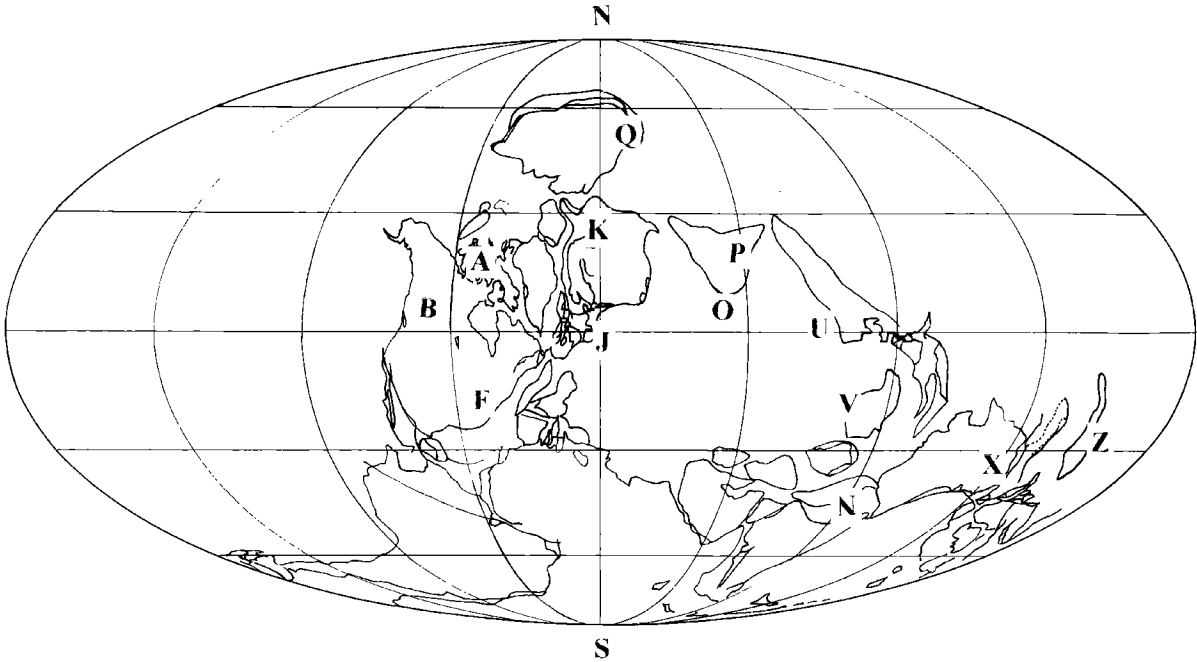


插图 2 早泥盆世晚期(Emsian)全球古地理再造图(据 Scotese, 1986 和 Pedder and Oliver 1990 稍作修改)

Early Devonian (Emsian) World Reconstruction

A 加拿大北极群岛;B 加拿大西部、阿拉斯加;F 阿巴拉契亚;J 西欧;K 乌拉尔、新地岛;N 藏北、滇西北;O 天山;  
P 准噶尔-兴安;Q 阿尔泰、萨彦;U 秦岭;V 华南;X 澳大利亚东部;Z 保山、緬、泰、马

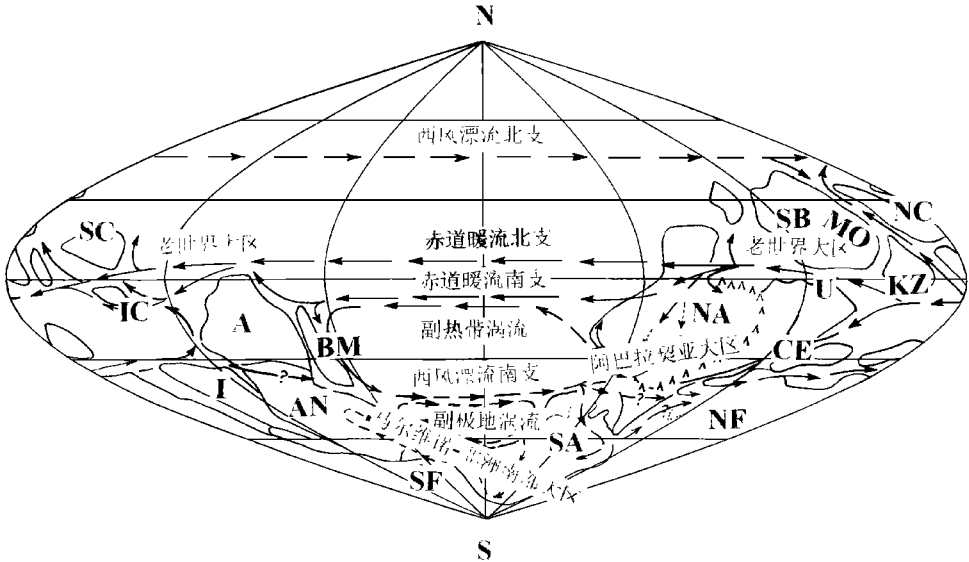


插图 3 泥盆纪全球古地理再造与洋流模式图(据 Heckel and Witzke, 1979 稍作修改)

Devonian World Reconstruction showing expected pattern of oceanic circulation

SC 华南;IC 印支;BM 保山、緬、泰、马;SB 西伯利亚;NC 华北;U 乌拉尔;NF 北非;NA 北美;SA 南美;  
KZ 哈萨克斯坦;CE 中欧;SF 南非;AN 南极;A 澳大利亚;I 印度;MO 蒙古-鄂霍次克

很显然,我国泥盆纪的华南区、古特提斯区、南天山区和华北北缘区当时可能均位于赤道两侧的低纬度地区,它们均隶属于老世界大区范畴。其中,古特提斯区和南天山区与老世界大区其它地区的海水沟通,产有许多世界性分子(cosmopolitan)。华南区

早泥盆世处于比较封闭的海洋环境,产有不少地方性分子(endemic)。华北北缘区的早泥盆世早期(Lochkovian)的珊瑚与中国云南省丽江、加拿大的育空和不列颠哥伦比亚、美国的内华达、俄罗斯的乌拉尔和萨拉依尔、塔吉克的泽拉夫山、澳大利亚的维

多利亚和新南威尔士等地的分子非常相似,而中泥盆世早期(Eifelian)的珊瑚与中国南方以及加拿大西北部的分子也有密切的亲缘关系。

准噶尔-兴安区和保山区的珊瑚都与东美大区的分子有程度不同的关系,这有两种可能:一是这两个区与东美大区的海水相通,通过浮浪幼虫的传播,使它们含有许多共同的属种;二是它们分别处于相似气候带内,从而形成了一些外部形态和内部构造功能相似的分子即趋同现象。上述这两个区的中泥盆统中均缺失热带浅海常见的 *Stringocephalus*,说明它们可能处于温度相对不是很高的温带海洋中。西准噶尔的中泥盆统中产有与东美大区相似的带有帆桁状脊板(yardam carinae)的 *Prismatophyllum*。小兴安岭西北部早泥盆世早期的腕足动物也与北美阿巴拉契亚大区的同期分子有着较为密切的关系(薛春汀等,1980)。侯鸿飞等(1979)认为,本区广泛存在阿巴拉契亚大区的分子同时又有老世界大区的分子,也有大量的地方性的属种。

由于岩相的关系,保山区虽然早泥盆世和中泥盆世早期的地层中珊瑚化石并不多,但在中泥盆世晚期和晚泥盆世早期的地层中却产有丰富的珊瑚化石,如 *Siphonophrentis*, *Mageea*, *Acinophyllum*, *Tabulophyllum* 等,它们与东美大区的分子有着极为密切的关系(Wang Xunlian, 1994)。

从上述定性和定量两个方面分析中国泥盆纪珊瑚的生物地理区系,不难看出泥盆纪特别是在早泥盆世,中国的古特提斯区、南天山区、华北北缘区甚至华南区都应该隶属于老世界大区,虽然后者的早泥盆世分子具有浓厚的地方性色彩,但从中泥盆世起,它又与老世界大区不少地区如加拿大西北地区等地存在着许多共同分子。

关于准噶尔-兴安区和保山区的归属,过去也曾有人提出过一些不同的观点,例如侯鸿飞等(1979)主张准噶尔-兴安区是介于老世界大区与阿巴拉契亚大区之间的一个独立的生物地理区。薛春汀等(1980)认为小兴安岭西北部(属于准噶尔-兴安区)的腕足动物群有很强的区域性,可能是一个独立的生物地理区。但王成源(1983)则坚持准噶尔-兴安区仅是老世界大区内的一个生物地理区。

准噶尔-兴安区和保山区的泥盆纪珊瑚与东美大区分子存在着一定的联系或某种的相似性,说明这两个区不能再隶属于老世界大区,而且它们的古地理位置也可能不在赤道附近,而是处于稍高一些的纬度,因为它们都缺失热带特有的 *Stringo-*

*cephalus*。前者可能位于北温带的区域内而后者则可能座落在南温带的范围中,且与阿巴拉契亚大区的海水相通,因而中泥盆世晚期两地产产生许多共同的属种,保山区暂时可作为阿巴拉契亚大区的一个区来看待。至于准噶尔-兴安区,笔者同意侯鸿飞等(1979)的看法,暂时把它视为老世界大区与阿巴拉契亚大区之间的一个独立的生物地理区。

## 2 中国泥盆纪珊瑚的群落生态及底栖组合

研究生物古地理必然要讨论到它的群落生态,因为它们之间既有区别也有联系。生物地理中的区或分区与群落的主要区别是前者不受环境控制而受各类障碍隔离,并以一定数量的地方性属为特征,而且在时空上由许多群落联合;后者普遍被认为是同一地区、相同环境下生活的各类生物的自然联合,它占据稳定的生活区间与地质时代,包含时空双重概念(戎嘉余,1986)。也有人主张“群落是在特定时空范围内生活在一起的生物”(陈源仁,1994)。研究化石的群落往往从分异度(diversity),密度(density)和丰度(richness)<sup>3</sup>个方面入手的。分异度本身虽然不能直接指示珊瑚组合的生活环境,但一般而言,近岸最浅水群落的分异度很低但丰度较大,而远岸较深水域的分异度通常是最大的但丰度则比较小。密度是指单位面积内各类生物的个体数量,通常近岸浅水群落的密度大,远岸深水的群落密度小。中国泥盆纪珊瑚群落的研究首先是要在大量野外采集的基础上,通过详细的生物分类研究,然后进行群落分析查明群落结构即其组成(composition)和优势度(dominance)、分异度和丰度、密度、常见属种和特征属种的地理分布以及化石的保存状况,最后还要推测其古环境(即水的深度、底质、水动力、沉积速率、混浊度、含氧量、适光性、含盐度)及其时空分布等。

近 30 年来,国际上关于浅海底栖生物和群落生态的研究进展比较快。1965 年,Ziegler 详细阐述了“志留纪海洋群落(community)及其环境的意义”。1976 年,Lenz 也分析了加拿大早泥盆世的腕足类群落。1970 年,Johnson 讨论了海洋底栖群落的分异度,1974 年,他在研究北美早泥盆世的腕足类时,还提出了与群落相似的“生物相(biofacies)”这一新概念。在此之前 Berry 和 Boucot (1972)也提出过内容相似的另一个术语“海洋底栖生活带(marine

benthic life zones)”。Boucot (1975) 将底栖组合 (Benthic Assemblages) 分成 6 个组合 (BA<sub>1</sub>—BA<sub>6</sub>), 其中 BA<sub>1</sub>—BA<sub>2</sub> 位于潮间带 (intertidal), BA<sub>3</sub>—BA<sub>6</sub> 位于潮下带 (subtidal), BA<sub>3</sub> 为近岸 (proximal) 底栖组合, 而 BA<sub>6</sub> 则为远岸 (distal) 底栖组合。虽然目前各家对各底栖组合所对应的绝对深度范围尚未取得一致的认识, 但人们至少可以得到一个相对深度的比较认识。

关于珊瑚化石的生态群落和底栖组合的研究开始得比较晚。1972 年, Wallace 研究了西班牙北部坎达布连山泥盆纪种群和古环境, 认为块状珊瑚及块状层孔虫生长于碎浪带中或生物岩礁的顶部或边缘礁的外缘; 层状珊瑚和层状层孔虫生长于稍深一些和海水动力作用不剧烈的环境; 而丛状珊瑚可能生长于软质泥的宁静海底。1982 年, Pedder 和 McLean 在研究北美和澳大利亚东部早泥盆世泡沫珊瑚时, 详细讨论了珊瑚的群落、生物相和海洋底栖生活带等概念, 同意使用底栖组合这一术语, 主张底栖组合主要受海水的深度和温度控制, 认为大多数泥盆纪开阔海的珊瑚群都应属于 BA<sub>3</sub>—BA<sub>5</sub>。BA<sub>3</sub> 珊瑚群落的特征是产有丰富的床板珊瑚 alveolitids, 数量较多的层孔虫和较少的腕足类; BA<sub>4</sub> 是四射珊瑚最丰富, 而且种类繁多的一个群落, 床板珊瑚 favositids 也占有相当的比重; BA<sub>5</sub> 的珊瑚数量明显减少, 而腕足类小型种群则高度分化; BA<sub>6</sub> 主要是一些小型单带型单体珊瑚, 即所谓的 *Cyathaxonia* 相群落。

下面结合对华南生物地理区的贵州独山泥盆系剖面珊瑚群深入剖析它们的群落生态和底栖组合。

由于早古生代末加里东运动的影响, 黔南独山地区早泥盆世早期未接受沉积, 稍后才开始沉积了一些陆相或滨海相的丹林组, 产植物化石碎片、孢子和鱼化石等。

早泥盆晚期的舒家坪组为滨海相沉积 (富含铁质的碎屑岩), 但产海相腕足类、苔藓虫和三叶虫等化石。由于当时该区仍处于潮间带或潮下带的最上部, 所以仍不适合于珊瑚的生长发育, 它可能属于 BA<sub>2</sub> 的底栖组合。

中泥盆世早期的龙洞水组, 为厚度不大的浅海石灰岩, 产有丰富的珊瑚和腕足类化石。四射珊瑚以角锥形单体为主, 如 *Pseudozonophyllum* 等, 群体很少, 且多为小型丛状, 如 *Sociophyllum*, *Syringopora* 等。顶部泥岩、泥灰岩中还发现了大量的平躺在软质海底生活的拖鞋珊瑚 (*Calceola*)。床板珊瑚

中出现了大量枝状的 *Favosites* 和匍匐状生长的 *Aulopora* 以及薄片状的 *Placocoenites* 等。上述属群的存在, 说明当时的生活环境可能是一种近岸、富氧、海水动力作用不激烈、相对比较宁静的浅海环境。珊瑚化石的分异度和丰度都比较高。龙洞水组的珊瑚群无疑应属于底栖组合 BA<sub>4</sub>。

此后, 地壳又逐渐抬升, 该区沉积了一套含铁石英砂岩 (大河口组), 砂岩常具水平层理或交错层, 说明当时处于滨海相环境的 BA<sub>1</sub> 或 BA<sub>2</sub> 组合, 没有发现珊瑚化石。

随后, 地壳又逐渐下降, 开始沉积了一些碳酸盐与碎屑岩相互交替的地层 (屯上组), 其中碎屑岩中夹有多层含砾砂岩及交错层, 碳酸盐中有石灰岩、泥灰岩、瘤状灰岩等。珊瑚化石以群体珊瑚为主, 有枝状或丛状的 *Dendrostella*, *Grypophyllum*, *Disphyllum*, *Cystiphyllodes*, *Syringopora*, *Thamnopora*, 块状的 *Columnaria*, 也有个别单体珊瑚 *Cystiphyllodes*, *Alaiophyllum*, *Nalivkinella*? 等。屯上组下段代表 BA<sub>3</sub> 的下部, 而屯上组的上段则可能属于 BA<sub>3</sub> 的上部。

屯上组原归属中泥盆统的上部 (Givetian), 作为独山组底部的一个段, 现可能应划归中泥盆统下部 (Eifelian) 最高的一个地层单元, 因为它并不产有 Givetian 阶的标准化石 *Stringocephalus*, 而只是出现与它外形相似但缺乏中隔板构造的 *Bornhardtina*, 该属常常出现于 Eifelian 阶的上部。真正的 *Stringocephalus* 是从屯上组上覆的地层鸡泡组才开始出现的。

鸡泡组的中、下段的沉积与屯上组上段近似, 即以碎屑岩为主, 并含有含砾砂岩、交错层和 3—4 层瘤状灰岩。下段见有单体珊瑚 *Cystiphyllodes*, *Jipaolasma*, *Stringophyllum* 等, 而中部则产丛块状珊瑚 *Paramixogonara* 和少量丛状珊瑚 *Disphyllum* 等, 属于 BA<sub>3</sub> 的上部。鸡泡组的上段以巨厚层石灰岩为主, 地形上常形成陡壁, 珊瑚化石甚少, 但在其顶部的疙瘩状石灰岩中, 产有许多单瓣的 *Stringocephalus* 和单体珊瑚 *Cystiphyllodes*、丛状珊瑚 *Cystiphyllodes*, *Disphyllum* 和块状珊瑚 *Argutastrea*, *Hexagonaria* 等, 大致相当于 BA<sub>3</sub>。

鸡泡组的上覆地层是富含铁质的石英砂岩 (宋家桥组), 见有多层含砾砂岩及交错层理, 未见珊瑚化石, 只在其最顶部发现有介形类、海百合茎和腕足类碎片, 说明当时处于滨海相, 而顶部则可能属于潮间带的 BA<sub>2</sub>。

鸡窝寨组亦产有 Givetian 阶的标准化石 *Stringocephalus*, 岩性以石灰岩为主。下部常形成小型的团块状生物礁, 产块状群体珊瑚 *Endophyllum*, *Argutastrea*, *Crassialveolites*, 丛状群体珊瑚 *Phacellophyllum*, *Caliopora*, *Thamnophyllum*, 以及单体珊瑚 *Tabulophyllum*, *Stringophyllum*, *Spinophyllum*, *Sunophyllum*, *Mictophyllum*, *Temnophyllum*, *Cystiphyllodes* 和个体直径达 75mm 的 *Mesophyllum maximum* (Schlueter)。本组合珊瑚的分异度和丰度都比较高, 因此可将它划归 BA<sub>4</sub>。鸡窝寨组上部以泥质灰岩、炭质页岩为主, 产单体珊瑚 *Spinophyllum*, *Sunophyllum*, *Temnophyllum* 等, 说明海水动力不剧烈, 局部处于滞流的还原环境, 它可能属于 BA<sub>3</sub> 或 BA<sub>4</sub>。鸡窝寨组最顶部为厚层白云质灰岩, 见有许多块状层孔虫, 如 *Actinostroma*, *Hermatostroma*, *Stromatopora* 等, 生物比较单调, 分异度很低, 应属于潮下局限环境的 BA<sub>3</sub>。

在独山剖面上, 当中泥盆世的标准化石 *Stringocephalus* 已经消亡之后, 而晚泥盆世的标准化石 *Cyrtospirifer* 尚未出现之前仍有一段厚约 100m 的地层 (贺家寨段)。从珊瑚化石的角度来看, 在贺家寨段中已经出现了许多华南各地晚泥盆世的特征分子, 诸如 *Sinodisphyllum*, *Pseudozaphrentis*, *Mictophyllum* 以及加拿大西北部上泥盆统底部的标准带化石 *Grypophyllum mackenziense* (Pedder) 等。这时, 中泥盆世一些常见的属种, 如 *Endophyllum*, *Dendrostella*, *Cystiphyllodes*, *Stringophyllum*, *Sunophyllum* 等均已绝迹。据新生分子的大量出现作为划分地层界线的原则, 暂将贺家寨段划归上泥盆统底部是合适的, 但还需用浮游生物化石来最后验证。贺家寨段的下部由钙质泥岩、黑色炭质页岩和深灰色泥质灰岩构成, 从珊瑚和腕足类的分异度、丰度和保存状况来看, 可能属于 BA<sub>4</sub>。贺家寨段的上部主要由白云质灰岩组成, 化石有小型光壳的腕足类 *Emanuella* 和枝状层孔虫 *Amphipora* 等, 生物单调, 分异度低, 应属于 BA<sub>3</sub>。

上泥盆统的标准腕足类化石 *Cyrtospirifer* 是从望城坡组的卢家寨段才开始出现的。卢家寨段由灰岩、泥灰岩和白云质灰岩组成, 夹少许粉砂岩和泥岩, 产有较多的单体珊瑚如 *Wapitiphyllum*, *Mictophyllum*, *Sinodisphyllum*, *Pseudozaphrentis*, *Spinophyllum*, *Temnophyllum* 和一些丛状群体珊瑚 *Disphyllum*, *Thamnopora*, *Syringopora* 等。卢家寨段是一种开阔浅海富氧环境, 可归于 BA<sub>3</sub> 或

BA<sub>4</sub>。

尧梭组中、下部的四方坡段主要由巨厚层的白云质灰岩构成, 见有少许生活在礁后相局限环境中的层孔虫 *Amphipora*。尧梭组上部的五里桥段由灰岩、泥灰岩、硅质灰岩组成, 只有少量的介形类化石 *Leperditia*, *Cavellina*? 等, 没有发现珊瑚化石, 可能属于 BA<sub>2</sub> 潮间带环境。

者王组过去一般都归入革老河组的下段, 以深灰色、灰黑色中厚层泥晶灰岩为主, 厚度 44—100m, 产层孔虫 *Stromatocerium*, *Pennastroma*, *Actinostroma*, *Pseudolabechia* 和床板珊瑚 *Syringopora*, *Chia*, *Aulocostella* 等, 生物的丰度和分异度都不高, 可能属于 BA<sub>3</sub> 的上部。

革老河组以往被地质古生物工作者视为华南石炭系底部的一个地层单元, 以灰黑色中厚层、薄层泥晶灰岩为主夹少量泥灰岩、厚约 55—95m。但因最近在其中发现了西欧泥盆纪末期的孢子 *Retisporalepidophyta* 和有孔虫 *Quasiendothyra konensis*, *Q. kabeitusana* 等化石, 而将它置于泥盆系的顶部。按此推理, 湖南的孟公坳组和四川的长滩子组同样亦应置于泥盆系之顶。贵州革老河组和湖南孟公坳组产特征的珊瑚化石 *Cystophrentis* 以及床板珊瑚 *Kueichoupora*, *Fuchungoporella*; 腕足类 *Schuchertella*, *Composita*, *Athyris*, *Cleiothyridina*, *Yanguania*, *Retichonetes*, *Cyrtospirifer*, *Tenticospirifer*, *Ptychomaletoechia* 等, 丰度及分异度中等, 属于底栖组合 BA<sub>3</sub> 下部或 BA<sub>4</sub> 的上部。

上述黔南独山泥盆系剖面珊瑚群生活于低纬度、富氧的正常浅海近岸环境, 一般都在波基面 (wave base) 之上的浅水潮下带 (subtidal), 海水动力状况有时比较动荡的高能带, 但有时又处于比较宁静的局限海低能带中, 含盐度也比较适中, 一般属于底栖组合 BA<sub>3</sub> 或 BA<sub>4</sub>。我国华南生物地理区的湘中湘乡、新化、邵阳, 川北北川、江油和桂中象州、武宣等地泥盆纪珊瑚的群落生态和底栖组合也与黔南独山的情况大致类似。

广西宜山峡口上泥盆统融县组顶部 Lower *praesulcata* 带中出现了一些无鳞板构造小型单体珊瑚如, *Neaxon*, *Ufimia* 等, 与之共生的有浮游菊石 *Kosmoclymenia*, 有孔虫 *Rectoseptatourayella*, 三叶虫 *Typhloproetus*, 和生活于海洋陆棚斜坡相的牙形类 *Palmatolepis*, *Pseudopolygnathus*, *Polygnathus*, *Rhodalepis*, *Spathopolygnathus* 等, 它们可能属于远岸、波基面之下较深水的群落, 大致归于底

栖组合 BA<sub>6</sub>。新疆北部和布克赛尔蒙古自治县下泥盆统的曼格尔组产无鳞板小型单体珊瑚 *Syringaxon* 群落可能是生活在远岸、低能、宁静、光线较弱的环境之中,共生的还有不少三叶虫,属于底栖组合 BA<sub>6</sub>。而上泥盆统的洪古勒楞组(lower Famennian)产许多单体珊瑚如 *Amplexus*, *Guerichiphyllum*, *Amplexocarinia*, *Gorizdronia*, *Nalivkinella*, *Tabulophyllum*, *Hebukophyllum*, *Honggulasma* 等,与大量的腕足类、三叶虫、苔藓虫、头足类、海百合、海林擒、牙形类共生,可能是波基之下、水动力较强,有陆源碎屑物质、氧化环境的台地斜坡沉积,属于 BA<sub>5</sub>。

中国泥盆纪珊瑚,一般生活在浅海潮下带,有的在近岸富氧的高能环境,有的生活于远岸光线较弱的低能环境。珊瑚的底栖组合从潮下带上部的 BA<sub>3</sub>、BA<sub>4</sub> 到潮下带下部的 BA<sub>5</sub>、BA<sub>6</sub> 都有存在,这些都与它们各自的古地理环境和沉积相不无密切相关。

感谢侯鸿飞研究员,方宗杰研究员和王训练教授对中国泥盆纪生物地理分区和保山生物地理区提出许多宝贵的意见。

## 参考文献

- 王治平,1985. 中国早、中泥盆世四射珊瑚生物地理分区. 地球科学, **10**,特刊,地层古生物专辑(Ⅲ):55—69.
- 王成源,1983. 北方槽区泥盆纪生物地理区的特征. 地层学杂志, **7**(3):231—234.
- 王鸿祯,何心一,陈建强等著,1989. 中国古生代珊瑚分类演化及生物地理. 北京:科学出版社. 1—391.
- 戎嘉余,1986. 生态地层学的基础——群落生态的研究. 见:中国古生物学会第十三、十四届学术年会论文集. 北京:科学出版社. 1—19.
- 陈源仁,1984. 生态地层学和群落古生态. 成都地质学院学报, **(4)**:37—50.
- 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.
- 侯鸿飞,项礼文,赖才根,林宝玉,1979. 天山-兴安区古生代地层研究新进展. 地层学杂志, **3**(3):175—187.
- 侯鸿飞,王士涛,1985. 中国泥盆纪古地理. 古生物学报, **24**(2):186—197.
- 俞昌民,廖卫华,邓占球,1979. 中国南方泥盆纪珊瑚化石的分布和组合序列. 地层学杂志, **3**(2):96—102.
- 殷鸿福等著,1988. 中国古生物地理学. 武汉:中国地质大学出版社. 1—329.
- 廖卫华,1984(1986). 贵州独山中泥盆世浅海底栖珊瑚动物群的组

合特征和群落生态的初步分析. 见:北京大学地质学系:纪念乐森榘教授从事地质科学教育工作六十年论文选集,北京:地质出版社. 93—99.

- 廖卫华,1993. 中国泥盆纪珊瑚的生物地理区系. 地层学杂志, **17**(4):277—280.
- 廖卫华,阮亦萍,1990. 亚洲东部的泥盆系. 北京大学学报(自然科学版), **26**(4):483—495.
- 廖卫华,戎嘉余,胡兆玉,彭玉鲸,李春田,1995. 吉林中部志留-泥盆纪生物地层、群落生态及生物古地理. 地层学杂志, **19**(4):241—249.
- 薛春汀,苏养正,张海阳,崔革,1980. 小兴安岭西北部晚志留世及早泥盆世地层. 地层学杂志, **4**(1):1—12.
- Berry W B N, Boucot A J, 1972. Silurian graptolite depth zonation. Internat geol Congr., Session 24, 7, 59—65. Montreal.
- Boucot A J, 1975. Evolution and extinction rate controls. Developments in Paleontology and Stratigraphy. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Oxford, New York. 1—427.
- Heckel P H, Witzke B J, 1979. Devonian world palaeogeography determined from distribution of carbonates and related lithic palaeoclimatic indicators. Special Paper in Palaeontology, **23**:99—123.
- Hill D, 1981. Part F Coelenterata, Supplement 1, Rugosa and Tabulata. In: Teichert, C. (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology. Vol. 1—2, Boulder and Lawrence. 1—762.
- Hou Hongfei, Boucot A J, 1990. The Balkhash-Mongolia-Okhotsk region of the Old World Realm (Devonian). In: McKerrow, W. S. and Scotese, C. R. (eds.), Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography. Geol. Soc. Memoir **12**:297—303.
- Johnson J G, 1971. A quantitative approach to faunal province analysis. Amer. J. Sci., **270**:257—280.
- Johnson J G, 1974. Lower Devonian brachiopod biofacies of western and Arctic North America. J. Paleont., **48**:809—819.
- Lenz A C, 1976. Lower Devonian brachiopod communities of the northern Canadian Cordillera. Lethaia, **9**:19—27.
- Liao Weihua, 1990. The Biogeographic Affinities of East Asian Corals. In: McKerrow, W. S. and Scotese, C. R. (eds.), Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography. Geol. Soc. Memoir **12**:175—179.
- Oliver W A Jr, 1976. Biogeography of Devonian rugose corals. J. Paleont., **50**(3):365—373.
- Oliver W A Jr, Pedder A E H, 1979. Rugose corals in Devonian stratigraphical correlation. Special Papers in Palaeontology, **23**:233—248.
- Pedder A E H, McLean R A, 1982. Lower Devonian cystiphyllid corals from North America and eastern Australia with notes on the genus *Utaratuia*. Geologica et Palaeontologica, **16**:57—110.
- Pedder A E H, Oliver W A Jr, 1990. Rugose Corals Distribution as a test of Devonian Palaeogeography models. In: McKerrow, W. S. and Scotese, C. R. (eds.), Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography. Geol. Soc. Memoir **12**:1—21.
- Scotese C R, McKerrow W S, 1990. Revised world maps and introduction. In: McKerrow, W. S. and Scotese, C. R. (eds.), Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography. Geol. Soc. Memoir **12**:

1—21.

Wallace P., 1972. Population and Paleoenvironments in the Devonian of the Cantabrian Cordillera, north Spain. *Internat. geol. Congr. Session 24*, 7, 121—129. Montreal.

Wang Hongzhen, Li Zhiming, Wang Zhiping, 1984. Silurian and Early Devonian rugose coral biogeography of China. *Paleontogr.*

*Amer.*, **54**, 423—426.

Wang Xunlian, 1994. The Rugose coral fauna from the upper part of the Heyuanzhai Formation in western Yunnan, China. *Jour. Fac. Sci. Hokkaido University*, **23**(3), 343—553.

Ziegler A. M., 1965. Silurian marine communities and their environmental significance. *Nature*, **207**, 270—272.

## THE BIOGEOGRAPHY AND SYNECOLOGY OF DEVONIAN CORALS FROM CHINA

LIAO Wei-Hua

(*Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008*)

**Key words:** Biogeography, Synecology, Corals, Devonian, China

### Summary

It is now generally recognized that there were three first-level marine, biogeographic divisions of the Devonian world:

1. The Old World Realm, which includes Eurasia, Australia, North Africa and western and Arctic North America.
2. The Eastern Americas Realm (or Appalachian Realm), which includes most of eastern North America and northern South America.
3. The Malvinokaffric Realm, which includes southern South America, southern Africa and Antarctica.

The Old World Realm occupied the ancient tropics, the Malvinokaffric Realm was located near the ancient South Pole and the Eastern Americas Realm was situated probably in the southern temperature zone.

The Old World realm coincided with the warm equatorial currents. Provinces of the Old World fauna may be related to various branches of the equatorial currents. The Malvinokaffric Realm coincided with inundation of the subpolar to polar part of Gondwanaland from the small, cold, clockwise subpolar gyre. The Appalachian (or Eastern Americas) Realm coincided with impingement of the cool, west-wind drift of the southern hemisphere upon the temperate coast of the Americas.

Gedinnian provincialism resulted in the formation of two discrete faunal realms, the Old World Realm and the Eastern Americas Realm. Provincialism increased in late Gedinnian and Siegenian time

and reached a maximum during the early Emsian with the addition of the Malvinokaffric Realm. However, the Malvinokaffric Realm disappeared during late Eifelian time. At the end of Frasnian time a number of important faunas became extinct and Famennian time was characterized by a new relatively cosmopolitan fauna.

The study of the Early and early Middle Devonian corals of China permits the discrimination of six distinct biogeographic provinces: 1) the Junggar-Hinggan Province is characterized by the absence of the typical Givetian brachiopod *Stringocephalus* and the presence of small solitary non-dissepiments of corals, e. g. *Syringaxon*; 2) the Southern Tianshan Province is characterized by extensive development of *Chalamyodophyllum*, *Alaiphyllum* and *Dubrovina* in the Early Devonian. It is probably related to that of the Urals; 3) the Palaeotethyan Province including northern Xizang (Tibet) and northwestern Yunnan, yields a lot of Australian elements of Early Devonian age, such as *Embolophyllum*, *Lyriellasma*, *Martinophyllum*, *Loyolophyllum* and *Carlinastraea*; 4) the South China Province was an area of high Early Devonian endemism, especially in the Siegenian and in the lower Emsian. However, from late Emsian on, there appeared many West European and western North American, as well as some Australian genera; 5) the northern margin of the North China Province appearing as a narrow belt from Jilin to the Buyan Fault, at the top of the Great Bend of the Huanghe (Yellow) River in Nei Monggol Autonomous Region. *Carlinastraea*, *Stylopeura* were found in early Early Devonian (Lochkovian) and *Sociophyllum*, *Utartuia* appeared in the early Middle Devonian; 6) the

Baoshan Province covered a small area of China but extended into Burma, Thailand and Malay Peninsula, i.e. the so-called “Shan-Thai Block” or “Sibumasu Block”. It contains a large number of Appalachian genera, for example, *Siphonophrentis*, *Neocino-phyllum*, *Macgeea* in the late Middle Devonian.

Concerning above-mentioned 6 provinces, among them, the Southern Tianshan Province, the Palaeotethyan Province, the South China Province and the northern margin of the North China Province were located near the ancient equator and the rest two provinces, the Junggar-Hinggan Province and the Baoshan Province were probably situated in the northern and the southern temperate zones respectively. The former 4 provinces may be related to various branches of the equatorial currents. The Junggar-Hinggan Province characterized the northern part of the western boundary current and perhaps involved the influence of the near-by, the cool, northern west-wind drift. The Baoshan Province characterized the southern part of the western boundary current and perhaps involved the influence of the cool, southern west-wind drift.

The marine Devonian strata is well developed in China and rich in fossil corals. According to Boucot's views, the benthic assemblages can be divided in to six-fold classifications. In which, BA<sub>1</sub> and BA<sub>2</sub> were intertidal and BA<sub>3</sub> to BA<sub>6</sub> were subtidal. They are controlled primarily by bathymetry and temperature, and conceptually are arranged in a systematic manner away from the shoreline. Pedder and McLean (1982)

considered that, almost all Devonian, open marine, coral-bearing, level-bottom communities fall in the range of BA<sub>3</sub> through BA<sub>5</sub> in the Boucot Benthic Assemblage Scale. The exceptions appear to be some of the so-called *Cyathaxonia* facies communities, which may be 6 in the scale. Benthic Assemblage 3 coral communities may be recognized by their numerous stromatoporoids, comparatively rare brachiopods and abundant massive alveolitids. Coral-bearing communities of Benthic Assemblage position 4 have the most abundant and varied rugose coral components. The accompanying tabulates are typically richer in favositids than massive alveolitids, and the brachiopods are commonly moderately large and prolific, but not as diverse as those of the deeper communities. Coral bearing communities of BA<sub>5</sub> are less rich than those of BA<sub>4</sub>, and are associated with a highly diverse assemblage of small species of brachiopods. The massive *Endophyllum-Argutastrea* fauna of Middle Devonian in southern Guizhou flourished in the nearshore region with shallow rough water and sufficient oxygen environments and coral communities were located in the range of BA<sub>3</sub> and BA<sub>4</sub> of Boucot's Benthic Assemblage Scale. However, the small non-dissepiment solitary *Syringaxon* fauna of Lower Devonian in northern Xinjiang inhabited possibly offshore slope region, with quiet and stagnant sea water, low energy and reductive environments and the coral communities were located in BA<sub>5</sub> and BA<sub>6</sub> of Boucot's Benthic Assemblage Scale.