

# 黔南晚石炭世生物礁群落中的生态关系研究

常洪伦<sup>1)</sup>, 巩恩普<sup>1)</sup>, 陈晓红<sup>1)</sup>, 杨大勇<sup>1)</sup>, 关长庆<sup>1)</sup>, 张永利<sup>1)</sup>, 韩炜忠<sup>2)</sup>

1) 东北大学地质系, 沈阳, 110004; 2) 长城钻探工程有限公司稠油技术中心, 辽宁盘锦, 124010

**内容提要:** 黔南紫云地区发育了全球罕见的晚石炭世后生动物格架礁。主要的造礁生物——*Formitchevella*, *Ivanovia* cf. *manchurica*、叶状藻和“未名造礁生物”与附礁生物一起各自构成了不同的造礁生物群落, 群落内部的生物存在着空间竞争和共栖, 而群落之间还有替代的关系。种内竞争使 *Formitchevella* 个体不断生长, 且有时为避免与相邻个体的空间竞争而发生弯曲。在种间竞争方面, “未名造礁生物”以缠绕和接触的方式与 *Ivanovia* cf. *manchurica* 之间存在着直接主动的空间竞争; *Formitchevella* 与 *Ivanovia* cf. *manchurica* 则保持着均势的相持平衡型竞争; 叶状藻还可以以个体数量的优势在空间竞争上压倒了珊瑚。叶状藻与腕足类之间为一类特殊的共栖关系, 二者互惠互利, 在生存空间上存在一定的竞争。在扁平村珊瑚礁的形成过程中, *Formitchevella* 群落与其下部群落的更替为建造晚石炭世大型珊瑚礁奠定了条件。

**关键词:** 黔南; 石炭纪; 竞争; 共栖; 替代

石炭纪是地质历史时期全球性造礁的衰落期(巩恩普等, 1998), 但在全球范围内仍有石炭纪的生物礁分布。这些礁体类型不一, 造礁生物群落种类各异, 反映出了弗拉斯—法门事件后造礁生物群落的复苏。我国的很多地区也有石炭纪的生物礁分布, 其中黔南紫云地区的大型珊瑚礁、叶状藻礁是较为典型的实例, 目前已经开展并进行了大量的野外和室内工作, 在沉积相分析(孙宝亮等, 2007)、基底研究(张永利等, 2007)、造礁生物古生态(关长庆等, 2004; 关长庆等, 2006)和群落面貌及演替(巩恩普等, 2003; 巩恩普等, 2007)等方面均取得了丰硕的成果, 其中也涉及到了生物种群之间的生态关系, 包括竞争、共栖和替代, 但对该方面的研究相对薄弱。相比之下, 国外学者对生物礁中的生态关系研究得更为细致, Savazzi(1982)研究了生物礁中双壳类和软质基底珊瑚的共栖关系; Fagerstrom(2000)、Aerts等(1997)、Branch(1984)等人则研究了现代珊瑚礁群落中存在的种内、种间竞争关系; 此外, 关于群落替代的成果也有很多(McCook et al., 2001; Burt et al., 2009; Aronson et al., 1998; Stanton et al., 1987; Devantier et al., 2006)。本文从群落中的生态关系角度, 分别从群落竞争、共栖和群落替代三方面分析, 用以揭示黔南紫云地区晚石炭世生物礁群

落的发展演化规律, 为研究黔南地区的古地理环境变化提供古生态学证据。

## 1 区域地质概况

黔南紫云地区大地构造位置归属于“滇黔桂盆地”, 又称“南盘江盆地”(图1)。该地区在石炭纪时发育了若干孤立碳酸盐岩台地, 这些台地被发育于深水相的台沟所分割(焦大庆等, 2003)。碳酸盐岩台地浅水适宜生物存在, 底栖生物繁盛, 生物造岩作用强烈, 形成了大量的滩, 其中有生物礁、丘发育。生物礁以珊瑚礁为主, 含叶状藻礁和其他类型的生物礁(关长庆等, 2007)。

## 2 生物组成与群落划分

### 2.1 生物组成

该地区生物礁组合中的生物比较丰富, 各种生物从不同的角度参与了生物礁的建造, 形成了独特的造礁生物群落。经过野外观察及室内鉴定, 该地区的生物礁组合内主要有以下造礁生物:

珊瑚: *Formitchevella* sp., *Ivanovia* cf. *manchurica*。

叶状藻。

“未名造礁生物”。

注: 本文为国家自然科学基金资助项目(编号 40972004)和中央高校基本科研业务费专项资金资助(批准号 N090401011)的成果。

收稿日期: 2010-03-20; 改回日期: 2010-11-19; 责任编辑: 章雨旭。

作者简介: 常洪伦, 男, 1984年生。博士研究生。矿产普查与勘探专业, 主要从事古生物学与地层学研究。通讯地址: 110004, 沈阳市东北大学 265号; Email: changhonglun@126.com。通讯作者: 巩恩普, 电话: 024-83675066; Email: gongep@mail.neu.edu.cn。

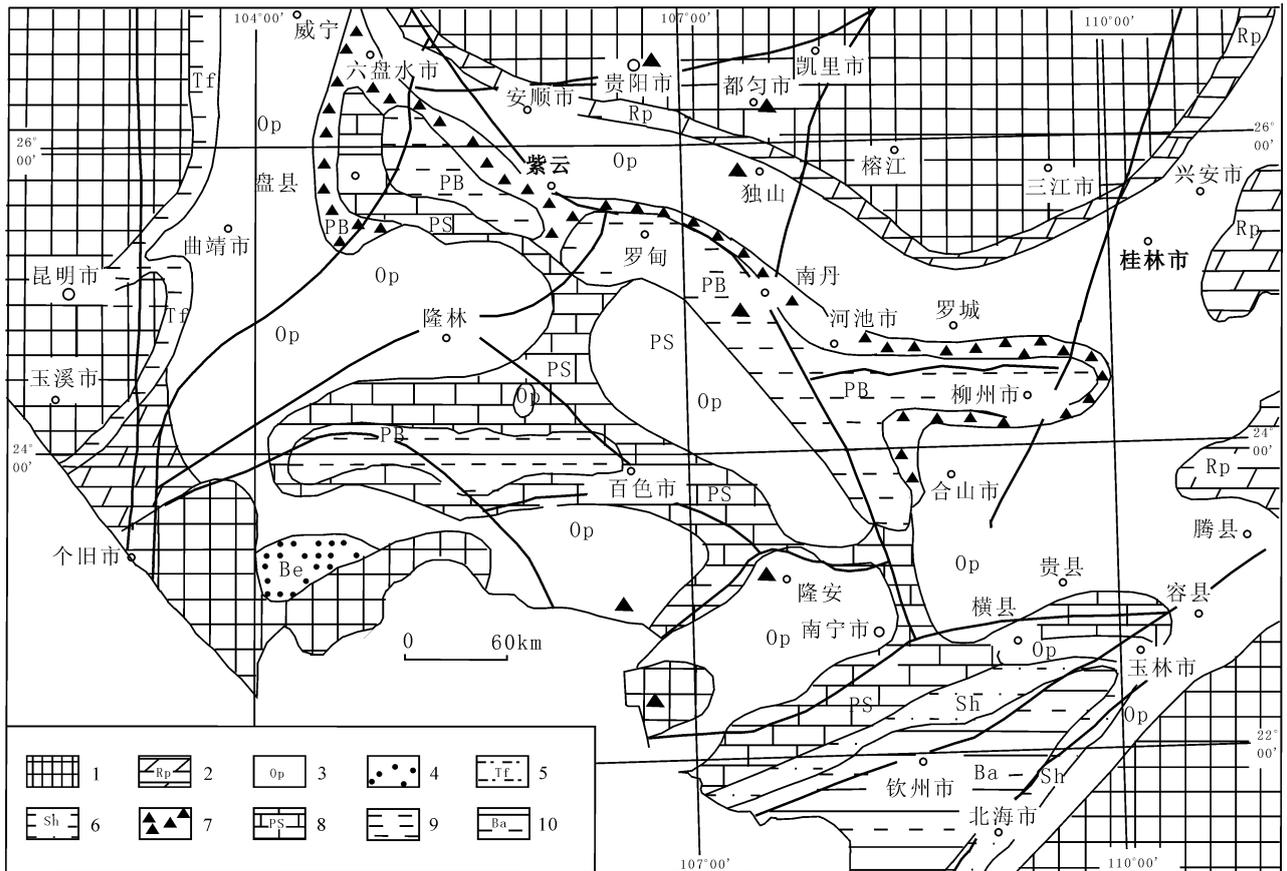


图1 滇黔桂地区晚石炭世岩相古地理图(据焦大庆等, 2003)

Fig. 1 Sedimentary-facies and paleogeography of Late Carboniferous of Yunnan—Guizhou—Guangxi area ( Modified from Jiao Daqing et al. , 2003)

1—古陆; 2—局限台地; 3—开阔台地; 4—海滩; 5—潮坪; 6—陆架; 7—台缘斜坡; 8—台棚; 9—台盆; 10—次深海

1—ancient land; 2—restricted platform; 3—open platform; 4—beach; 5—tide flat; 6—continental shelf; 7—platform margin slope; 8—platform shelf; 9—platform basin; 10—sub-abysmal sea

蓝细菌。

附礁生物主要有 *Triticites* sp.、*Choristites* sp.、非螭有孔虫、*Tubiphytes*、海百合、腹足类、苔藓虫等,它们不直接参与造礁作用,但在生物礁中非常重要。一方面,它们与造礁生物一起组成造礁群落,构成完整的生态系统;另一方面,它们具有极高的生产率,死亡后遗体或骨骼可以作为生物礁的重要组成部分,为生物礁的形成提供物质来源(巩恩普等, 2007)。

## 2.2 造礁生物群落划分

该地区生物礁造礁生物群落内生物物种具有多样性,其中由多种造礁生物建造不同类型、规模的礁体,其他生物则依附于生物礁这一特殊环境生长。根据造礁生物的种类和群落的结构,黔南地区共识别出以下几个造礁生物群落:

### 2.2.1 *Ivanovia* cf. *manchurica* 群落

该群落在黔南地区分布较广,一般位于大型珊瑚礁的基底部分。岩面的生物含量可达80%,其中 *Ivanovia* cf. *manchurica* 的丰度值约为40%。群落内其他主要的生物组成为螭、海百合、腕足和 *Tubiphytes*。*Ivanovia* cf. *manchurica* 既是该群落的关键种,又是优势种。其复体呈致密块状,个体间由泡沫板相连。群体可以多种方式在纵向和横向上蔓延生长(关长庆等, 2006),以争取采光面积。*Ivanovia* cf. *manchurica* 形成的板状骨架高度可达15~20cm,具有很强的抗风浪能力,可以抵抗强水流的冲击,因此它位于迎风浪面的一侧(巩恩普等, 2007)。

### 2.2.2 *Formitchevella* 群落

该群落是黔南地区最为重要的群落,它构成了该地区生物礁的主体部分。群落发育的规模大,从

而建造了晚石炭世较为罕见的后生动物格架礁。该群落中的生物含量达 70%, *Formitchevella* 的丰度值约为 30%。群落中的其他生物组成为蠕、海百合、腹足、腕足及 *Tubiphytes*。 *Formitchevella* 是一种笙丛状群体珊瑚, 个体巨大, 单体直径可达 8cm, 少数可达 10cm 或以上, 长度可达 50~60cm。它在群落中起到了决定性的作用, 是整个群落的关键种和优势种。从形态学角度分析, 它比 *Ivanovia cf. manchurica* 的抗风浪能力要差一些, 因此它位于台地边缘迎风浪面低于 *Ivanovia cf. manchurica* 的生长位置(巩恩普等, 2007)。

### 2.2.3 叶状藻群落

该群落是黔南地区十分重要的造礁群落之一, 分布相对广泛, 建造的礁体类型有叶状藻点礁、多层叠置叶状藻礁和大型叶状藻礁(张永利等, 2007)。岩面的生物含量可达 80%, 其中叶状藻的丰度可达 60%~70%, 生物分异度较低, 其他生物主要为腕足类, 含蠕和腹足动物。叶状藻具杯状藻叶(Samankassou et al., 2002), 密集排列叠置生长, 在生长过程中采取直立生长的方式以争取采光面积, 个体之间紧密地生长在一起从而形成一个格架。叶状藻是整个群落的关键种和优势种, 是礁群落的真正建设者。

### 2.2.4 “未名造礁生物”群落

该生物以宏观的似丝状体或板状体形式出现, 生物体粗或厚 0.1~0.2mm, 相互交叉, 可能属于藻类(关长庆等, 2007)。该群落中的生物量极高, 可占岩面的 90% 以上, 生物分异度很低, 只有少量的 *Ivanovia cf. manchurica* 块体和极少的蠕、海百合等生物。群落中“未名造礁生物”是关键种和优势种, 其他生物都依附于它而生存。

### 2.2.5 蓝细菌群落

群落内蓝细菌较为发育, 并有少量微体疑难生物 *Tubiphytes*。在其生长过程中可粘结沉积灰泥, 构成灰泥丘。该群落中其它生物很少, 仅见海百合茎等少量生物碎屑, 因此群落内生物丰度及分异度都很低(关长庆等, 2004)。

## 3 群落的空间竞争

对现代珊瑚礁群落的研究认为, 珊瑚个体之间的竞争主要表现在空间竞争上, 即力求占有最大的光照面积, 以维持足够的光线(沈国英等, 2002)。同样, 古代珊瑚礁群落中也不乏竞争存在, 包括种内竞争和种间竞争(Aerts et al., 1997; Bak et al.,

1982)。黔南地区生物礁组合中的生物丰富, 形成了以四射珊瑚 *Ivanovia cf. manchurica*、*Formitchevella*、叶状藻和“未名造礁生物”为主的造礁群落。造礁生物为争取更大的生存空间和采光面积相互竞争, 不断向四周和上部空间中扩展和蔓延, 从而引起造礁生物本身个体的迅速增长, 礁骨架才能够不断加固和壮大(Branch, 1984; Chornesky, 1989; Dugan, 1985)。因此, 从这种意义上来说, 造礁生物是礁体发育的内在基础, 水流是外在条件, 竞争则是根本动力。以下分别从种内和种间竞争两方面, 分析黔南晚石炭世造礁群落的发展及演化。

### 3.1 种内竞争

种内竞争是造礁生物种群内部个体与个体之间因争夺相同的资源而进行的竞争, 这种竞争最为普遍, 存在于任何规模和类型的造礁生物群落中。种内竞争的结果, 是使种群内的个体优胜劣汰, 强壮的个体在竞争中逐渐占据优势(Vehanen, 2006; Banks et al., 1996), 因而种群更加繁盛。在黔南地区, 种内竞争表现最为明显的是 *Formitchevella* 群落。

该群落是黔南地区最为重要的造礁生物群落, 它建造了独特的石炭纪大型珊瑚礁, 这在全球也是罕见的。*Formitchevella* 是一种个体粗大的笙丛状群体珊瑚, 可采用出芽生殖的方式繁衍(图 2a), 以扩大群体占据的空间。个体与个体之间保持一定的间距, 这个距离不能太大, 因为个体密度越大, 骨架才能越牢固(Rinkevich et al., 1985), 群体才可抵抗较强水流的冲击。同时, 个体间距也不能太小, 因为在珊瑚体生长过程中个体较大的珊瑚虫会尽量避免与相邻个体的接触(Lang, 1971), 以减少在食物、光照等方面的争夺, 这也是与致密块体珊瑚不同的地方。在礁核部位, *Formitchevella* 的个体间距一般在 1~10cm 不等, 少数低于 1cm 或大于 10cm, 个体间彼此近平行排列成笙状。但有时为了占有生存空间并且避开与相邻个体的冲突, 个体会弯曲生长(图 2b), 这都是与 *Formitchevella* 的生活习性分不开的。因此, 种内竞争一方面使得 *Formitchevella* 个体不断地向上生长, 获取更大的采光面积, 另一方面造成了少数 *Formitchevella* 个体为争取更大的资源空间而发生弯曲。

### 3.2 种间竞争

种间竞争指不同种生物之间为争取相同的资源而进行的竞争, 也是生物群落中十分复杂、十分重要的因素之一(Okada et al., 1992; Ormeño et al., 2007)。在对现代珊瑚礁群落的研究中, Fagerstrom

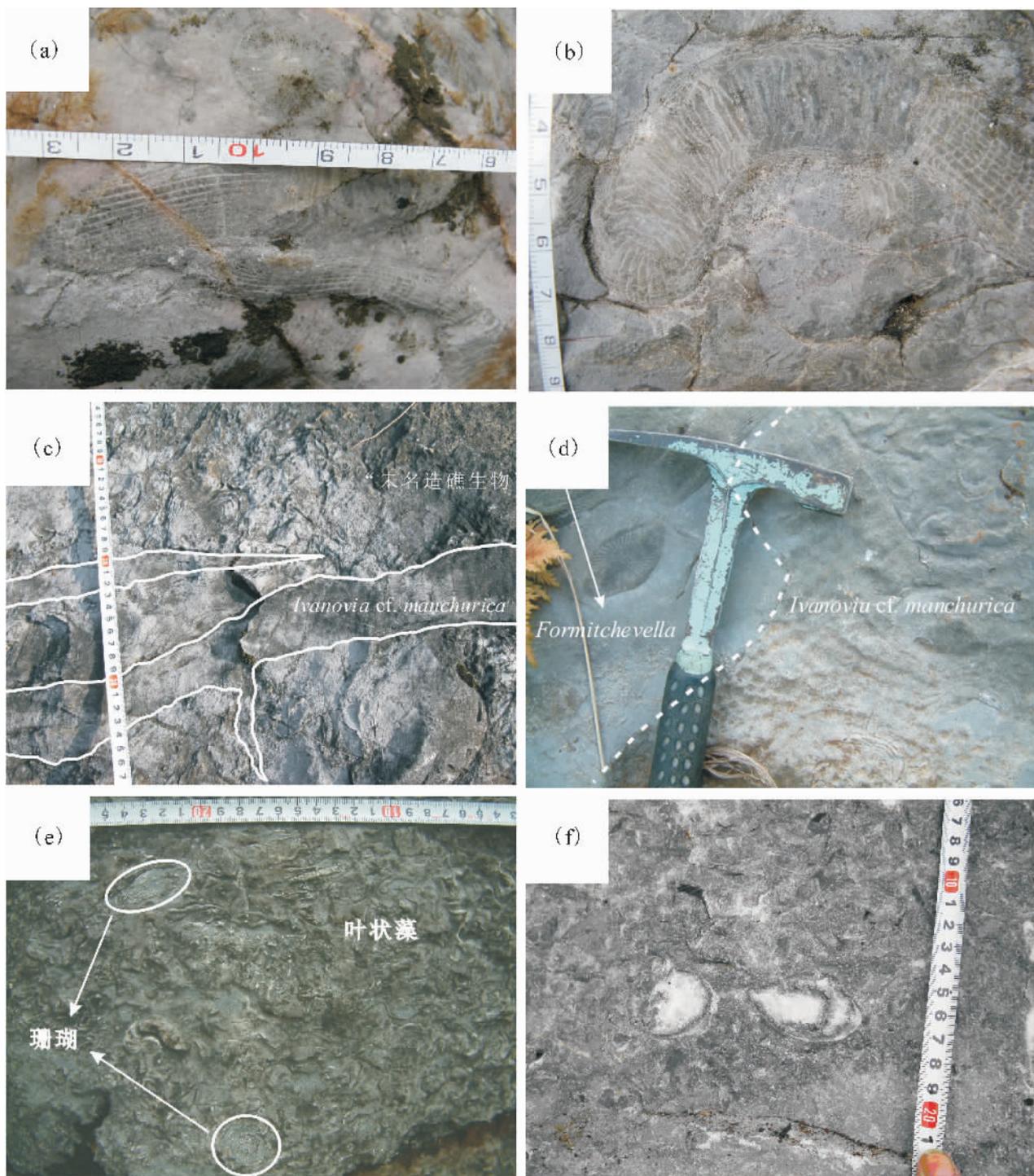


图 2 生物的空间生态关系

Fig. 2 Spatial ecological interactions between organisms

(a)—*Formitchevella* 的出芽;(b)—*Formitchevella* 个体的扭曲;(c)—“未名造礁生物”与 *Ivanovia* cf. *manchurica* 的直接主动型竞争;(d)—*Formitchevella* 与 *Ivanovia* cf. *manchurica* 的相持均衡型竞争;(e)—叶状藻和珊瑚的数量压倒型竞争;(f)—叶状藻和腕足类的共栖关系

(a)—The budding of *Formitchevella*; (b)—Distortion of *Formitchevella* individual; (c)—Direct aggressive competition between the “unnamed organism” and *Ivanovia* cf. *manchurica*; (d)—Counter balanced competition between *Formitchevella* and *Ivanovia* cf. *manchurica*; (e)—Overwhelming competition between phylloid algae and corals; (f)—Commensalism of phylloid algae and brachiopods

(2000)提出了四种空间竞争类型,即:直接主动型、间接被动型、相持均衡型和数量压倒型,且每种竞争类型都给出了确切的定义和相应的实例。在黔南晚石炭世礁群落中也有类似的种间竞争关系存在,由于古代生物礁都缺乏明显的现象和充足的证据,目前笔者可识别出的类型有三种:直接主动型、相持均衡型和数量压倒型,以下一一介绍。

### 3.2.1 直接主动型

该种类型多见于“未名造礁生物”与其他造礁生物之间,比较典型的是“未名造礁生物”缠绕和包裹 *Ivanovia cf. manchurica* (图 2c)。“未名造礁生物”具有独特的个体形态和生长方式,生长速度快。其丝状的枝体能够缠绕或攀附在细小的海百合茎和粗壮的 *Formitchevella* 个体上(关长庆等,2007),末端伸向周围的空中继续生长或缠绕下一个目标,从而可以随着这些生物的不断长高而占据更大的空间。与“未名造礁生物”相反, *Ivanovia cf. manchurica* 则有着较慢的生长速度和较低的空间占领能力。当这两种群落发育于同一环境中时,“未名造礁生物”很快就可以争取到空间上的优势地位,不断地攀附在 *Ivanovia cf. manchurica* 块状群体上并将其缠绕和包裹起来。二者有着较为明显的接触关系,并且“未名造礁生物”在边缘地带会有加强或加厚包裹的现象,这说明在二者的空间竞争中,“未名造礁生物”是绝对的主动者, *Ivanovia cf. manchurica* 则处于被动地位,“未名造礁生物”快速地侵占 *Ivanovia cf. manchurica* 周围和上方的空间,不仅夺取了 *Ivanovia cf. manchurica* 的采光,还限制了水流中营养物质对 *Ivanovia cf. manchurica* 的供应,这也是导致后者从前者的占领范围内消失的原因之一(Fagerstrom, 2000; Titlyanov et al., 2009)。

### 3.2.2 相持均衡型

该类型竞争分布较为广泛,且竞争双方也多种多样,较为典型的是 *Formitchevella* 与 *Ivanovia cf. manchurica* 之间的空间竞争(图 2d)。二者之间无任何形式的体表接触,中间有一个明显的“休战线”(Lang et al., 1990),具有明显的侧向生长终止现象,表明它们之间是一种相持、相距和相互适应的关系,这是与 *Ivanovia cf. manchurica* 生存的环境—浅水、动荡相一致的(Karlson, 1980)。在这种环境中, *Ivanovia cf. manchurica* 独特的块状群体骨架有利于它们抵抗较强水流的冲击,适于这种环境的珊瑚一般都为了争取到更大的采光而进行密集

生长、侧向扩张的生长策略(Reichelt et al., 1986)。 *Ivanovia cf. manchurica* 的块体骨架有效地阻挡了水流,使得 *Formitchevella* 能在其保护环境内定殖和生长。 *Formitchevella* 具有出芽生殖的方式,因此它们的笙丛状群体也会有一定程度的侧向扩张(Holcomb et al., 2004; Khalesi et al., 2009)。当 *Ivanovia cf. manchurica* 和 *Formitchevella* 的体表接近时,它们的触手会尽量避免接触,这种状况会使得它们改变原来的生长方向,或是降低在体表边缘个体的生长速度(Lang et al., 1990),所以会导致 *Formitchevella* 的个体弯曲生长, *Ivanovia cf. manchurica* 的边缘有加厚沉积的现象,并且二者之间形成了一个隔离带,在这个区域内无其他任何生物存在。这种相持是在两种珊瑚长期的相互适应之后才出现的,相持型的空间竞争会导致两种结果:一是二者同时死亡,二是一方的生长速度占优,能转化为数量压倒型的竞争(Fagerstrom, 2000)。由 *Ivanovia cf. manchurica* 和 *Formitchevella* 的形态特征来看,最后很有可能出现 *Formitchevella* 在数量上占据优势的情况。

### 3.2.3 数量压倒型

此类空间竞争的特点也是一方数量占优,双方有体表接触,但它区别于直接主动型竞争的主要表现为竞争者之间缺乏组织损伤、骨架变形等特征(Smith et al., 1998)。属于这种类型空间竞争的生物,一般生活在有环境压力的生境中(Fagerstrom, 2000)。这种类型的空间竞争不是直接出现,而是由其他类型的空间竞争经过长期的演变转化而成的。由于直接主动型的竞争双方有直接的体表接触,最后往往出现处于劣势地位的竞争者消亡的现象,所以数量压倒型的竞争一般都是由间接被动型和相持平衡型演变成的(Fagerstrom, 2000; Denys et al., 1991)。较之其他三种类型,这种类型的竞争相对较少。在黔南地区,该类型较典型的实例是叶状藻和一种珊瑚之间的竞争(图 2e)。这种珊瑚生长于叶状藻群落中,零星散布,个体数量远远小于叶状藻。根据二者体表无接触关系以及无“缓冲带”的特点可知,该类型竞争的雏形是间接被动型竞争。由于叶状藻有较高的繁殖速度,它们占据空间的能力较强,因此限制了这种珊瑚的大量繁殖,于是叶状藻的数量优势越来越大。按照这种趋势发展下去,环境会对珊瑚越来越不利,珊瑚的生存压力越来越大,最终会从叶状藻群落中消失。

## 4 共栖

共栖指的是两种或多种生物都可各自独立生存,但在同一生境中它们却结成了紧密的关系,彼此间可互利。与共生不同的是,营共栖的生物并没有达到相依为命的程度,一种生物的缺失会给另一种生物的生存带来影响,但一般不会导致另一方的死亡或消失。

共栖是在海洋群落中发现的十分普遍的种间关系之一,在现代生物礁群落中较为常见的是珊瑚虫和星虫、寄居蟹和海葵等(Meireles et al., 2005)。在黔南地区的晚石炭世造礁生物群落中,也有许多共栖关系的实例存在,比较典型的是叶状藻与腕足类(图 2f)。在紫云县猴场镇路马寨通往岜布村的小道旁,在大面积的深灰色叶状藻灰岩中包含大量的腕足壳。这些腕足壳保存完好,大小不一,形态各异,均匀地散布在叶状藻的个体之间。从数量比例和分布特征来看,它们之间是一种共栖关系。一方面,叶状藻和腕足类都可以单独生存,叶状藻独特的生长方式可使种群在小范围内高度繁盛,并且在局部位置可以形成小点礁;腕足类分布较为广泛,在黔南地区晚石炭世的大部分地层中都有腕足壳的出现,另外,腕足壳也是生物碎屑滩的一个重要物质来源,甚至可以形成介壳滩。另一方面,叶状藻和腕足类不存在资源上的竞争,并且在食物链中无任何直接的捕食关系,在生存上彼此互惠互利,作为营养结构上不同等级的生物群团,它们可以借助对方的生活习性和形体特点来增加自己的个体数量,扩大种群优势(Savazzi, 1982)。它们之间虽然是一种共栖关系,但在空间上也存在一定的竞争关系。叶状藻的一种生长方式是密集排列,个体与个体之间的空隙尽可能地小,一方面可以取得更大的采光面积,另一方面密集排列方式可以提高叶状藻种群抵抗水流冲击的能力(Branch et al., 1984; McCook et al., 2001)。腕足类生长在叶状藻的格架空间中,会占据叶状藻生长的一部分空间,同时,叶状藻的密集排列方式也会限制腕足类的活动空间。

## 5 替代

群落的替代是由于环境变化造成的群落更替,是由不同群落对环境的适应性差异造成的(McCook et al., 2001; Burt et al., 2009)。群落替代在空间上具有突出的特点,往往是对环境的适应能力强的群落发育在适应能力低的群落的上方,并

以下部群落的死体骨架作为基底(Aronson et al., 1998; Stanton et al., 1987; Devantier et al., 2006)。黔南紫云地区发育的大型晚石炭世珊瑚礁是群落替代关系的典型实例:该礁体位于扁平村通往中心寨的小路旁,大型丛状群体珊瑚 *Formitchevella* 构成主体格架,与其下部由点礁层共同组成台地边缘相生物礁组合构成了三个旋回(图 3)。该礁体形成的初期,叶状藻和 *Ivanovia* cf. *manchurica* 分别在小范围内繁盛,各自形成小型群落,并建造了叶状藻和 *Ivanovia* cf. *manchurica* 小型点礁,处于低水动力环境中的蓝细菌也通过自身的粘结吸附能力不断接受灰泥质的沉积形成泥丘。这些点礁和泥丘在不同的环境中独立发育,彼此相连(关长庆等, 2004),构成了一个点礁层。点礁层的建造为 *Formitchevella* 的定殖提供了硬底,后来通过自身的生长优势逐渐发展壮大,与其他附礁生物共同营造了 *Formitchevella* 群落,占据了点礁层以上的空间。*Formitchevella* 群落则经历了拓殖和短期的泛殖阶段后最终统殖(巩恩普等, 2003),构成了礁的主体格架。在这个过程中点礁层的建造起了关键性的作用,它使 *Formitchevella* 群落替代了叶状藻群落和 *Ivanovia* cf. *manchurica* 群落,完成了主体造礁生物的交流。

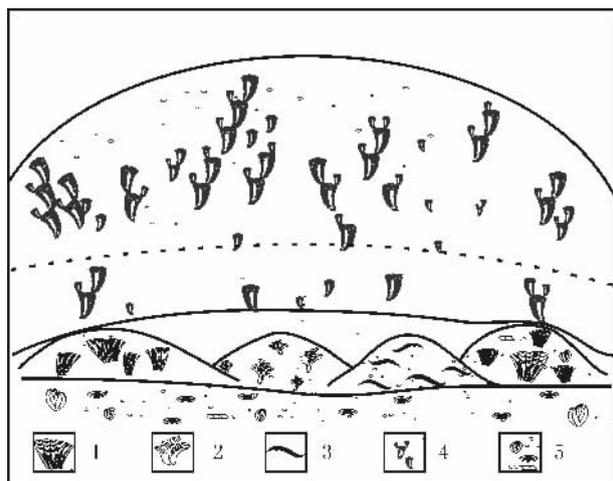


图 3 黔南紫云县扁平村大型珊瑚礁结构示意图

Fig. 3 The structural representation of the large-scale coral reef in Bianping village, Ziyun county, south Guizhou

- 1—*Ivanovia* cf. *manchurica*; 2—叶状藻; 3—蓝细菌;  
4—*Formitchevella*; 5—生物碎屑  
1—*Ivanovia* cf. *manchurica*; 2—phyllloid algae; 3—  
cyanobacteria; 4—*Formitchevella*; 5—biodebris

## 6 结论

以上对黔南紫云地区晚石炭世的生物礁中存在的生态关系进行了理论分析,分别从空间竞争、共栖和群落替代的角度入手,通过对生物的个体形态、生长方式和生活习性等方面的描述,阐明了各类生态关系的演化趋势和结果,得到以下几点认识:

(1)黔南紫云晚石炭世生物礁中存在着多种生态关系,客观上反映了晚石炭世生物的繁盛和造礁生物群落的多元化。

(2)空间竞争是造礁生物群落发展的一个重要因素。如果说造礁生物是内在基础,周围环境是外在条件,那么空间竞争则是礁骨架不断增长的动力。

(3)种内竞争促使 *Formitchevella* 个体不断向上生长,并有少数个体生长弯曲,是使 *Formitchevella* 格架不断增长和加固的原因之一。

(4)该地区的礁群落中具有三种明显的种间空间竞争类型。“未名造礁生物”在与其他生物的直接主动型竞争中占据绝对优势,导致其他生物少见甚至消失;*Formitchevella* 在与 *Ivanovia* cf. *manchurica* 的相持均衡竞争中通过转化为其他类型的竞争获得优势;叶状藻则通过在数量上压倒的方式来取得对单位体珊瑚的竞争优势地位。

(5)叶状藻与生活在其格架空间中的腕足类形成了一种特殊的共栖关系,二者互惠互利,同时,它们在生存空间上也存在一定的竞争。

(6)在扁平村珊瑚礁的形成过程中,群落的替代起了关键性的作用:它完成了 *Formitchevella* 群落和其下部 *Ivanovia* cf. *manchurica* 群落、叶状藻群落的更替过程,为建造晚石炭世大型珊瑚礁奠定的条件。

## 参 考 文 献 / References

巩恩普,关广岳. 1998. 中国石炭纪生物礁造礁群落演化. 地质论评, 44(2):160~164.

巩恩普,关长庆,孙宝亮,姚玉增. 2003. 黔南地区石炭纪大型珊瑚礁研究. 中国科学(D辑), 33(7):644~649.

巩恩普,张永利,关长庆,孙宝亮. 2007. 黔南石炭纪生物礁造礁群落的基本特征. 地质学报, 81(9):1183~1194.

关长庆,巩恩普,姚玉增,孙宝亮. 2004. 黔南扁平村晚石炭世生物礁生物群落分析. 古地理学报, 6(3):339~346.

关长庆,巩恩普,张永利,孙宝亮. 2006. 黔南晚石炭世造礁珊瑚 *Ivanovia* cf. *manchurica* 古生态特征及成礁机制探讨. 地质论评, 52(2):178~183.

关长庆,巩恩普,张永利,孙宝亮,陈鹤,郭建华,李群. 2007. 贵州南部晚石炭世一种新的生物礁类型. 地质论评, (4):433~439.

焦大庆,马永生,邓军,孟庆芬,李东海. 2003. 黔桂地区石炭纪层序地

层格架及古地理演化. 现代地质, 17(3):294~302.

沈国英,施并章. 2002. 海洋生态学. 北京:科学出版社, 1~119.

孙宝亮,巩恩普,关长庆,姚玉增,张永利. 2007. 贵州紫云扁平村石炭纪珊瑚礁剖面微相分析与沉积相. 沉积学报, 25(3):351~357.

张永利,巩恩普,关长庆, Elias Samankassou,孙宝亮. 2007. 贵州紫云石炭纪叶状藻礁:藻类繁盛的标志. 沉积学报, 25(2):177~182.

Aerts L A M, van Soest R W M. 1997. Quantification of sponge/coral interactions in a physically stressed reef community, NE Columbia. Marine Progress Ecology Series, 148:125~134.

Aronson R B, Precht W F, Macintyre I G. 1998. Extrinsic control of species replacement on a Holocene reef in Belize: the role of coral disease. Coral Reefs, 17:223~230.

Bak R P M, Termaat R M, Dekker R. 1982. Complexity of coral interactions: influence of time, location of interaction and epifauna. Marine Biology, 69:215~222.

Banks S A, Harriott V J. 1996. Patterns of coral recruitment at the Gneering Shoals, southeast Queensland, Australia. Coral Reefs, 15:225~230.

Branch G M. 1984. Competition between marine organisms: ecological and evolutionary implications. Oceanog. and Mar. Biol. Annual Review, 22:429~593.

Burt J, Bartholomew A, Usseglio P, Bauman A, Sale P F. 2009. Are artificial reefs surrogates of natural habitats for corals and fish in Dubai, United Arab Emirates? Coral Reefs, 28:663~675.

Chornesky E A. 1989. Repeated reversals during spatial competition between corals. Ecology, 70:843~855.

Denys R, Coll J C, Price I R. 1991. Chemically mediated interactions between the red alga *Plocamium hamatum* (Rhodophyta) and the octocoral *Sunularia cruciata* (Alcyonacea). Mar. Biol., 108:315~32.

Devantier L M, De'ath G, Turak E, Done T J, Fabricius K E. 2006. Species richness and community structure of reef-building coral on the nearshore Great Barrier Reef. Coral Reefs, 25:329~340.

Dugan M L. 1985. Competition and the morphology, ecology and evolution of acorn barnacles: an experimental test. Paleobiology, 11:165~173.

Fagerstrom J A. 2000. Spatial competition among clonal organisms in extant and selected Paleozoic reef communities. Facies, 42:1~24.

Holcomb M, Pandolfi J M, Macintyre L G, Budd A F. 2004. Use of X-radiographs to distinguish members of the *Montastraea annularis* reef-coral species complex. Hydrobiologia, 530~531:211~222.

Karlson R H. 1980. Alternative competitive strategies in a periodically disturbed habitat. Bull. Marine Science, 30:894~900.

Khalesi M K, Beefink H H, Wijffels R H. 2009. Light-Dependency of Growth and Secondary Metabolite Production in the Captive Zooxanthellate Soft Coral *Sinularia flexibilis*. Mar. Biotechnol., 11:488~494.

Lang J C. 1971. Interspecific aggression by scleractinian corals. 1. The rediscovery of *Scolymia eubensis* (Milne Edwards and Haime). Bull. Mar. Sci., 21:952~959.

Lang J C, Chornesky E A. 1990. Competition between scleractinian reef corals—a review of mechanisms and effects. In: Dubinsky Z. ed. Coral Reefs, Ecosystems of the World, Vol. 25. Amsterdam: Elsevier; 209~252.

McCook L J, Jompa J, Diaz-Pulido G. 2001. Competition between

- corals and algae on coral reefs; a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*, 19:400~417.
- Meireles A D L, Mantelatto F L. 2005. Shell use by the *Pagurus brevidactylus* (Anomura, Paguridae): a comparison between laboratory and field condition. *Acta Zoologica Sinica*, 51(5):813~820.
- Okada H, Fujisaki K, Nakakusji F. 1992. Effects of Interspecific Competition on development and Reproduction in Two Giant Water Bugs. *Diplonychus Japonicus Vuillefroy* And *Diplonychus Major Esaki*(Hemiptera: Belostomatidae), 34:349~358.
- Ormeño E, Bousquet-M A, Philippe M J, Greff S, Robles C, Bonin G, Fernandez C. 2007. Effect of intraspecific competition and substrate type on Terpene emissions from some Mediterranean plant species. *J. Chem. Ecol.*, 33:277~286.
- Reichelt R E, Loya Y, Bradbury R H. 1986. Patterns in the use of space by benthic communities on two coral reefs of the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 5:73~80.
- Rinkevich B, Loya Y. 1985. Intraspecific competition in a reef coral: effects on growth and reproduction. *Oecologia (Berlin)*, 66:100~105.
- Samankassou E, West R R. 2002. Construction versus accumulation in phylloid algal mounds an example of a small constructed mound in the Pennsylvanian of Kansas, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 185:379~389.
- Savazzi E. 1982. Commensalism between a boring mytilid bivalve and a soft bottom coral in the Upper Eocene of northern Italy. *Palaont. Z.*, 56(3~4):165~175.
- Smith S D A, Harriott V J. 1998. Tube-building polychaete worms smother corals in the Solitary Islands Marine Park, northern NSW, Australia. *Coral Reefs*, 17:342.
- Stanton R J, Station C, Flügel E, Erlangen. 1987. Paleecology of Upper Triassic Reefs in the Northern Calcareous Alps: Reef Communities, *Facies*, 16:157~186.
- Titlyanov E A, Titlyanova T V. 2009. The Dynamics of the Restoration of Mechanical Damage to Colonies of the Scleractinian Coral *Porites lutea* under Conditions of Competition with Algal Settlers for Substratum. *Russian Journal of Marine Biology*, 35(3):230~235.
- Vehanen T. 2006. Intra- and interspecific competition in hatchery landlocked salmon and brown trout in semi-natural streams. *Environmental Biology of Fishes*, 6:255~264.

## Ecological Interactions among the Late Carboniferous Reef Communities in Southern Guizhou Province, China

CHANG Honglun<sup>1)</sup>, GONG Enpu<sup>1)</sup>, CHEN Xiaohong<sup>1)</sup>, YANG Dayong<sup>1)</sup>,  
GUAN Changqing<sup>1)</sup>, ZHANG Yongli<sup>1)</sup>, HAN Weizhong<sup>2)</sup>

1) *Geology Department of Northeastern University, Shenyang, 110004;*

2) *Greatwall Drilling Company, Panjin, Liaoning, 124010*

**Abstract:** The Late Carboniferous metazoan framework reefs are unusually well developed in Ziyun region, southern Guizhou Province, China, even in a global perspective. The main reef-building organisms include *Formitchevella*, *Ivanovia* cf. *manchurica*, phylloid algae, and “unnamed reef-building organisms”, and along with other inhabitants they constitute different reef communities. Within a given community, the organisms compete for space while maintaining symbiosis. In addition, ecological replacement also occurs among the different communities. Intraspecific competition drives *Formitchevella* skeleton to grow continuously, and sometimes the skeleton may be curled to avoid the spatial competition with the neighbors. As for interspecific competition, the “unnamed reef-building organisms” and *Ivanovia* cf. *manchurica* maintain an active and direct spatial competition through entwining and contacting each other. *Formitchevella* and *Ivanovia* cf. *manchurica* keep a balanced competition and reach a competitive equilibrium, whereas phylloid algae surpass corals with their sheer number of countless individuals. The phylloid algae and the brachiopods have special ecological interactions, i. e., maintaining symbiosis while still competing for living space. In the reef-building process of Bianping village coral reef, the replacement of *Formitchevella* community and its lower communities resulted in the formation of Late Carboniferous large-scale coral reef.

**Key words:** Southern Guizhou Province; Carboniferous; competition; symbiosis; replacement