

中国奥陶纪生物礁的类型和造礁生物群的演替

王建坡^①, 邓小杰^②, 王冠^②, 李越^{②*}

① 武汉地质调查中心, 武汉 430205;

② 中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008

* 联系人, E-mail: yueli@nigpas.ac.cn

2011-10-21 收稿, 2011-12-08 接受

中国地质调查局项目(1212011120148)、国家自然科学基金(41072002)和中国科学院知识创新工程方向性项目(KZCX2-YW-Q05-01)资助

摘要 低纬度的华南、塔里木、华北三大陆表海的大部分区域在奥陶纪长期维持海水覆盖状态, 在远岸区形成了大规模碳酸盐岩台地和不同时空背景下的各类生物礁. 古生代动物群辐射演化背景下, 重要造礁生物门类的起源和在特定海区繁盛的时差是决定礁群落基本生态结构的历史因素, 早奥陶世早期的藻礁、早奥陶世晚期至中奥陶世早期的 *Calathium*-硬海绵-藻礁、苔藓虫礁、晚奥陶世早期的珊瑚-层孔虫-藻礁可诠释为幕式群落演替, 这或许是古生代演化动物群起源及早期演化并逐渐取代寒武纪演化动物群的几个阶段, 特别是后者(珊瑚-层孔虫-藻礁)代表了古生代演化动物群中典型格架礁群落, 奠定了之后近 100 Ma 动物格架礁最常见的生态组合方式, 呈现出礁群落结构由简单到复杂的宏演化脉络. 中国的实例基本吻合于全球奥陶纪生物礁宏演化趋势, 特殊之处表现为: (1) 湘西张家界特马豆克早期南津关组和塔里木巴楚达瑞威尔期一间房组的 *Calathium*-藻礁分别定位成此类生物礁的先驱和子遗; (2) 中扬子区特马豆克晚期分乡组苔藓虫礁为当时独有的类型; (3) 早期的珊瑚-层孔虫-藻礁分布特别局限; (4) 奥陶纪末冈瓦纳冰川初期扬子区西缘的藻礁是极端环境造礁的实例.

关键词

奥陶纪
造礁生物
演化
古地理

生物礁是物种多样性的摇篮, 地史进程中造礁生物的更迭可产生新生态类型^[1]. 元古代叠层石礁为优化后生动物出现之前的水圈和大气圈进行了漫长铺垫, 非洲纳米比亚元古代末 Nama 群中出现最早的 *Namacalathus* 与钙质微生物造礁^[2]标志后生动物首次进入礁群落, 之后的藻类(蓝菌类或/和钙藻)仍可单独造礁^[3], 但更多的时候是与造礁动物如影随形^[4], 但在量值上与后生动物多样性此消彼长^[5]. 在时限约 45 Ma 的奥陶纪, “古生代动物群”^[6-8]辐射为后生动物和藻类共同构建更多元化的礁群落提供了契机. 基于华南板块的奥陶纪大多数动物门类在不同深度相区的宏演化轮廓日渐清晰^[9-12], 造礁型式的变革则更能诠释大辐射过程中群落整体演化的阶段性. 早奥陶世苔藓虫、硬海绵、*Calathium* 单独或组合式群落的起源可视为后生动物造礁的新起点, 而中-晚奥陶世的珊瑚-层孔虫-藻礁群落则标志着造礁格架构建

方式的整体更新, 并在志留纪-泥盆纪保持相对稳定. 已统计出的奥陶纪全球生物礁约 200 个^[13,14], 以冈瓦纳周缘、劳伦古陆和西伯利亚台地为相对集中区, 中国约占 40 个, 主要分布于华南、塔里木、华北三大板块之上以及周缘^[15]. 随着近年来全球奥陶系划分标准的确认以及论及中国礁相单元新地点和层位资料的积累, 生物礁群落更替的轮廓日渐清晰. 作者通过近年来的实地考察, 对部分文献中记录的“礁”真实性进行质疑, 并将生物礁时代界定直接纳入全球地质年代划分标准, 以造礁生态群落特征为线索, 勾勒群落演替轨迹.

1 时空分布和群落组成

1.1 华南

虽然已有对华南奥陶纪生物礁综述的文献^[16,17],

但所列举的材料仍有缺漏,图1全面展示了华南古地理背景下礁相单元的主要分布点。

位于扬子区中部的湖北松滋,早奥陶世特马豆克早期的南津关组下部见水平状、波状、穹状、柱状及分枝柱状叠层石礁,水体加深过程导致其形态从水平藻席到波状、柱状的变化^[18]。扬子区台缘的湘西张家界温塘南津关组见 *Calathium* 和其他藻类叠置生长成的礁丘,礁基棘屑滩厚约 0.8~1.2 m,见平行层理和中型交错层理,含腕足类、头足类、双壳类、三叶虫等;礁基之上的早期礁核为厚约 1.2 m 的 *Calathium* 障积岩和藻类黏结岩,中-晚期为厚 1.8~2.0 m 的藻类盖覆岩和黏结岩,仅见有少量的 *Calathium*^[19],在局部礁灰岩中发现床板珊瑚 *Catenipora*^[20]。

特马豆克晚期的礁从近岸区到远岸区有显著的群落及岩相分异,近岸区以贵阳乌当剖面为代表。2009 年作者发现桐梓组近顶部中厚层白云岩中夹含厚度 1 m 左右的柱状白云岩化叠层石,指示后生动物不宜生存、盐度异常的蒸发潮坪环境。扬子区中部鄂西宜昌分乡组礁体呈叠置或分散的丘状或似层状生长,群落结构复杂,可见有硬海绵-藻礁、苔藓虫礁、硬海绵-苔藓虫礁和 *Calathium*-硬海绵-藻礁 4 种类型^[16,17],宜昌陈家河苔藓虫礁长 20~30 cm,高 5~10 cm,苔藓虫(*Nekhorosheviella*)和有柄棘皮类组成礁

核,其含量分别为 32.05%和 37.90%^[21]。扬子区东南缘的安徽石台仑山组灰岩中部见 10 m 厚的柱状叠层石,单个叠层石高约 20~50 cm,直径多小于 20 cm,柱状个体间距从数厘米到数米^[16]。

弗洛早期红花园组的礁可视为扬子区地层对比的标志层,礁滩分布从台地西部的黔北延伸到台地东南缘的皖南^[22],也是目前文献报道最频繁的层位。贵州玉屏彰寨由 *Calathium*-*Archeoscyphia*-藻群落形成的障积礁,单个礁体厚度一般大于 2.5 m,有的达到 10 m,见有来自礁核的塌积角砾岩^[23]。扬子地台中部鄂西宜昌有大量的丘状、扁豆状、似层状、不规则状,厚度几十厘米至几米不等的点礁,可叠置或分散生长,礁灰岩中见丰富的 *Calathium*, *Archeoscyphia* 和藻类,层孔虫 *Pulchrilamina* 可局部密集,生物礁群落具有 *Calathium*-*Archeoscyphia* 群落至 *Calathium*-藻群落的取代现象^[17,24],扬子区东南缘皖南东至属 *Girvanella* 造礁, *Calathium* 和硬海绵是栖礁者,共同形成 *Calathium*/硬海绵-藻礁^[25]。

大坪早期的礁在扬子区分布很局限,黔北凤岗硐卡拉剖面涪潭组中灰岩段有两期 *Calathium* 层状礁,较低的一层厚 15 cm,较高一层厚 30~40 cm, *Calathium* 个体较小,一般直径为 1.5~4 cm,含量可达 20%,杂乱堆积,见有少量硬海绵个体、大量棘皮类、苔藓虫、腹足类、腕足类和三叶虫等碎片,另见藻类

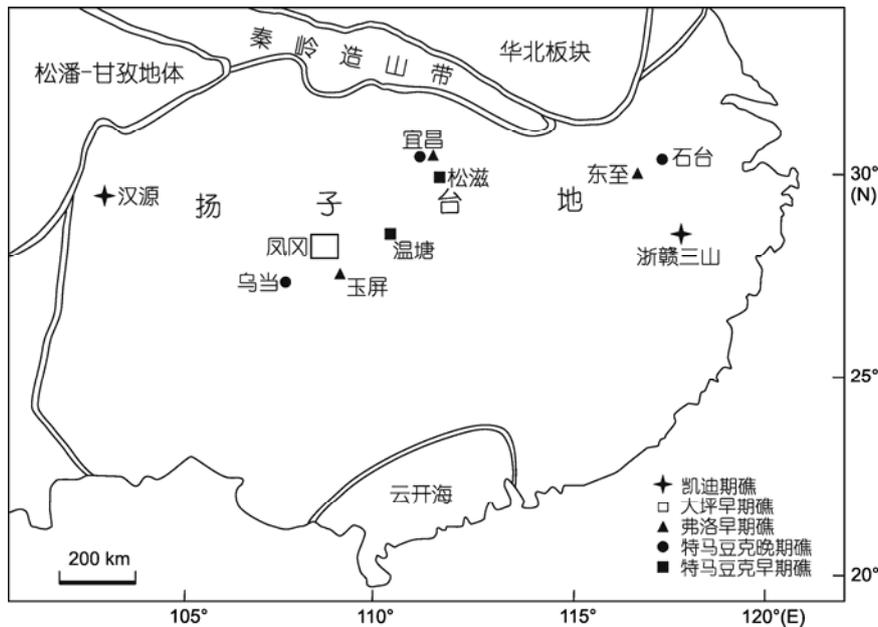


图1 华南奥陶纪生物礁的时空分布

Girvanella 和 *dasycladaeae*, *codiaceae* 等生屑, 为典型的暖水相沉积^[26].

浙赣交界的玉山、常山和江山(即三山地区)在晚奥陶世凯迪晚期为华夏古陆的东北海区, 见台内下镇组和同期台缘带的三衢山组礁组合, 其外海为长坞组页岩^[16]. 三衢山组藻礁发育于碳酸盐台地边缘和斜坡顶部, 丘体顺层排列, 成群出现, 大小不一, 一般高数米至 10 m, 长数米至 50 余米, 小者长度不到 1 m, 形成厚约 100 m, 宽约 1 km 的造礁带; 下镇组珊瑚-层孔虫-藻礁为一宽带状点礁群, 散布于台地浅水区, 其厚十几到百余米, 长达几百至几千米, 礁体可叠置生长成复合型礁; 台地内部见层孔虫生物层^[20], 玉山王家坝靠近台缘, 除灰泥丘外, 还夹含有珊瑚-层孔虫点礁群落, 礁基为小型分枝状、不规则块状的 *Sibiriolites jiangxiensis* 群落, 含丰富的珊瑚、腕足类、苔藓虫等, 单体四射珊瑚, 如锥形的扭心珊瑚丰富, 腕足类多为小型的小嘴贝类; 礁核 *Fletcheriella grandis*-*Pachystylostroma* 群落, 主要由珊瑚、层孔虫、苔藓虫和藻类组成, 珊瑚见丛状的 *Fletcheriella* 和块状的 *agetolitedae*, *plasmoporellidae*, *heliolitedae*, 层孔虫以丛网状的 *Pachystylostroma* 和不规则块状的 *Ecclimacodictyon* 组成格架, 藻类有 *Solenopora*, *Vermiporella*; 礁体周围见头足类和三叶虫为特征的 *Trocholites-Encrinoroides* 群落^[27-30].

扬子台地西缘凯迪末期的大渡河组为碎屑岩夹灰岩^[31], 汉源轿顶山和大瓦山赋存藻礁, 可分为点礁和环礁, 点礁直径 20 m 至数百米, 小者仅 2 m, 大瓦山保存有 14 m 厚的点礁, 可明显区分出礁核和礁

翼, 当点礁体呈串珠状排列时, 还可区分出礁前、礁后和礁坪; 轿顶山礁体为环礁, 最大者直径可达 1 km, 可分出礁体、礁侧塌积和礁内潟湖. 礁岩中含菱锰矿、锰白云石和含锰灰岩, 在轿顶山可见鲕粒结构, 而大瓦山则多见藻丝体、叠层石和核形石^[31], 鉴定藻类的属包括 *Epiphyton*, *Frutexitis*, *Rivularia*, *Dasycladus*, *solenoporaceae*, *Actinophycus*, 可次分为叶形障积岩和黏结岩^[32], *Webby*^[15]认为属 *Trichonophyton* 形成的藻席.

1.2 塔里木

塔北油田、塔河油田和中央隆起区在早奥陶世多沉积白云岩, 中奥陶世开始以灰岩为主, 又以达瑞威尔期的一间房组和晚奥陶世凯迪早期的良里塔格组造礁为甚(图 2), 也是目前碳酸盐岩型油气藏的主储层.

塔里木中央隆起区西北的巴楚露头区一间房组下部(对比为达瑞威尔早期)赋存“浅灰色葵盘石(*Receptaculites*, 即 *Calathium*)建造”, 并有附礁壳相生物类群的详细记录^[33,34]. 点礁的轮廓清晰, 规模 >10 m×5 m 者就有 20 多个, 礁基为棘屑灰岩, 偶见冲刷面和交错层理, 部分棘屑具泥晶套; 由 *Calathium* 障积岩和藻类形成礁核灰岩主体, 局部含量可达 60%~80%, 砂级藻颗粒丰富, 局部见藻纹层和少量的硬海绵, 礁核下部 *Calathium* 之间为棘屑灰岩, 上部藻泥晶灰岩丰富, 并含生屑泥晶灰岩; 礁核顶部和礁间为棘屑灰岩和砂屑棘屑灰岩^[35-37]. 该期的礁还见于柯坪地块阿克苏的大湾沟组(可与一间房组中-

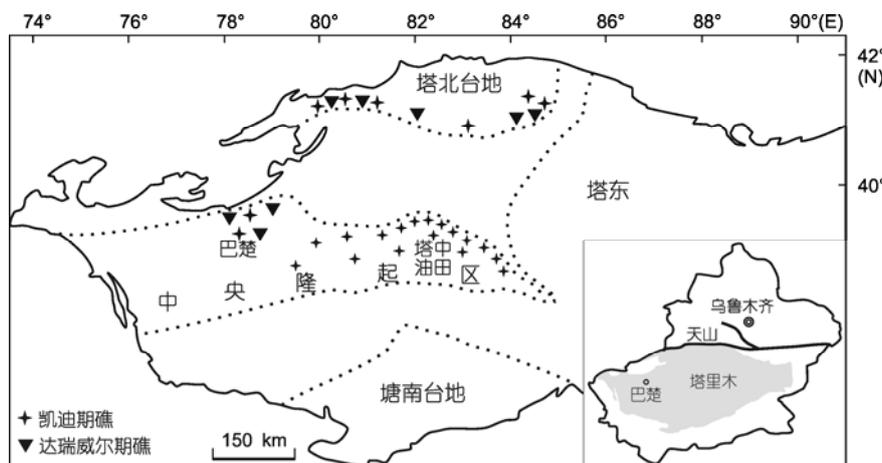


图 2 塔里木奥陶纪生物礁的时空分布

下部对比)^[17]、塔北一间房组^[17]，罗西台地、古城 4 井一间房组分别含藻礁^[38]和 *Calathium*-藻礁^[39]。

良里塔格组的礁分布最广且群落结构类型多样化。巴楚露头区见有 3 期的藻丘建造，第 1 期和第 3 期均为浅灰色，由微生物黏结藻团粒、灰泥、核形石、鲕粒形成的灰泥丘，第 2 期为红色点状礁丘，在良里塔格北区见高度 30 余米的主礁体和周围 10 km 范围内数个卫星礁组成的点礁群，主礁体由 3 个次一级的丘状礁体叠置生长而成，周围卫星礁中可见由锥形礁(厚约 1 m，直径数米，或更小)长成直径约 20 m，厚数米的过程，礁体间发育瘤状灰岩，该期藻丘为 *Girvanella*, *Renalciid*, *Ortonella*, *Vermiporella* 共同建造而成^[40,41]。塔中油田和轮南油田井下剖面同期地层中的生物化石以不同比例组成多种群落，表现为格架岩、障积岩和黏结岩等类型，部分礁体中见有叠层石，并夹含各类生屑、核形石、砂屑滩相单元。塔中良里塔格组坡折带的礁滩复合体生物多样性高，藻类见 *Girvanella*, *Renalcis*, *Nuia*, *Dasycladus*, *Dasy-porella*, *Eogonilina*, *Vermiporella*, *Hedstroemia*, *Solenopora*, *Sphareacodium*, *Coelospheridium*, *Prototoxites*; 硬海绵; 层孔虫 *Labechia*, *Densaatroma*, *Shandong-pora*, *Dictyopora*; 珊瑚见 *Yohophyllum*, *Tetradium*, *Heliolites*, *Syringopora*, *Chaetites*, *Amsassia*, *Catenipora*, *Pachyporidae*; 苔藓虫见 *Nicholsonella*, *Hallopora*, *Stictoporella*, *Batostoma*, *Diplotrypa*, *Atacotoporella*, *Trepocryotopora* 等; 附礁生物见介形类、三叶虫、腹足类、腕足类、棘皮类^[42]。

塔里木东北部库鲁克塔格区与良里塔格组大致同期的浅水碳酸盐岩台地相的乌里克孜塔格组赋存非原地保存珊瑚砾块，本文推测靠近兴地断裂带的台地南缘可能存在珊瑚礁相建造。

1.3 华北

华北台地东部奥陶纪地层不全且频繁出现不利于造礁的白云岩相，其西部的渭河以北地区晚奥陶世桑比期台地相的耀县组、凯迪中期台缘相的背锅山组为重要含礁层位(图 3)。

鄂尔多斯南缘和秦祁海槽之北的陇县至富平地区耀县组中-上部有数层由珊瑚、层孔虫和藻类构建的透镜状、似层状礁体，其中藻类有 *Girvanella*, *Renalcis*, *Epiphyton*, *Phacelophyton*, *Solenopora*, *Vermiporella*, *Trichophyton*; 珊瑚见 *Lichenaria*, *Cryp-*

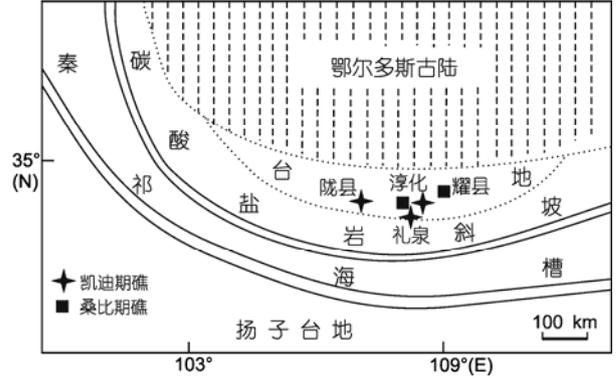


图 3 华北西缘奥陶纪生物礁的时空分布

tolichenaria, *Eoflecheria*, *Amsasia* 和层孔虫 *Forolinia*。礁灰岩类型包括叠层石、藻障积岩、珊瑚-层孔虫格架岩、珊瑚-藻障积岩等; 在淳化铁瓦殿，含礁岩系厚达 610 m，见有大量礁灰岩角砾堆积和层孔虫包壳砾石生长现象^[43,44]。

陇县和礼泉地区背锅山组均见有珊瑚-层孔虫-藻礁，礼泉的礁滩复合体总厚达 80 m，由 6 个丘状单元叠置而成，其中藻类有 *Girvanella*, *Hedstroemia*, *Ajakmalajorsia*, *Solenopora*, *Palaeoporella* 等; 珊瑚见 *Favistina*, *Paleofavosites*, *Syringoporella*, *Halysites* 等; 层孔虫见 *Ecclimadictyon*, *Clathrodactyon* 等; 附礁生物为苔藓虫、海百合、腕足类、三叶虫、腹足类等。礁灰岩类型包括藻障积岩、黏结岩、珊瑚格架岩和层孔虫格架岩等，其上覆盖深水相的含粉砂页岩^[45]。这些礁在古地理分布上显示台内区的珊瑚-层孔虫动物格架更丰富，附礁的动物多样性高，而靠近台缘位置(如陇县龙门洞剖面)多属藻丘类型，动物格架减少而藻黏结岩成分增多。

2 造礁生物类群的演替

奥陶纪辐射的亮点之一表现为某些后生动物和高等藻类的先后登场。从上文实例中可厘定中国奥陶纪主要的造礁生物类群包括藻类、*Calathium*、海绵、苔藓虫、珊瑚、层孔虫，它们带有特定的时代印记和环境标志。在礁灰岩组成成分上占重要比例的造礁生物构建群落的方式和它们所赋存的地层单元的古地理背景见图 4。

原始藻类(无细胞核与细胞壁，亦称钙质微生物^[46])主要以叠层石、凝块岩、核形石、团块等方式保存，也可以缠结其他造礁生物从而起到加固礁体

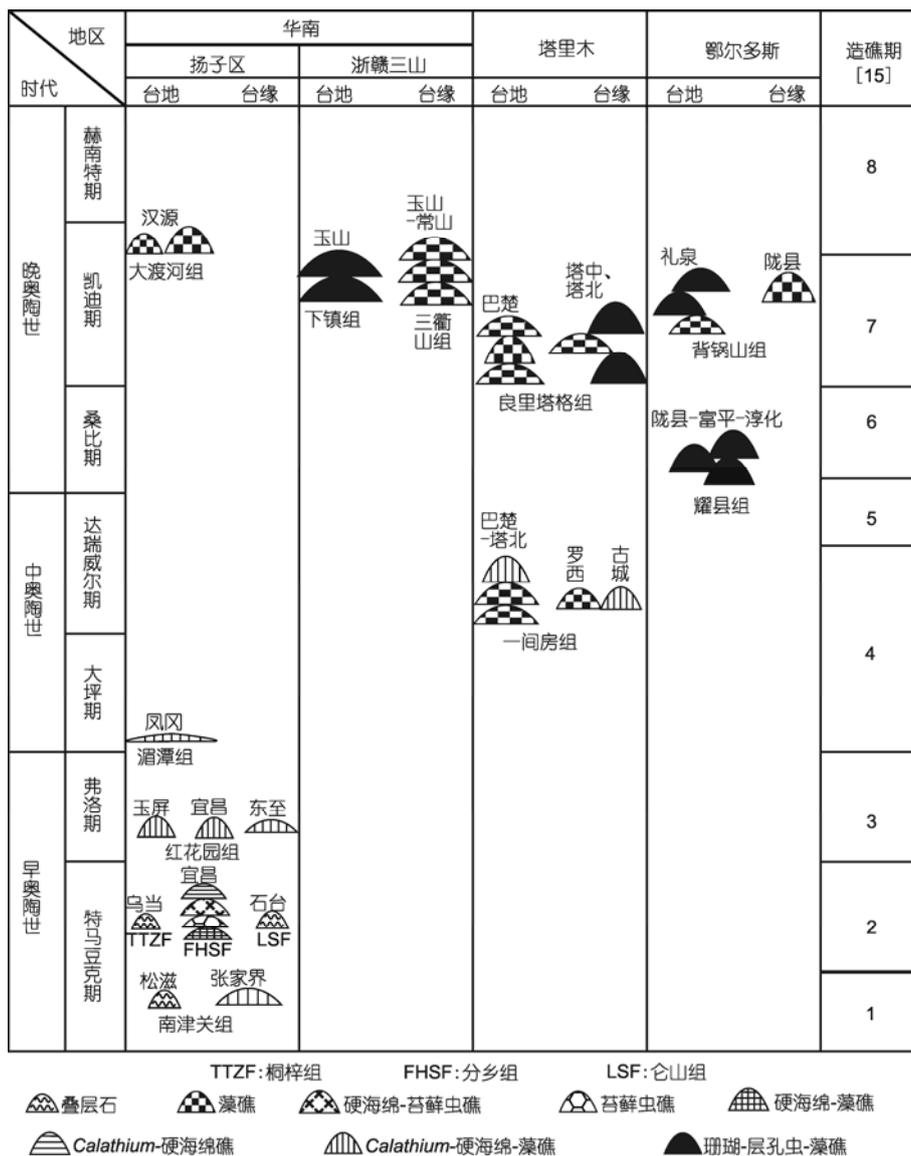


图4 中国奥陶纪生物礁类型和造礁期次划分

的作用，在任何时代的礁体中皆不乏其踪。中国奥陶纪礁群落中频繁出现的特征分类单元包括 *Girvanella*, *Renalcids*, *Ortonella*, *Hedstroemia*, *Garwoodia*, *Rothpletzella* 等^[17,25,29,43]，早奥陶世造礁作用非常显著，之后显示度则有所减弱。叠层石和凝块岩为主体的礁见于湖北松滋南津关组^[18]、皖南石台仑山组^[16]、东至红花园组^[25,47]。具有钙化细胞壁的绿色和红藻可障积和黏结各类颗粒，中奥陶世达瑞威尔期开始礁中的钙藻比重日趋扩增^[15]，但目前已知的中国钙藻强势造礁多见于晚奥陶世^[28,30,42,45]，最常见的分子为绿藻类的 *Vermiporella* 和红藻类的 *Solenoporella*,

Sphaerocodium 可在礁体局部密集。

海绵动物在奥陶纪第一次辐射，硬海绵对早奥陶世造礁尤为重要^[15]，以 *orthocladina* 亚目中的 *Archaeoscyphia* 最为常见，中-晚奥陶世在礁灰岩中已非主要分子^[48]。中国奥陶纪海绵参与造礁的实例主要见于扬子区的早奥陶世^[17,23]，在塔里木轮南油田也有报道^[36]。倒锥状的 *Calathium* 更可能归属于动物中的海绵类^[49]。藻-*Calathium* 和/或硬海绵礁群落在早-中奥陶世最为特征，在扬子区和塔里木大同小异^[17,37]。

扬子区早奥陶世就存在苔藓虫 *Nekhorosheviella*, *Orbiramus* 等属种的密集造架现象，可形成礁或滩

相^[21,50],甚至部分苔藓虫可单独造礁^[16],但它们成为全球范围的礁群落中之常见分子则始于中奥陶世达瑞威尔期^[15];晚奥陶世苔藓虫动物群分异度增高,参与造礁现象普现于塔里木和浙赣边区^[28,29,41,43].

与代表奥陶纪生物辐射事件早期单调的藻、*Calathium*、硬海绵群落不同,四射珊瑚和床板珊瑚的造礁是奥陶纪生物大辐射达到鼎盛期的重要标志,因其形态功能和分类单元极具分异潜力而标志着礁生态系统的生物多样性剧增^[38].最早的床板珊瑚类 *Lichenaria* 出现于特马豆克早-中期^[51],造礁作用微弱^[15].达瑞威尔晚期开始珊瑚参与造礁已不鲜见,扬子区局部层段中以散落的单体四射珊瑚居多,但迟滞鄂尔多斯晚奥陶世之初的耀县组方能形成部分含礁层位的格架岩^[43,44].晚奥陶世的鄂尔多斯、塔里木、玉山-常山均见珊瑚,特别是床板珊瑚已成为礁体中的主要格架岩建造者^[28,29,42,45],四射珊瑚在礁灰岩中的含量居于次要地位^[42,45].

早奥陶世局部礁中始现层孔虫如 *Pulchrilamina*^[15,52],在扬子区下奥陶统红花园组的生物礁中偶见,桑比期以华北地台西缘耀县组 *Forolinia* 造礁为代表^[43,44],浙赣边区、塔里木和鄂尔多斯晚奥陶世的层孔虫常和珊瑚共同组成动物格架礁群落,可局部密集形成大型礁格架岩^[27,42,45].

3 类型和群落结构的演替

Webby^[15]以 8 个造礁期来标定全球奥陶纪礁的重要发展阶段时引用了中国的材料,本文将生物礁的时代作进一步厘定并将近年来新的材料纳入其中,可进一步细化对生物大辐射期特定群落宏演化步骤的认知(图 4).

第 1 期(特马豆克早期):与寒武纪衔接,以叠层石、凝块石造礁为绝对优势,仅在劳伦大陆的加拿大纽芬兰岛见床板珊瑚 *Lichenaria* 和硬海绵参与造礁^[53,54],中扬子区小规模生长的叠层石^[18]是该期主流礁群落的代表,湘西台缘的 *Calathium* 造礁虽然分布局限且在礁灰岩中含量有限,但较之 Webby^[19]确认的实例更早,开启了藻-*Calathium*-硬海绵群落之先河,特别是其中出现世界最早床板珊瑚 *Catenipora*^[20],为奥陶纪最早期的珊瑚增加了重要分支,也佐证了礁可作为生物多样性摇篮之假说.

第 2 期(特马豆克晚期):叠层石、凝块石等藻礁仍为主流且达到高峰,但 *Calathium* 和/或硬海绵开始

大量参与造礁,并成为早-中奥陶世最为特征且空间分布最为广泛的范例.中国扬子区分乡组的苔藓虫礁是独有的特例^[16],而且该期礁展示近岸桐梓组-远岸分乡组-台缘仑山组的群落结构以及岩相分异,由藻单独建造的叠层石礁群落已被排斥到近岸盐度异常带和台缘较深水区,台地中心最适宜后生动物格架岩的生长.

第 3 期(弗洛期):造礁生物组合与第 2 期相比并无实质差别,但孕育了层孔虫的先驱分子 *Pulchrilamina* 参与造礁,这期礁群落特征在扬子区的红花园组得到了很好的印证^[22].

第 4 期(大坪期-达瑞威尔早期):大坪期以 *Calathium*-硬海绵-藻构建的礁群落继续占主导地位,但以俄罗斯灰泥丘和美国内华达州大型具鸟眼构造灰泥丘也同时并存.大坪期在中国的代表是华南扬子区湄潭组的 *Calathium* 生物层,达瑞威尔期全球的 *Calathium*-硬海绵-藻群落迅速消减,仅存于塔里木板块一间房组,因此一间房组的 *Calathium* 礁可视为全球 *Calathium* 礁丘的孑遗^[37].

第 5 期(达瑞威尔晚期):是奥陶纪生物礁演化史上的大转折,珊瑚、层孔虫、苔藓虫、高等藻类和之前已出现的石海绵、微生物共同建造了群落结构更复杂的礁,奠定了之后近 100 Ma 的动物格架礁蓝图.中国三大板块似乎存在一个造礁的空白期.

第 6 期(桑比期,即原卡拉道克早期):生物礁群落与第 5 期相比有一定的继承性,造礁后生动物多样性达到峰值,多分布于环劳伦古陆的陆架区,类型多样,如潮间带小型管状蠕虫、层孔虫、珊瑚 *Tetradium* 造礁,潮下带小型至大型珊瑚、层孔虫、苔藓虫礁,局部小型海绵-藻礁.大型苔藓虫礁首次出现于陆架边缘和斜坡区.在华北板块西部的耀县组造礁在时代和群落结构上与之吻合,可视为珊瑚-层孔虫礁群落在中国的早期代表,但其分布仅限于鄂尔多斯南区.

第 7 期(凯迪期,即原卡拉道克中-晚期):礁分布空间的开拓性明显,如哈萨克斯坦岛弧构造带中的藻礁、挪威的层孔虫、珊瑚和管孔藻礁.中国的三大板块都有以珊瑚-层孔虫-藻礁分布且礁群落结构极具多样化^[27,32,42],在规模上以塔里木板块凯迪早期的良里塔格组礁滩复合体为最广,多拓展到整个台地区,而在鄂尔多斯凯迪中期、华夏古陆西北海区凯迪晚期、川西扬子台地西缘凯迪末期的礁则呈条带式展

布. 扬子台地西缘凯迪末期的大渡河组出现海水古盐度异常^[55], 可能是奥陶纪末冰期开始的标志^[32], 属非正常环境下的藻礁.

第8期(赫南特期): 奥陶纪末的冰期导致了生物大灭绝事件, 适宜礁群落生长的空间骤减, 但在这两幕式灭绝事件的间隙, 在冈瓦纳大陆边缘的高纬度地区见含苔藓虫、棘皮类的灰泥丘^[15]. 尽管扬子区局部近岸带保持暖水环境, 但中国的三大板块目前都没能找到这个时期的生物礁例证.

综上所述, 特马豆克早期的礁在很大程度上继承了中、晚寒武世钙质微生物群落特征且孕育了珊瑚动物群的萌芽. 特马豆克晚期至达瑞威尔早期显示藻类、*Calathium*、硬海绵类、苔藓虫和最早的层孔虫造礁, 值得注意的是, 这些起始于特马豆克晚期的后生动物多见于或仅见于礁相单元, 为礁是孕育某些特定生物类群多样性的摇篮这一假说提供了证据^[1]. 弗洛期至达瑞威尔早期的造礁动物群落具有强烈的继承性, 苔藓虫、层孔虫稀少, 达瑞威尔晚期全球范围内造礁苔藓虫、层孔虫和珊瑚多样性剧增. 晚奥陶世珊瑚、层孔虫与各种藻类共同构建礁灰岩, 在特定的环境下钙质微生物和钙藻可单独造礁, 进入礁群落的多元化时代.

4 结语

海洋水温、含氧量、营养、海平面变化等不仅在不同程度上制约着各时段礁的生长和相分异, 而且对各地地理区的制约方式也有差异, 礁的时空分布和群落结构无疑与环境密切相关. 海平面变化可控制生物礁的生长空间并改变礁体结构, 礁生态系统中的不同生物类群对海水环境因子变化的敏感程度不同, 海水物理条件和化学成分的改变, 造礁生物的策

应方式也作相应的调整. 藻类作为海洋生态中的初级生产力, 可能在时空分布上会避开奥陶纪古生代动物群辐射所产生的捕食压力, 蓝菌类的钙化与温暖期呈正相关^[56], 晚寒武世-早奥陶世过暖的气候已超出多数狭温性造礁动物的忍耐上限^[57], 这也抑制了珊瑚、层孔虫起源后的快速辐射. 早-中奥陶世早期的高大气 CO₂ 含量导致海水酸化^[15], 阻止了珊瑚、层孔虫的辐射演化. 暖期藻礁和珊瑚-海绵礁占据低纬度, 珊瑚礁稍高, 而苔藓虫礁多见于较高纬度区(如在古生代为南北纬 23°左右), 一般认为珊瑚和层孔虫礁偏好贫营养海水, 低等藻类则选择中营养海区, 但早古生代的钙质微生物、钙藻和后生动物礁生长于中-富营养环境^[58]. 奥陶纪之前的生物产生文石或高镁方解石骨骼, 但在奥陶纪方解石海洋环境下出现大量文石骨骼生物, 如层孔虫、*Calathium*、粗枝藻等^[15], 则说明海洋的化学条件对生物礁的发育影响有限. 早-中奥陶世塔里木和华北处于干热条件下的盐度异常区, 干旱程度以华北最高、塔里木次之, 海水咸化阶段广布的蒸发岩和白云岩势必导致生物礁稀少. 扬子区在中奥陶-晚奥陶世的高海平面以及低含氧量可导致非礁相碳酸盐岩的大量沉积, 生物礁时空分布局限, 可能与海进期扬子台地主体部位海底氧含量偏低有关. 晚奥陶世凯迪期礁在华南局部、塔里木、鄂尔多斯的繁盛或许与 Boda 暖事件相关^[59]. 藻礁与气候变化存在相关性, 冰期的海水富营养化会导致藻礁盛极一时^[60], 大渡河组冰期开始时的藻礁建造为其实例. 总体而言, 长期的气候和环境变迁可影响礁群落组成的变化, 但终究还是受生物特性的影响^[61]. 中国奥陶纪三大板块的无礁期长于造礁期, 无礁区广于造礁区, 由此佐证了礁生态系统对环境的强烈选择性.

致谢 本研究属 IGCP 591 项目“早、中生代重大事件”的阶段成果.

参考文献

- 1 Kiessling W, Simpson C, Foote M. Reefs as cradles of evolution and sources of biodiversity in the Phanerozoic. *Science*, 2010, 327: 196–198
- 2 Grotzinger J P, Watters W A, Knoll A H. Calcified metazoans in thrombolite-stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group, Namibia. *Paleobiology*, 2000, 26: 334–359
- 3 Riding R. Calcified algae and bacteria. In: Zhuravlev A Y, Riding R, eds. *The Ecology of the Cambrian Radiation*. New York: Columbia University Press, 2001. 445–473

- 4 Wood R. The ecological evolution of reefs. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 1998, 29: 179–206
- 5 Riding R. Microbial carbonate abundance compared with fluctuations in metazoan diversity over geological time. *Sediment Geol*, 2006, 185: 229–238
- 6 Jaanusson V. Introduction: What is so special about the Ordovician? In: Bruton D L, ed. *Aspects of the Ordovician System*. Oslo: Palaeontological Contributions University Oslo, 1984. 295: 1–4
- 7 Sepkoski J J Jr. A compendium of fossil marine families. *Milwaukee Publ Mus Contrib Biol Geol*, 1982, 51: 1–125
- 8 Droser M L, Bottjer D J, Sheehan P M. Evaluating the ecological architecture of major events in the Phanerozoic history of marine invertebrate life. *Geology*, 1997, 25: 167–170
- 9 詹仁斌, 戎嘉余. 华南早-中奥陶世腕足动物的辐射. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等, 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
- 10 Zhang Y D, Chen X, Goldman D. Diversification patterns of Early and Mid Ordovician graptolites in South China. *Geol J*, 2007, 42: 315–337
- 11 Chen X, Zhang Y D, Fan J X. Ordovician graptolite evolution radiation: A review. *Geol J*, 2006, 41: 312–326
- 12 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, 方宗杰, 周忠和, 等, 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
- 13 Flügel E, Flügel-Kahler E. Phanerozoic reef evolution: Basic questions and database. *Facies*, 1992, 26: 167–278
- 14 Kiessling W, Flügel E, Golonka J. Paleoreef maps: Evaluation of a comprehensive database on Phanerozoic reefs. *Amer Assoc Petrol Geol Bull*, 1999, 83: 1552–1587
- 15 Webby B D. Patterns of Ordovician reef development. In: Kiessling W, Flügel E, Golonka J, eds. *Phanerozoic Reef Patterns*. Tulsa: SEPM Spec Publ 72, 2002. 129–179
- 16 Li Y, Kershaw S, Mu X N. Ordovician reef systems and settings in South China before the Late Ordovician mass extinction. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol*, 2004, 205: 235–254
- 17 朱忠德, 胡明毅, 刘秉礼, 等. 中国中奥陶世生物礁研究. 北京: 地质出版社, 2006. 1–178
- 18 朱忠德, 刘秉理, 孟宪富, 等. 湖北松滋早奥陶世生物礁. *石油与天然气地质*, 1990, 11: 418–428
- 19 李光, 吴庆波. 湘西北早奥陶世南津关组生物丘(礁)及其形成环境. *地层学杂志*, 2001, 25: 48–50
- 20 章森桂, 唐兰. 中国最早(早奥陶世早期)的床板珊瑚. *中国古生物学会第十次全国代表大会暨第 25 届学术年会论文摘要集*, 2009. 53–54
- 21 Adachi N, Ezaki Y, Liu J B. Early Ordovician shift in reef construction from microbial to metazoan reefs. *Palaios*, 2011, 26: 106–114
- 22 李越, 张园园, 马俊业, 等. 生物礁浅说. 见: 沙金庚, 编. 世纪飞跃——辉煌的中国古生物学, 北京: 科学出版社, 2009. 115–119
- 23 梅冥相, 陆龙池. 贵州玉屏寨奥陶纪红花园期障积岩隆礁. *沉积学报*, 1991, 9: 80–89
- 24 肖传桃, 崔江利, 朱忠德, 等. 湖北宜昌地区下奥陶统生物礁古生态学研究. *地质论评*, 2004, 50: 520–529
- 25 曹隽, 刘建波, 江崎洋一, 等. 安徽东至早奥陶世红花园组生物礁: 奥陶纪生物大辐射前的微生物礁. *北京大学学报(自然科学版)*, 2009, 45: 279–288
- 26 李启剑, 李越, Kershaw S, 等. 黔北凤岗喀拉拉奥陶系湄潭组中灰岩: 典型的暖水相. *微体古生物学报*, 2010, 27: 150–158
- 27 李越. 华南晚奥陶世至早志留世生物礁的演化历程. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 编. 生物大灭绝与复苏——来自华南古生代和三叠纪的证据. 合肥: 中国科技大学出版社, 2004. 207–242
- 28 陈学时. 江西玉山晚奥陶世层孔虫——珊瑚点礁. *石油与天然气地质*, 1996, 17: 326–333
- 29 边立曾, 方一亭, 黄志诚. 浙赣交界区晚奥陶世生物礁的类型及其特征. 见: 范嘉松, 编. *中国生物礁与油气*. 北京: 海洋出版社, 1996. 54–75
- 30 方一亭, 边立曾, 施贵军, 等. 江西玉山县王家坝晚奥陶世三衢山组点礁发育特征及其群落研究. *南京大学学报*, 1993, 29: 670–679
- 31 Fan D L, James R H, Ye J. Ordovician reef-hosted Jiaodingshan Mn-Co deposit and Dawashan Mn deposit, Sichuan Province, China. *Ore Geol Rev*, 1999, 15: 135–151
- 32 李越, 冯洪真, 李军. 底栖藻对扬子地台西缘晚奥陶世生态危机的改善作用. *古生物学报*, 2002, 41: 211–218
- 33 周志毅, 陈旭, 王志浩, 等. 奥陶系. 见: 周志毅, 陈丕基, 编. *塔里木油气地质(4): 塔里木生物地层和地质演化*. 北京: 科学出版社, 1990. 56–130
- 34 倪寓南, 耿良玉, 王志浩, 等. 奥陶系. 见: 周志毅, 编. *塔里木盆地各纪地层*. 北京: 科学出版社, 2001. 39–80
- 35 肖传桃, 刘岭山, 罗传容, 等. 塔里木盆地轮南地区奥陶纪生物礁古生态特征. *新疆石油地质*, 1995, 16: 38–42
- 36 顾家裕, 张兴阳, 罗平, 等. 塔里木盆地奥陶系台地边缘生物礁、滩发育特征. *石油与天然气地质*, 2005, 26: 277–283
- 37 李越, 王建坡, 沈安江, 等. 新疆巴楚中奥陶统上部一间房组瓶筐石礁丘的演化意义. *古生物学报*, 2007, 46: 347–354
- 38 王冠, 杨柳明, 张云峰, 等. 塔里木盆地东部罗西 1 井中奥陶统的藻丘. *微体古生物学报*, 2010, 27: 357–365

- 39 王冠, 张云峰, 杨柳明, 等. 塔里木板块古城4井中奥陶统一间房组海进控制的滩. 微体古生物学报, 2011, 28: 137-144
- 40 李越, 黄智斌, 王建坡, 等. 新疆巴楚中-晚奥陶世牙形刺生物地层和沉积环境研究. 地层学杂志, 2009, 33: 113-122
- 41 王建坡, 李越, 张园园, 等. 新疆巴楚晚奥陶世礁丘中的蓝菌群落. 微体古生物学报, 2009, 26: 139-147
- 42 杨海军, 王建坡, 黄智斌, 等. 塔中隆起上奥陶统凯迪阶良里塔格组生物群及其古生态特征. 古生物学报, 2009, 48: 109-122
- 43 叶俭, 杨友运, 许安东, 等. 鄂尔多斯盆地西南缘奥陶纪生物礁. 北京: 地质出版社, 1995. 1-67
- 44 叶俭, 杨友运, 许安东, 等. 陕西渭河以北地区中奥陶世生物礁. 见: 范嘉松, 编. 中国生物礁与油气. 北京: 海洋出版社, 1996. 39-47
- 45 周义, 叶俭. 陕西渭河以北地区晚奥陶世生物礁. 见: 范嘉松, 编. 中国生物礁与油气. 北京: 海洋出版社, 1996. 47-53
- 46 Riding R. Microbial carbonates: The geological record of calcified bacterial-algal mats and biofilms. *Sedimentology*, 2000, 47(Suppl1): 179-214
- 47 Adachi N, Ezaki Y, Liu J B, et al. Early Ordovician reef construction in Anhui Province, South China: A geobiological transition from microbial- to metazoan-dominant reefs. *Sediment Geol*, 2009, 220: 1-11
- 48 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. 102-111
- 49 章森桂. *Catathium* 类化石的壁外构造及其意义. 古生物学报, 1995, 34: 619-635
- 50 Xia F S, Zhang S G, Wang Z Z. The oldest bryozoans: New evidence from the Late Tremadocian (Early Ordovician) of East Yangtze Gorges in China. *J Paleont*, 2007, 81: 1308-1326
- 51 Webby B D, Elias R J, Young G A, et al. 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
- 52 Webby B D. Stromatoporoids. In: Webby B D, Paris F, Droser M L, et al, eds. *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New York: Columbia University Press, 2004. 112-118
- 53 Pratt B R, James N P. Cryptalgal-metazoan bioherms of Early Ordovician age in the St. George Group, western Newfoundland. *Sedimentology*, 29: 543-569
- 54 冯洪真, 俞剑华, 方一亭, 等. 五峰期上扬子海古盐度分析. 地层学杂志, 1993, 17: 179-185
- 55 Pratt B R, James N P. Coral-*Renalcis*-thrombolite reef complex of Early Ordovician age, St. George Group, western Newfoundland. In: Geldsetzer H H J, James N P, Tebbutt G E, eds. *Reefs, Canada and Adjacent Areas*. *Can Soc Petrol Geol Mem*, 1989, 13: 224-230
- 56 Riding R. Temporal variation in calcification in marine cyanobacteria. *J Geol Soc*, 1992, 149: 979-989
- 57 Kauffman E G, Fagerstrom J A. The Phanerozoic evolution of reef diversity. In: Ricklefs R E, Schluter D, eds. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. Chicago: University of Chicago Press, 1993. 315-329
- 58 Wood R. Nutrients, predation and the history of reef-building. *Palaios*, 1993, 8: 526-543
- 59 Boucot A J, Rong J Y, Chen X, et al. Pre-Hirnantian Ashgill climatically warm event in the Mediterranean region. *Lethaia*, 2003, 36: 119-132
- 60 Kiessling W. Paleoclimatic significance of Phanerozoic reefs. *Geology*, 2001, 29: 751-754
- 61 Kiessling W. Geologic and biologic controls on the evolution of reefs. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2009, 40: 173-192