中国科学: 地球科学 2013 年 第 43 卷 第 7 期: 1156 ~ 1167
www.scichina.com earth.scichina.com
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

论 文

菌藻类繁盛是泥盆纪珊瑚-层孔虫礁生态系消失的生物杀手

吴义布[①②], 冯启[①③], 龚一鸣[①*]

① 中国地质大学生物地质与环境地质国家重点实验室, 武汉 430074;
② 甘肃省地质调查院, 兰州 730000;
③ 合肥工业大学资源与环境工程学院, 合肥 230009
* 联系人, E-mail: ymgong@cug.edu.cn

收稿日期: 2012-06-01; 接受日期: 2012-12-16; 网络版发表日期: 2013-06-28
国家自然科学基金(批准号: 41072252, 41290260)、国家重点基础研究发展计划(编号: 2011CB808800)和高等学校博士学科点专项科研基金(编号: 20120145110012)资助

摘要 在四川甘溪和贵州独山泥盆纪剖面的造礁珊瑚-层孔虫薄片中, 发育多种菌藻类及其生物遗迹: 主要包括结壳菌藻类、钻孔菌藻类、微钻孔和嵌生; 并发现了寄主珊瑚-层孔虫中菌藻类及其遗迹产出部位具有骨骼残缺和虫室中常见软体组织死后的残留物质. 我们的资料表明, 菌藻类与寄主珊瑚-层孔虫之间是"侵略与反抗"的关系, 前者对后者生长有抑制作用, 后者有一定自我修复功能, 二者关系中菌藻类是主动的一方; 在适合寄主珊瑚-层孔虫生存环境的中泥盆世, 寄主珊瑚-层孔虫能抵抗菌藻类入侵而不会死亡, 菌藻类对珊瑚-层孔虫礁生态系的影响很小; 在适合菌藻类而不适合珊瑚-层孔虫生长环境的晚泥盆世, 后者无法抵抗前者"大举入侵"而出现凋零和死亡. 我们认为菌藻类对寄主珊瑚-层孔虫的生长发育的直接抑制与杀死作用和菌藻类繁盛引发的环境恶化是 F-F 之交珊瑚-层孔虫礁生态系消失的重要原因, 这为现代珊瑚礁患病-衰退的原因和发展趋势研究提供了古代实例.

关键词
菌藻类
珊瑚-层孔虫礁
泥盆纪
灭绝
华南

地质历史时期, 存在多次地微生物与后生动物交替繁盛的时期[1,2]. 因此, 微生物活动与后生动物演化之间的关系受到广泛关注[2~4], 特别是重大地质转折时期[5,6].

晚泥盆世 F-F 灭绝事件最显著的特征是珊瑚-层孔虫礁完全消失, 菌藻类成了 F-F 之后唯一的造礁生物[7,8]. 关于珊瑚-层孔虫礁完全消失的原因, 当前存在 2 种明显不同的观点: 菌藻类微生物繁盛引发的环境累积效应, 是后生动物灭绝的重要原因[9,10], 可与现代的赤潮现象对比[5]; 造礁后生动物灭绝之后, 菌藻类继承前者留下的生态空间, 成为唯一的造礁生物[8]. 出现分歧主要有 2 个原因: (1) 菌藻类微生物与造礁珊瑚-层孔虫之间的相互作用受到很多其他生物和非生物因素的干扰, 且很难排除; (2) 菌藻类微生物直接作用于"活着"的造礁生物的化石材料没有引起足够重视, 相关研究成果很少[3]. 因此, 泥盆纪内部赋含菌藻类及其遗迹的造礁珊瑚-层孔虫是研究菌藻类微生物与珊瑚、层孔虫等后生动物之间直接关系

中文引用格式: 吴义布, 冯启, 龚一鸣. 菌藻类繁盛是泥盆纪珊瑚-层孔虫礁生态系消失的生物杀手. 中国科学: 地球科学, 2013, 43: 1156–1167
英文引用格式: Wu Y B, Feng Q, Gong Y M. Blooming of bacteria and algae is a biokiller for mass-extinction of Devonian coral-stromatoporoid reef ecosystems. Science China: Earth Sciences, 2013, doi: 10.1007/s11430-013-4618-1

的良好载体.

本文通过对华南中-晚泥盆世造礁珊瑚-层孔虫骨骼中的菌藻类及其遗迹的研究, 试图从生物之间相互作用的角度获取新材料, 探知泥盆纪珊瑚-层孔虫礁生态系消失的原因和机制, 为现代珊瑚礁生态系的可持续发展提供参考和借鉴.

1　材料与地质背景

华南板块在泥盆纪处于低纬度地区, 位于当时全球生物礁富集区范围内[11], 为珊瑚-层孔虫礁广泛发育提供了良好基础. 中-晚泥盆世华南主要有 3 个海相沉积区: 南部南华海、北部南秦岭海和西部-西北部川西北浅海, 生物礁主要分布在南华海和川西北浅海[12].

四川甘溪和贵州独山分别是华南泥盆纪川西北浅海和南华海(碳酸盐台地相)的重要剖面(图 1), 均以碳酸盐沉积为主, 珊瑚和层孔虫广泛分布. 2 条剖面研究程度比较高, 具有较好的古生物地层学和沉积学基础[13~17]. 本文主要研究 2 条剖面中-上泥盆统部分, 从下到上, 多个层位含珊瑚-层孔虫礁单元(图 1), 采集的样品主要为礁单元中的造礁珊瑚-层孔虫. 本文涉及的"珊瑚-层孔虫礁单元"包括珊瑚-层孔虫礁和部分具有珊瑚-层孔虫礁骨架结构其他的碳酸盐沉积单元, 如具有礁骨架的珊瑚-层孔虫生物层.

2　方法

野外对研究剖面礁单元(图 1)的造礁生物产出特征进行详细观察和记录, 并对造礁生物是否为原地原位保存进行了判定和统计. 之后, 利用岩石切割机采集礁单元中保存较完好的层孔虫和珊瑚样品, 并标定方向.

室内主要沿生长方向对完整的层孔虫和珊瑚样进行切割, 抛光获得层孔虫和珊瑚光面, 然后将光面制作成大薄片(7 cm×10 cm), 薄片均未加盖玻片, 光学显微镜下识别和挑选含有菌藻类及其遗迹的层孔虫和珊瑚薄片, 对菌藻类及其遗迹进行描述和分类, 并注意与菌藻类接触的珊瑚-层孔虫骨骼特征. 此外, 精选出保存较好的含菌藻类及其遗迹的层孔虫和珊瑚薄片, 用纯净水进行清洗, 在中国地质大学地质过程与矿产资源国家重点实验室, 将清洗烘干后的薄片(未加盖玻片的一面)进行喷碳, 然后在环境扫描电子显微镜(ESEM)下进行扫描和成分分析. 仪器名称

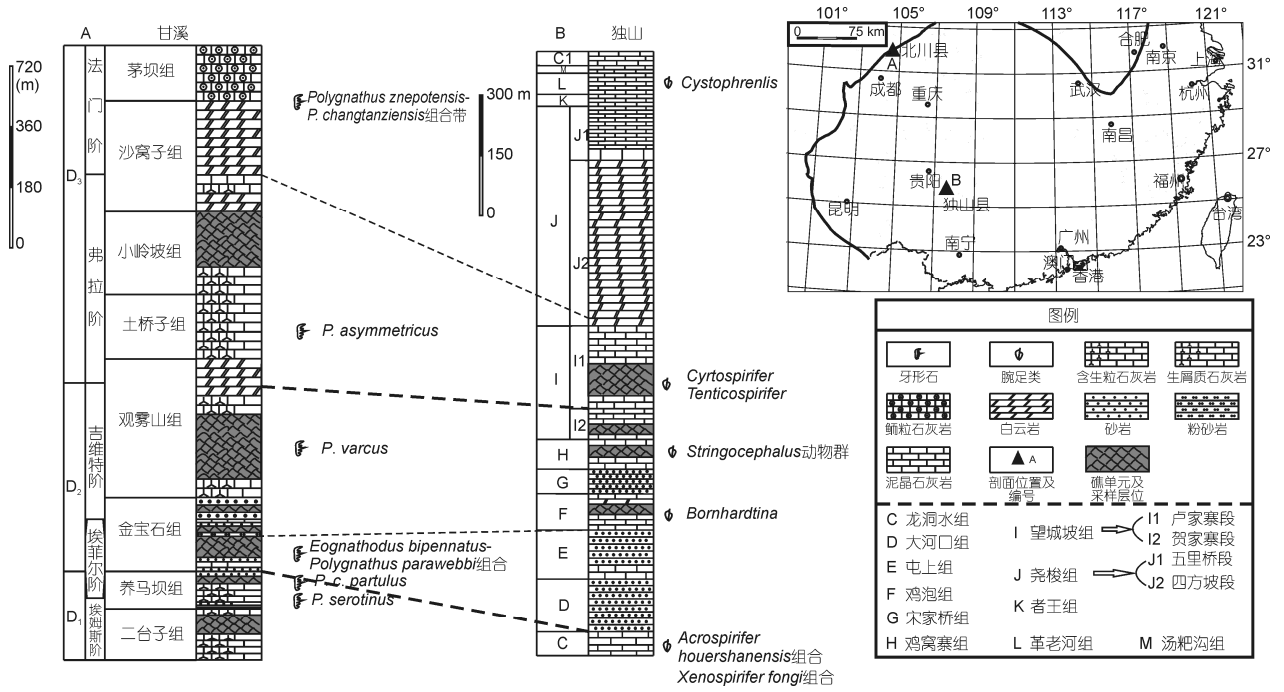

图 1　研究剖面地层综合对比与珊瑚-层孔虫礁单元分布层位图

和型号分别为 Quanta 200 环境扫描电子显微镜及与之配套的 X 射线散射能谱仪(EDXSM).

3 华南泥盆纪造礁珊瑚-层孔虫中菌藻类及其遗迹

3.1 造礁床板珊瑚中菌藻类微生物和微钻孔

通过镜下观察, 在甘溪剖面中泥盆统金宝石组(图 1)中上部台内床板珊瑚礁中 *Alveolites-Chaetets* 礁骨架灰岩内部发现了丰富的菌藻类微生物, 特别是在床板珊瑚 *Alveolites fornicatus*(Af)个体骨骼内部(图 2(a)和(b))发现了大量的菌藻类化石和微钻孔(图 2(c)~(g)).

3.1.1 菌藻类微生物

根据菌藻类微生物(或菌丝)在床板珊瑚(Af)骨骼中产状可以分为 2 类: 一是垂直于床板珊瑚生长方向产出的结壳菌藻类(图 2(e)), 二是与床板珊瑚生长方向平行或斜交的钻孔菌藻类(图 2(d)和(g)). 总的来说, 前者含量远比后者高.

(1) 结壳菌藻类. 床板珊瑚(Af)骨骼中可见 4 个明显的薄层菌藻类结壳(图 2(a)和(b)), 不同结壳的厚度不同, 在 30~300 μm, 同一个结壳不同位置厚度也存在差异(图 2(c)), 其与珊瑚骨骼之间"此消彼长"(图 2(e)), 呈"互补"产出; 从下往上, 各结壳中不同位置菌丝个数一般不同(图 2(e)), 在 1~5 个; 单个菌丝长度最大可达 4 mm, 最小仅 90 μm, 外部直径为 20~60 μm. 除 4 个结壳层外, 还可见 Af 骨骼中单个结壳状菌丝零散分布(图 2(e)). 另外, 菌藻类结壳底部直接接触的 Af 骨骼具有 2 个特征(图 2(c)和(e)): 珊瑚骨骼中珊瑚虫居住的位置常被深色物质充填, 横向骨骼组织横板残缺或没有(图 2(c)~(g)).

床板珊瑚 Af 骨骼中结壳状菌藻类至少包含 2 属: *Rothpletzella* 和 *Girvanella*, 其中以 *Rothpletzella* 为主(图 2(c)和(e)). *Rothpletzella* 截面串珠状, 短轴约 25 μm, Wood[18]建议 *Rothpletzella* 为蓝细菌或绿藻. 然而, 由于缺乏现代实例, 无法给出更多的支撑, Riding[19]将它归为疑似菌藻类化石.

(2) 钻孔菌藻类. 床板珊瑚(Af)骨骼中钻孔菌藻类化石相对较少(图 2(d)和(f)~(g)), 整个珊瑚骨骼中含 8~10 个菌丝. 主要为 *Girvanella*, 菌丝长度在 150~400 μm, 外部直径为 20~30 μm; 少量的 *Rothpletzella*(图 2(f)), 菌丝长度约为 300 μm, 外部直径 40~50 μm, *Girvanella* 的单个丝体直径大体一致. 因具有现生鞘钙化丝状蓝细菌实例[20], 普遍被认为是蓝细菌. 菌丝常穿过床板珊瑚横板, 进入珊瑚虫居住的地方(图 2(d)和(g)).

3.1.2 微钻孔

微钻孔(microboring), 一般是直径在 100 μm 以下, 由生物形成的钻孔. 在光学显微镜下, 发现了床板珊瑚(Af)骨骼中存在 2 类微钻孔(图 2(f)): (1) 第一类钻孔内部充填为灰白色的方解石, 多分布在珊瑚体之间的间壁中, 底端较小, 呈细长牛角状, 长度多在 0.3~2 mm, 平均直径约为 70~80 μm, 底端直径最小为 30 μm, 这种钻孔在 Af 中比较少, 不到 10 个; (2) 第二类钻孔内充填深色物质, 长为 0.1~1 mm, 直径在 60~100 μm, 多穿过床板珊瑚 Af 的横板进入珊瑚虫居住过的位置, 其中少数可见残留的菌藻类化石, 这类钻孔相对较多, 常见其排列成带状产出, 具有掠食性钻孔的特征[21].

3.2 造礁层孔虫中菌藻类微生物及其遗迹

对 2 条剖面中层孔虫薄片的观察和成分分析, 发现了层孔虫内部不少菌藻类微生物及其遗迹, 依据菌藻类产出和保存方式等特征, 可将其分为以下 6 类.

(1) 结壳菌藻类. 垂直于层孔虫生长方向产出的菌藻类(图 3(c)~(d)和(g)), 可以是单个菌丝(图 3(g)), 或者是多个菌丝沿层孔虫生长方向堆叠在一起(图 3(d)和 4(c)). 结壳菌藻可以出现在层孔虫死后骨骼表面[4,22], 或生前骨骼内部和表面(图 3(a)和(b)), 是层孔虫中最常见的一种菌藻类产出形式.

(2) 微钻孔(microboring)和钻孔菌藻类(图 3(h)). 二者都与寄主层孔虫的生长方向平行或斜交; 不同的是, 前者是直径小于 100 μm 的生物钻孔, 后者是菌藻类化石. 微钻孔稍弯曲, 长度多在 50~300 μm, 直径相差较大, 多在 20~40 μm, 个别可达 100 μm; 钻孔菌藻类, 长度在 100~300 μm, 直径 20~30 μm, 多为 *Girvanella*, 可见菌藻类穿过层孔虫的细层进入虫室(层孔虫软体组织居住的位置). 二者皆可以出现在层孔虫化石内部(图 3(h))和表面.

(3) 疑似菌藻微生物遗迹和残留物(图 3(a)和(b); (e)~(f)). 主要指由菌藻类活动或是死后实体腐烂等因素, 在层孔虫骨骼内部形成的一些不属于寄主层

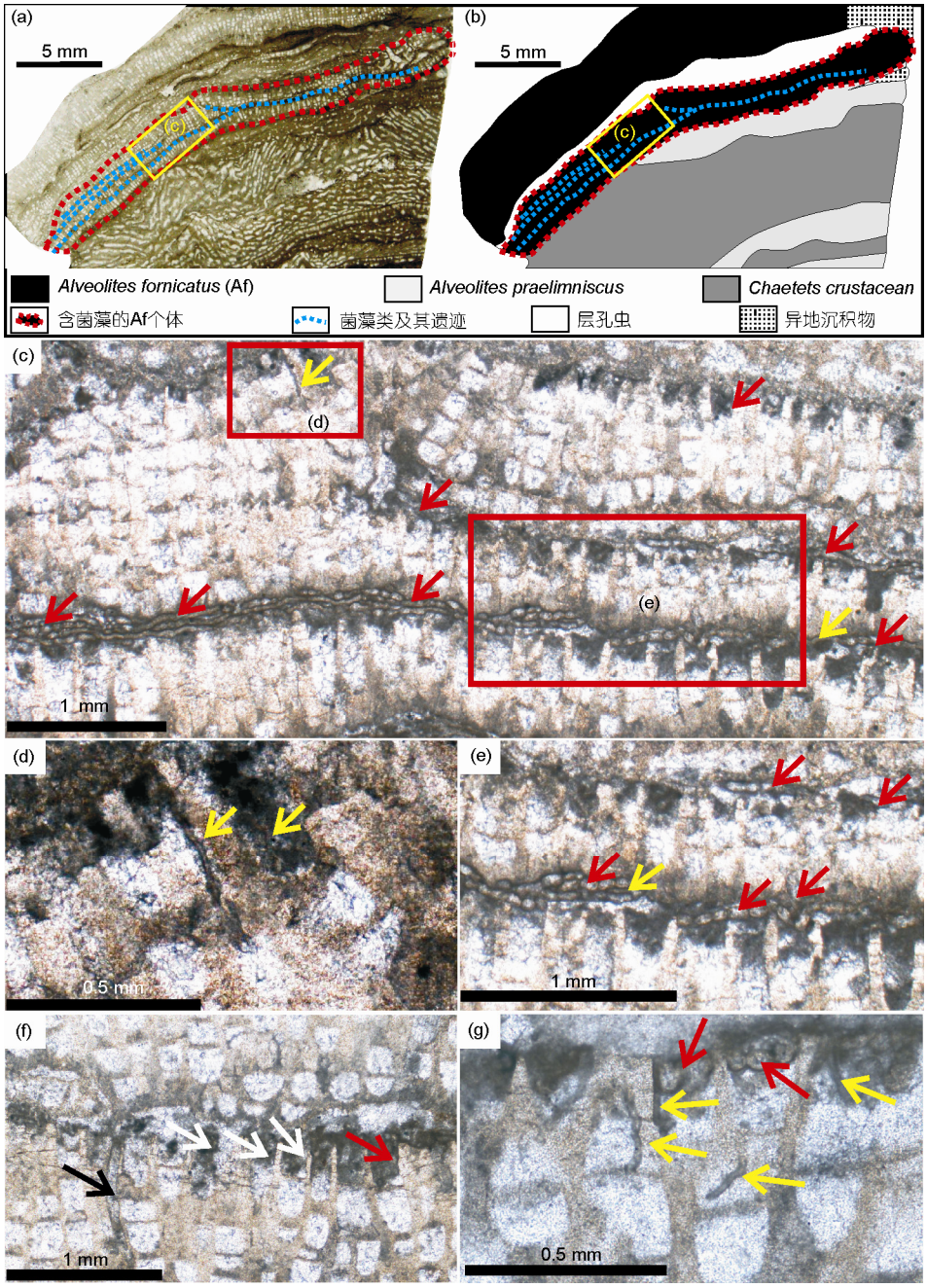

图 2　四川甘溪剖面中泥盆世金宝石组床板珊瑚礁灰岩中菌藻类及其微钻孔

红色箭头指 *Rothpletzella*; 黄色箭头指 *Girvanella*; 黑色箭头指间壁中的微钻孔; 白色箭头指穿越横板的微钻孔. (a)和(b)分别为样品中含菌藻类的床板珊瑚 Af(红色虚线框)产出特征的照片及对应的素描; (c)是(a)中黄色方框放大, Af 中含 2 层菌藻类结壳(下部和中部)和 1 层钻孔菌藻类和微钻孔(上部); (d)是(c)中方框中钻孔菌藻类的放大; (e)是(c)中两层菌藻类放大, 不同厚度的菌藻结壳与 Af 内部骨骼组织“此消彼长”, 呈“互补”产出; (f) Af 中两类微钻孔, 一类被深色物质充填, 局部可见菌藻类化石, 另一类为方解石充填; (g)与 Af 生长方向平行或斜交的钻孔菌藻类

孔虫骨骼组织的特征复杂的“管孔”构造(不含微钻孔)和深灰-灰黑色物质, 局部可见残留的菌藻类化石(图 3(b)), 一般产于层孔虫骨骼残缺部位, 难以分类和描述, 但可以肯定是菌藻类微生物形成的(图 3(e)~(f)), 这种现象在中-晚泥盆世层孔虫骨骼中比较常见, 特别是晚泥盆世更多(图 3(a)和(b)).

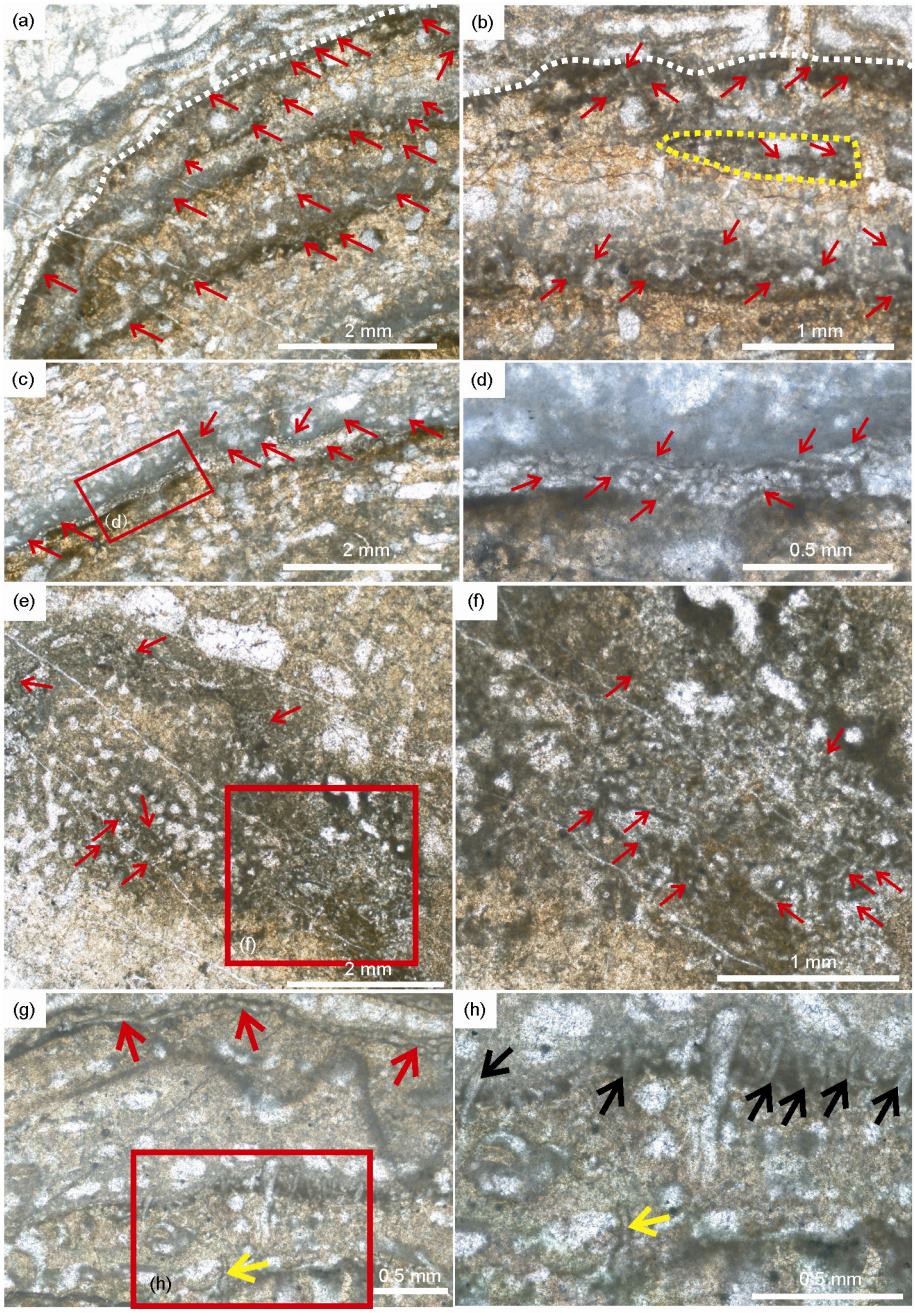

图 3　华南泥盆纪层孔虫内部菌藻类微生物及其遗迹

(a)~(h)均为层孔虫照片, (d), (f)和(h)分别是(c), (e)和(g)中方框放大, 箭头所指为微生物及其遗迹; (a)和(b)示独山剖面弗拉阶卢家寨段层孔虫中疑似菌藻类微生物遗迹和残留深色物质, 局部可见残留的菌藻类化石(黄色虚线框), 白色虚线下为层孔虫, 上部为床板珊瑚; (c)和(d)示独山剖面弗拉阶卢家寨段层孔虫顶部表面和内部的结壳菌藻类(*Girvanella*); (e)和(f)示独山剖面吉维特阶鸡窝寨组层孔虫中疑似菌藻类微生物遗迹和残留深色物质; (g)和(h)示甘溪剖面艾菲尔阶-吉维特阶金宝石组层孔虫内部 *Rothpletzella*(红色箭头)和 *Girvanella*(黄色箭头)及微钻孔(黑色箭头)

(4) 微生物成因条带(图 4(e)~(g)). 层孔虫内部垂直于生长方向原生的深色条带, 导致层孔虫骨骼结构部分不连续, 还可见特征碳酸盐晶体集合体呈线状排列, 内部成分与层孔虫骨骼相比, 含较高的有机氮元素(图 4(g)右边表格), 指示了细菌等微生物成分的遗留特征[23]. 这种现象在层孔虫骨骼中很常见.

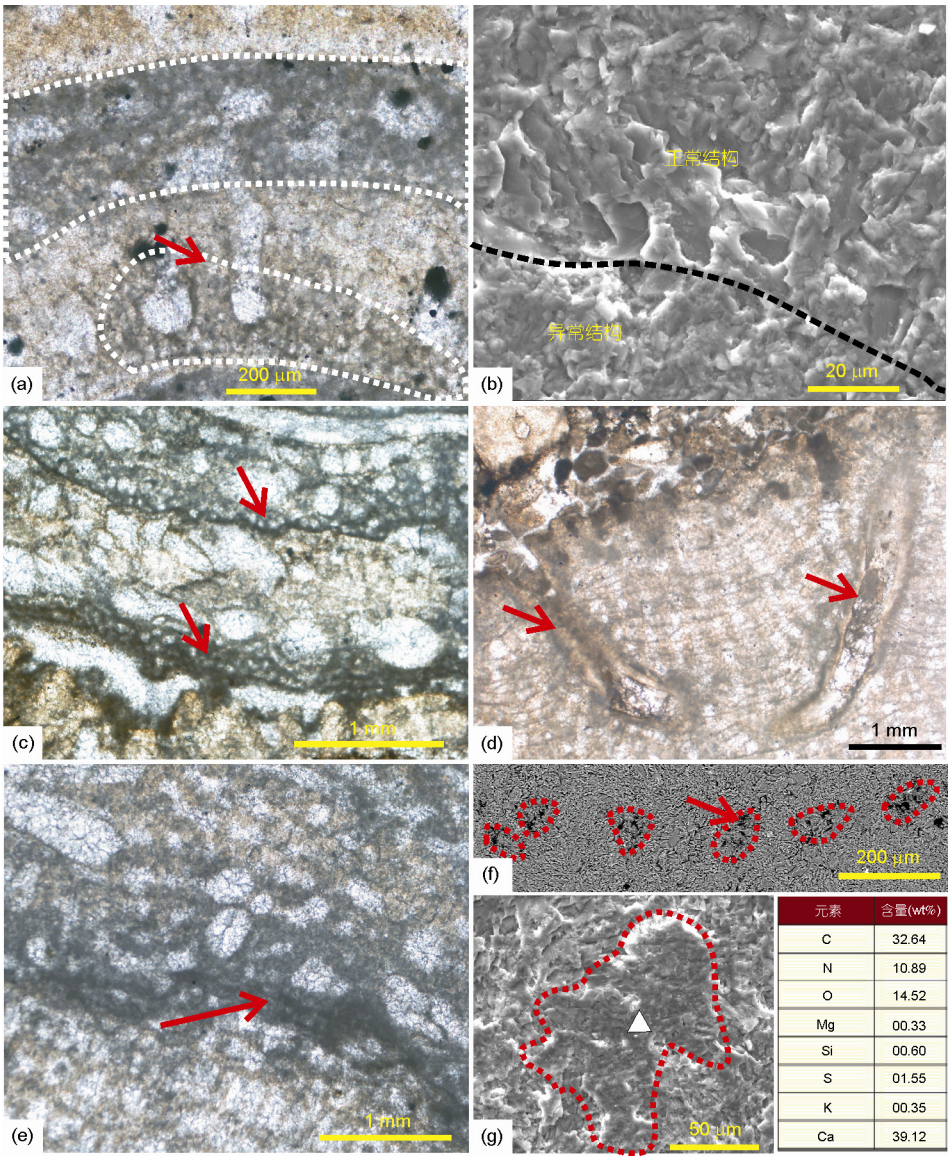

图 4　华南泥盆纪层孔虫中微生物化石及其遗迹

(a), (c)~(e)是光学显微镜照片, 其他为扫描电镜照片. (a)和(b)示独山剖面吉维特阶鸡窝寨组层孔虫骨骼结构, (a)中白色虚线圈中为病态骨骼, (b)为(a)中局部(箭头)的 SEM 照片; (c)示甘溪剖面艾菲尔阶-吉维特阶金宝石组层孔虫中菌藻类化石(箭头); (d)示独山剖面鸡窝寨组层孔虫中嵌生现象(箭头); (e)~(g)示甘溪剖面弗拉阶小岭坡组层孔虫中特征深色条带, (f)和(g)分别为(e)和(f)中局部(箭头)SEM 放大照片, 其中(f)中虚线圈中为特征的晶体集合体定向排列, (g)中白色三角形为能谱成分分析位置(右侧表格为该处成分)

(5) 嵌生(图 4(d)). 分布在层孔虫表面或内部, 一般与层孔虫垂直或斜交, 直径大小为 10~500 μm, 长度多在 60 μm 至几个毫米, 延伸方向可弯曲, 对寄主层孔虫生长形态有影响.

(6) 病态(或异常)骨骼结构. 致密的层孔虫骨骼中出现疏松而规则排列的颗粒状结构, 在肉眼或光学显微镜下(图 4(a)), 与周围骨骼结构相比, 呈较粗颗粒状且颜色更深; 扫描电镜下(图 4(b)), 表现为不同形态的碳酸盐晶体不规则组合且空隙较多, 周围正常骨骼结构为颗粒较粗而规则片状碳酸盐晶体结构.

4 华南泥盆纪菌藻类相对丰度和生物礁数量变化

4.1 华南泥盆纪菌藻类相对丰度变化

华南晚泥盆世菌藻类繁盛获得了越来越多的证据[8~10,24~27]. 值得注意的是, 少数学者在华南中泥盆世吉维特期的地层中发现了不少菌藻类化石[27,28]. 遗憾的是, 由于菌藻类个体较小, 且不易保存为化石, 而大部分学者的研究多局限在晚泥盆世 F-F 之交很短的时间范围内菌藻类的变化. 因此, 目前已报道的文献中没有一条精度较高又有足够说服力的泥盆纪菌藻类丰度变化曲线. 作者根据华南泥盆纪众多剖面的实际材料和前人文献报道, 对华南泥盆纪菌藻类“相对丰度”(或者变化大致趋势)进行评估(表 1), 仅代表了菌藻类的生物量的增减和盛衰的变化.

总的来说, 华南泥盆纪菌藻类丰度是分阶段不断增加的(表 1), 其中弗拉期早中期和 F-F 之交发生的两阶段繁盛事件, 具有比较充分的证据. 同时, 菌藻类赋存或产出背景也是不断变化的, 从埃姆斯期零散分布到弗拉期末期-法门期初期台地边缘富集, 形成一定数量的菌藻礁.

4.2 华南泥盆纪生物礁的演化

通过对大量已报道的文献资料和作者获得实际材料的分析研究表明华南中-晚泥盆世生物礁演化有 2 个重要特征: (1) F-F 大灭绝之前, 主要造礁生物是层孔虫和珊瑚; F-F 大灭绝之后, 珊瑚-层孔虫礁完全消失, 剩下的生物礁全部是菌藻类微生物礁; (2) 泥盆纪珊瑚-层孔虫礁分两阶段衰退, 即吉维特期末-弗拉期早期和 F-F 之交, 具体表现为晚泥盆世近岸的浅水礁分两阶段大幅度衰退, 台缘礁次之, 深水礁变化很小(表 2).

5 讨论和结论

5.1 菌藻类出现在造礁珊瑚-层孔虫骨骼中的时间

菌藻类出现在造礁珊瑚-层孔虫骨骼中的时间是研究菌藻类与层孔虫等直接关系的关键科学问题. 珊瑚和层孔虫等死后, 菌藻类将其骨骼或骨骼碎块当作一般的硬底质, 出现在其表面, 这不能作为判定二者之间直接关系的依据; 菌藻类的结壳和钻孔作用发生在活体珊瑚和层孔虫中, 从而直接导致珊瑚和层孔虫死亡才是二者之间直接关系的铁证. 遗憾

表 1 华南泥盆纪菌藻类相对丰度评估

时代	丰度评估	依据	备注
法门期中-晚期	减少	四川甘溪等剖面相关层位岩石薄片, 没有菌藻礁[26]	没有菌藻礁报道(部分证据)
弗拉末期-法门早期	增多, 进一步繁盛	分子化石和 C 同位素[9]; 薄片[10]; 菌藻礁[25,27]; 微生物碳酸盐[8]	菌藻礁增多, 台地边缘区富集(证据充分)
弗拉期早中期	增多, 开始繁盛	菌藻礁[25], 薄片[27]	出现少量菌藻礁, 同时层孔虫礁单元中菌藻较多(证据充分)
吉维特期	第一次增多	薄片[27,28]	在珊瑚层孔虫礁单元较多(部分证据)
埃姆斯期-艾菲尔期	很少?	四川甘溪等剖面相关层位岩石薄片中较少看到菌藻类化石; 没有相关成果报道	零散分布(文献很少)

表 2 华南泥盆纪生物礁的时空分布格局 a)

礁的类型		埃姆斯期	艾菲尔期	吉维特期	弗拉期	法门期
浅水礁	岸礁	0	0	8	4	0
	台内礁	6	5	36	17	0
台缘礁		1	2	15	8	0
深水礁	斜坡礁	5	5	4	5	3
	台盆礁	2	0	3	2	0
合计		14	12	65	36	3
造礁生物		床板珊瑚, 次为层孔虫	层孔虫和珊瑚	层孔虫和四射珊瑚	层孔虫, 次为菌藻类、四射珊瑚	菌藻类微生物
单个礁体厚度		<20 m	<20 m	可达近 km	一般< 100 m	<10 m

a) 修改自文献[12]. 除注明者外, 表中数字单位均为个数

的是, 已有的相关文献[4,22]很少注意到这个问题.

我们的工作表明, 精细研究菌藻类微生物及其遗迹的分布、产状和形貌及其与层孔虫和珊瑚骨骼组织的关系, 菌藻类出现在层孔虫和珊瑚中的时间是可以确定的. 3 方面的特征支持本文研究的菌藻类(图 2~4)侵入的是“活着”的珊瑚和层孔虫(寄生于活体的珊瑚-层孔虫中).

(1) 寄主珊瑚-层孔虫为原地保存, 且内部结构保存完好(图 2~4), 不存在泥晶化现象, 次生裂隙和孔洞没有或很少, 暗示菌藻类微生物无法通过裂隙进入死后的层孔虫或珊瑚骨骼内部而不在其外部留下痕迹.

(2) 菌丝和微生物遗迹多产于珊瑚-层孔虫骨骼内部(图 2(c)~(g), 3(g)~(h), 4(a)~(e)), 很明显, 在保存完好而致密的珊瑚-层孔虫骨骼中, 如果不是在珊瑚-层孔虫生长过程中菌藻类就出现其中, 是无法解释这种现象的.

(3) 菌藻及其遗迹下部直接接触的“层孔虫的虫室和珊瑚虫所在位置”常出现深色物质(图 2(c)~(g), 3(a)和(b), 3(g)~(h)), 菌藻结壳底部的层孔虫和珊瑚骨骼组织多残缺(图 2(c), 3(d)和 4(c)). 前人的研究[29]表明, 这种深色物质是层孔虫的虫室中软体组织死后残留物质. 有理由相信, 菌藻类微生物侵入与层孔虫和珊瑚的软体组织死亡有关, 即表明菌藻类出现在珊瑚-层孔虫死前. 因此, 当出现在珊瑚、层孔虫等化石骨骼表面的菌藻类也具有这个特征时(图 3(a)和(b)), 可以判定菌藻类出现在层孔虫和珊瑚“活着”的时候.

5.2　菌藻类微生物与造礁珊瑚-层孔虫的直接关系

通过对“活着”的造礁层孔虫和珊瑚骨骼中菌藻类及其遗迹的精细研究, 发现后者对前者存在直接抑制作用, 主要体现在 2 个方面: (1) 珊瑚和层孔虫中菌藻微生物及其遗迹常出现在骨骼残缺或异常部位(图 2(c)和(e), 3(a)~(d), 4(a)~(c)), 表明菌藻类阻碍珊瑚-层孔虫硬体骨骼形成, 导致层孔虫的细层和床板珊瑚的横板无法正常形成或缺失; (2) 大部分菌藻类及其遗迹伴生深灰色物质(图 2(c)~(e), 3(a)~(f)和 4(c)), 是层孔虫和珊瑚软体组织死亡后的残留物质[29], 表明菌藻类入侵活动会导致层孔虫的软体组织死亡, 进而导致层孔虫部分死亡或停止生长. 值得注意的是, 现代造礁珊瑚也常受到真菌类入侵和攻击[30~32].

本文研究表明, 寄主珊瑚-层孔虫骨骼具有自我修复功能, 并对菌藻类有反抑制作用.菌藻类的结壳和钻孔活动导致层孔虫和珊瑚出现部分死亡(图 2(d), 3(b)和 4(c)), 而菌藻类结壳和微钻孔上部多被层孔虫骨骼覆盖(图 2(d)和(f), 3(e)~(h)), 表明菌藻类仅仅是在珊瑚和层孔虫骨骼中的部分区域出现, 仅导致部分软体组织死亡和硬体骨骼无法形成, 侧向上没有被菌藻类附着的部位的骨骼正常生长, 并且通过侧向生长覆盖在入侵的菌藻类及其遗迹之上(图 5(b)~(e)). 这种自我修复骨骼的功能在骨骼部分死亡或损伤的现代造礁珊瑚中同样具有[33].

综上, “活着”的层孔虫与内部菌藻类(包括结壳和钻孔)之间作用是相互的(图 5). 菌藻类入侵(如结壳和钻孔)对层孔虫和珊瑚生长有抑制作用, 而层孔虫和

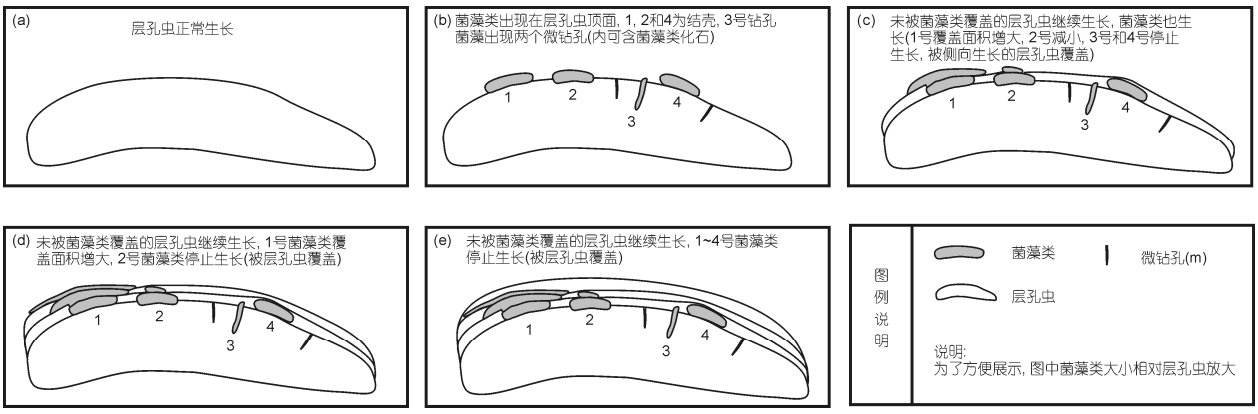

图 5　菌藻类微生物与活着造礁层孔虫(或珊瑚)之间相互作用示意图

珊瑚本身有反抑制和自我修复的功能, 但不可否认的是菌藻类微生物在二者的相互关系中是“主动的”和具有“侵略性”的一方, 如菌藻类主动结壳和掠食性钻孔的出现即是最好的证明. 因此, 二者之间不是一种简单的竞争关系, 用“侵略与反抗”更合适, 据此本文提出了菌藻类与层孔虫之间直接相互作用的综合模型(图 5). 图 5 显示, 菌藻类入侵(如结壳和钻孔)对层孔虫的正常生长具有抑制作用, 但后者的自我修复功能够承受前者这种不利的影响, 这反映了适合珊瑚和层孔虫的生存和繁盛环境下(如中泥盆世), 而菌藻类微生物在丰度相对较低时, 二者之间的一种直接的相互关系: 菌藻类微生物的入侵对珊瑚或层孔虫个体生长(如骨骼形成)有抑制作用, 但后者有足够的承受能力(图 2(c)~(e), 3(e)~(h)和 4(c))而很少因此出现死亡, 更不会影响珊瑚-层孔虫礁数量的增多(图 6(a)), 二者达到某种平衡关系. 另外, 当环境恶化而更适合菌藻类繁盛时(如晚泥盆世), 菌藻类入侵能力增强, 而珊瑚-层孔虫生长受到抑制的强度增大, 造礁珊瑚-层孔虫与入侵的菌藻类之间的平衡就会被打破, 直接导致珊瑚和层孔虫个体无法生长而死亡(图 3(a)~(d)), 进而导致珊瑚-层孔虫礁的减少和消失(图 6(a)).

5.3 华南晚泥盆世菌藻类繁盛对珊瑚-层孔虫礁生态系的影响

图 6 显示, 在吉维特期-弗拉期早期和 F-F 之交, 菌藻类两阶段的繁盛和珊瑚-层孔虫礁两阶段的衰退密切相关. 总的来说, 吉维特期末-法门期初, 华南海相菌藻类相对丰度变化和珊瑚-层孔虫礁的演化存在此消彼长的关系.

针对上面的现象, 目前的研究主要集中在F-F之交, 并有两种截然不同观点: 第一种观点认为, 华南晚泥盆世 F-F 之交菌藻类繁盛引发的一系列累积性环境效应[5], 其对后生动物不利[9,10], 是F-F之交以珊瑚-层孔虫礁生态系为代表的浅海底栖生物的大灭绝重要因素[5,9,10], 可与现代海洋赤潮现象导致生物大量死亡的现象对比[5]; 第二种观点, 造礁层孔虫和珊瑚等后生动物灭绝, 让出生态空间, 是晚泥盆世菌藻微生物增加的主要因素, 如菌藻类微生物礁-丘的广泛出现[8], 相似的观点, 在 P-T 生物大灭绝事件中已经有过报道[6]. 令人困惑的是, 两种观点理论上都是可行的, 而已报道的研究成果无法真正确定哪种观点是正确的,说明了地质事件反演过程中的多解性和复杂性.

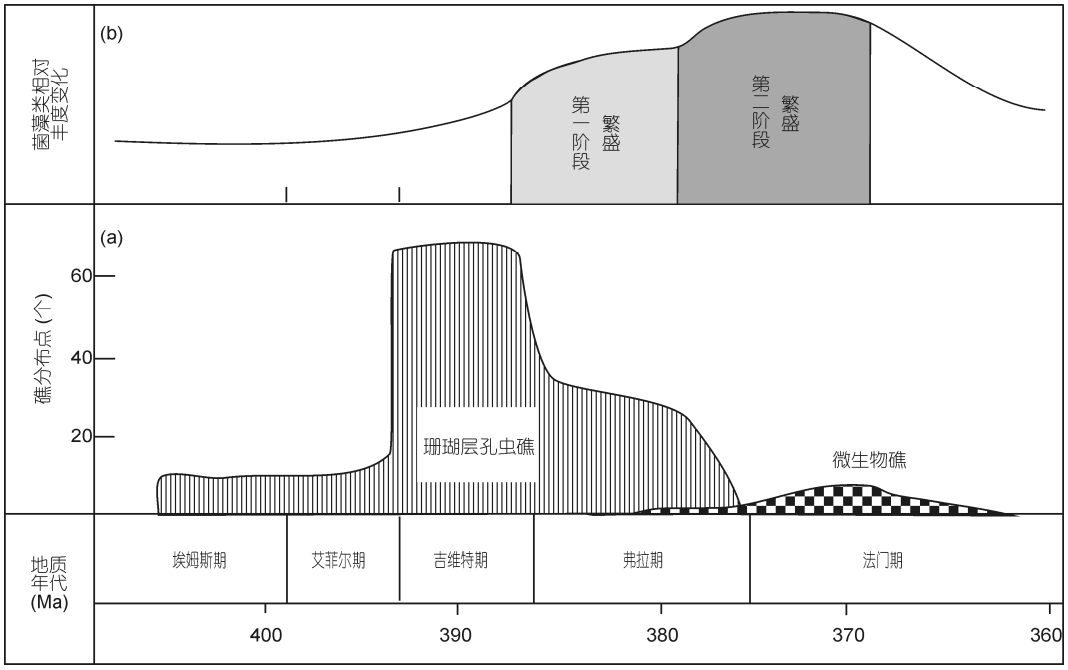

图 6 华南泥盆纪生物礁(a)和菌藻类(b)相对丰度变化趋势对比图

(a) 依据表 2[12], (b) 依据表 1

通过对造礁珊瑚-层孔虫与菌藻类微生物之间直接相互作用的研究, 本文材料更支持第一种观点, 有 4 方面的证据.

(1) 在中泥盆世造礁珊瑚-层孔虫中发现不少的菌藻类微生物及其遗迹(图 2(a)~(g), 3(e)~(h), 4(a)~(d)), 表明在菌藻类丰度相对较低、适合珊瑚-层孔虫礁生长和繁盛的时期, 层孔虫和珊瑚等后生动物就受到了菌藻类的侵入, 即菌藻类对层孔虫和珊瑚等抑制作用是“无时不在”的, 并不仅仅局限在晚泥盆世.

(2) 华南晚泥盆世弗拉期菌藻类的丰度明显增加并繁盛(图 6(b)), 而弗拉期珊瑚和层孔虫并未灭绝, 表明“繁盛的菌藻类”与“灭绝前的珊瑚-层孔虫”存在共存期和相互作用期, 因此二者在时间上不存在明显的“继承”关系, 即不存在后生动物给菌藻类让出生态空间. 值得注意的是, 华南泥盆纪珊瑚-层孔虫礁在 F-F 大灭绝之前, 在吉维特期-弗拉期(G-F)之交华南珊瑚-层孔虫礁发生了一次大规模衰退(图 6(a)), 这次事件的原因并没有引起足够的重视, 本文的研究表明, 弗拉期菌藻类的首次繁盛而对造礁珊瑚-层孔虫的侵入和抑制作用的增强, 是 G-F 之交华南珊瑚-层孔礁衰退的重要原因之一.

(3) 中-晚泥盆世陆地上粗大根系的植被广泛发育[34], 导致陆地生物-化学风化急剧增加, 进一步导致近岸海域海水营养水平激增[35], 成为菌藻类繁盛的乐土, 而更喜欢贫营养环境的珊瑚和层孔虫等后生动物开始衰退, 如华南泥盆纪台地内部珊瑚-层孔虫礁在吉维特末期-弗拉初期发生大衰退(表 2). 不可否认, 菌藻类的繁盛必将导致其侵入层孔虫等后生动物骨骼中强度和频率增加, 对后生动物的不利影响也会加强; 同时, 珊瑚和层孔虫等后生动物的衰退和不利的生存环境, 也会导致自身“反抗”菌藻类 “侵入”的能力降低(或“免疫力”降低). 因此, 珊瑚和层孔虫与菌藻类微生物之间的平衡(图 5)被打破, 最终菌藻类繁盛成为晚泥盆世造礁珊瑚-层孔虫等底栖后生动物衰退和大灭绝的直接原因.

晚泥盆世 F-F 生物灭绝的一个重要特点是低纬度浅海底栖生物受到影响很大, 而高纬度生态系、深水生物和陆生动、植物受影响甚小[9,36]. 有趣的是, F-F 灭绝事件受影响最大的浅海区, 与海水营养水平增加、晚泥盆世珊瑚-层孔虫礁衰退(表 2)和菌藻类繁盛的海域相近[9]. 表明菌藻类繁盛和珊瑚-层孔虫礁生态系的衰退和灭绝, 空间上存在一致性. 这也进一步验证了, 晚泥盆世菌藻类侵入造礁珊瑚-层孔虫的强度增强, 导致后者死亡, 是珊瑚-层孔虫礁的衰退和消失的直接推手.

(4) 菌藻类更“喜欢”侵入生长方式和骨骼组织类似于层孔虫和珊瑚的后生动物. “一层一层往上生长”的方式(图 5), 为菌藻类微生物结壳和钻孔提供了时机和空间; 同时, 珊瑚和层孔虫骨骼内多“虫室”(软体组织所在位置), 且软体组织一般仅出现在顶层“虫室”中, 为入侵掠食的菌藻类提供了“方便”. 现代造礁珊瑚生长方式和骨骼组织(多虫室)与泥盆纪造礁珊瑚-层孔虫相似, 而现代造礁珊瑚受到菌藻类微生物的侵入并导致“患病”和死亡现象也被广泛报道[37,38].

在中泥盆世吉维特期珊瑚-层孔虫礁发育达到顶峰之后, 随着晚泥盆世海水条件的逐渐恶化和菌藻类的两阶段繁盛(图 6(a)), 富集大量珊瑚-层孔虫的生物礁成为菌藻类微生物最先富集和入侵的伊甸园, 因此晚泥盆世珊瑚-层孔虫礁受菌藻类两阶段繁盛的影响是最直接而显著的. 而分别与之对应的地质现象是, 华南吉维特期末-弗拉期早期, 珊瑚-层孔虫礁发生一次大衰退(图 6(a)); F-F 之后, 菌藻类微生物“战胜”珊瑚-层孔虫成为华南泥盆纪唯一的造礁生物[8,12]. 值得注意的是, 晚泥盆世生物礁的这种变化特征, 具有全球可对比性[39]. 因此, 晚泥盆世菌藻类微生物繁盛对礁相珊瑚和层孔虫生长的直接抑制作用是不可忽视的, 是珊瑚-层孔虫礁生态系消失的“生物杀手”.

综上所述, 晚泥盆世菌藻类繁盛对 F-F 之交珊瑚和层孔虫等后生动物大灭绝存在两方面的贡献: 带来环境累积效应, 如赤潮[5], 导致珊瑚和层孔虫等后生动物无法适应而死亡; 菌藻类“侵入”珊瑚和层孔虫等后生动物行为和抑制作用增强, 二者之间平衡被打破, 导致后者无法正常生长而死亡. 菌藻类两方面的共同作用, 是晚泥盆世珊瑚-层孔虫礁生态系衰退和消失的重要原因; 而菌藻类“大举入侵”造礁珊瑚-层孔虫使其成为珊瑚-层孔虫礁生态系完全消失的“生物杀手”.

值得注意的是, 现代珊瑚礁“患病”现象在全球低纬度海域被广泛发现和研究[37,38,40,41], 造礁珊瑚致病的原因包括非生物因素(主要是温度升高等)和生物因素(掠食、藻类结壳和病菌感染等)[40~42]. 大量研究成果[43~46]表明, 全球升温是现代珊瑚礁患病-衰退的主要因素. 温度升高会导致造礁珊瑚抵抗力或免

疫力下降的同时提高致病菌对寄主珊瑚的“侵入”和“感染”能力[43], 表明温度可能是间接的环境诱发因素, 而造礁珊瑚患病的直接原因是致病菌的“侵入”和“感染”强度加强. 另外, 生物因素方面, 细菌、病毒和真菌等微生物侵入造礁珊瑚导致患病的现象十分普遍[30,31,37,38,40,46]. 因此, 细菌、病毒和真菌等微生物的“大举入侵”是导致现代珊瑚礁患病-衰退的一个直接而重要的因素.

以古启今, 泥盆纪珊瑚-层孔虫礁的兴衰和灭绝为现代珊瑚礁的现在和未来进行了一次从发生、发展到完全消亡的完整“实验”, 加强对泥盆纪珊瑚-层孔虫礁生物与环境相互作用的研究, 对现代珊瑚礁的现在和未来走势的预测具有极其重要的作用.

从本文的研究可以得到4点启示: 有害菌藻等微生物(寄生)的繁盛和入侵是导致造礁珊瑚(寄主)衰退-灭绝的直接生物杀手; 气候变暖和海水富营养化等环境恶化是有害菌藻等微生物繁盛和入侵的直接推手; 延缓气候变暖和保护生态环境是使现代珊瑚礁可持续繁衍的唯一选择; 生物礁的兴衰与环境的优劣成正相关关系, 气候-环境-生物礁演变均是可以修复和逆转的, 现代珊瑚礁的命运在很大程度上掌握在我们人类的手上. 因此, 当前不少人预测不久的将来(多在数百年内)地球上的生物礁将消失是前瞻性的和善意的科学警示, 不是必然的结局.

致谢 本研究的野外工作得到了魏凡、张立军和杨雪英博士的支持, 王志宏、赵龙、王仔章和刘函同学在室内制作薄片工作中给予了大力协助, 李波博士在薄片照相过程中提供帮助, 审稿人提出宝贵意见, 在此一并致谢.

参考文献

1 Riding R, Liang L. Geobiology of microbial carbonates: Metazoan and seawater saturation state influences on secular trends during the Phanerozoic. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 2005, 219: 101–115
2 Riding R. Microbial carbonate abundance compared with fluctuations in metazoan diversity over geological time. Sediment Geol, 2006, 185: 229–238
3 Elias R J, Lee D J. Microborings and growth in Late Ordovician Halysitids and other corals. J Paleontol 1993, 67: 922–934
4 Adachi N, Ezaki Y, Pickett J W. Marked accumulation patterns characteristic of Lower Devonian stromatoporoid bindstone: Palaeoecological interactions between skeletal organisms and microbes. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 2006, 231: 331–346
5 Gong Y M, Li B H, Si Y L, et al. Late Devonian red tide and mass extinction. Chin Sci Bull, 2002, 47: 1138–1144
6 Xie S C, Pancost R D, Yin H F, et al. Two episodes of microbial change coupled with Permo/Triassic faunal mass extinction. Nature, 2005, 434: 494–497
7 Wood R. Novel palaeoecology of a postextinction reef: Famennian (Late Devonian) of the Canning Basin, northwestern Australia. Geology, 2000, 28: 987–990
8 Shen J W, Webb G E, Jell J S. Platform margins, reef facies, and microbial carbonates: A comparison of Devonian reef complexes in the Canning Basin, Western Australia, and the Guilin region, South China. Earth-Sci Rev, 2008, 88: 33–59
9 龚一鸣, 徐冉, 汤中道, 等. 晚泥盆世 F-F 之交菌藻微生物繁荣与集群绝灭的关系: 来自碳同位素和分子化石的启示. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2005, 35: 140–148
10 徐冉, 龚一鸣, 汤中道. 菌藻类繁盛: 晚泥盆世大灭绝的疑凶? 地球科学——中国地质大学学报, 2006, 31: 787–797
11 Copper P, Scotese C R. Megareefs in Middle Devonian supergreenhouse climates. In: Chan M A, Archer A W, eds. Extreme Depositional Environments: Mega End Members in Geologic Time. Geol Soc Ame Spec Pap, 2003, 370: 209–229
12 吴义布, 龚一鸣, 张立军, 等. 华南泥盆纪生物礁演化及其控制因素. 古地理学报, 2010, 12: 253–267
13 鲜思远, 陈继荣, 万正权. 四川龙门山甘溪泥盆纪生态地层、层序地层与海平面变化. 岩相古地理, 1995, 15: 1–47
14 蒋武, 胡祖修, 郑家凤. 中国四川龙门山地区泥盆系牙形石. 微体古生物学报, 1996, 13: 195–204
15 刘文均, 郑荣才, 李祥辉, 等. 龙门山泥盆纪沉积盆地的古地理和古构造重建. 地质学报, 1999,73: 109–119
16 王约, 沈建伟, 周志澄. 黔南独山下、中泥盆统遗迹相与层序地层学研究. 微体古生物学报, 1997, 14: 203–213
17 王约, 王训练, 史晓颖. 贵州独山地区晚泥盆世F-F生物灭绝后的先驱生物及其在生态系统重建过程中的意义. 中国科学D辑: 地球科学, 2006, 36: 305–315
18 Wood A. “Sphaerocodium”, a misinterpreted fossil from the Wenlock Limestone. Proc Geol Assoc, 1948, 59: 9–22
19 Riding R. Calcified cyanobacteria. In: Riding R, ed. Calcareous Algae and Stromatolites. Berlin: Springer-Verlag, 1991. 55–87
20 Riding R. Calcified *Plectonema* (blue-green algae), a recent example of *Girvanella* from Aldabra Atoll. Palaeontology, 1977, 20: 33–46

21 Leighton L R. New example of Devonian predatory boreholes and the influence of brachiopod spines on predator success. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 2001, 165: 53–69

22 Adachi N, Ezaki Y, Pickett J W. Interrelations between framework-building and encrusting skeletal organisms and microbes: More-refined growth history of Lower Devonian bindstones. Sedimentology, 2007, 54: 89–105

23 徐雁前, 张同伟. 沉积物中有机氮的研究. 天然气地球科学, 1996, 7: 34–41

24 张哲, 杜远生, 龚一鸣, 等. 广西黎塘孤立台地吉维特阶-法门阶碳酸盐台地生态系到菌藻生态系的演变及其意义. 地球科学——中国地质大学学报, 2007, 32: 811–818

25 殷德伟, 张月娥, 黄和平. 桂林地区上泥盆统藻礁. 中国区域地质, 1990, 4: 334–339

26 沈建伟, 毛家仁. 桂林中、晚泥盆世微生物碳酸盐沉积、礁和丘及层序地层、古环境和古气候的意义. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2005, 35: 627–637

27 Feng Q, Gong Y M, Riding R. Mid-Late Devonian calcified marine algae and cyanobacteria, South China. J Paleontol, 2010, 84: 569–587

28 范嘉松. 中国生物礁与油气. 北京: 海洋出版社, 1996. 88–116

29 Stearn C W, Pickett J W. The stromatoporoid animal revisited: Building the skeleton. Lethaia, 1994, 27: 1–10

30 Kendrick B, Risk M J, Michaelides J, et al. Amphibious microborers: Bio-eroding fungi isolated from live corals. B Mar Sci, 1982, 32: 862–867

31 Priess K, Le Campion-Alsumard T, Golubic S, et al. Fungi in corals: Black bands and density-banding of *Porites lutea* and *P. lobata* skeleton. Mar Biol, 2000, 136: 19–27

32 Golubic S, Radtke G, Le Campion-Alsumard T. Endolithic fungi in marine ecosystems. Trends Microbiol, 2005, 13: 229–235

33 Scoffin T P. The controls on growth form of intertidal massive corals, Phuket, South Thailand. Palaios, 1997, 12: 237–248

34 AlgeoT J, Scheckler S E. Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: Links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events. Phil Trans R Soc Lond B, 1998, 353: 113–130

35 Martin R. Secular increase in nutrient level through the Phanerozoic: Implications for the productivity, biomass, and diversity of the marine biosphere. Palaios, 1996, 11: 209–219

36 Mcghee G R. The Late Devonian Mass Extinction: The Frasnian-Famennian crisis. New York: Columbia University Press, 1996. 1–327

37 Raghukumar C, Raghukumar S. Fungal invasion of massive corals. Mar Ecol, 1991, 12: 251–260

38 Winkler R, Antonius A, Renegar D A. The skeleton eroding band disease on coral reefs of Aqaba, Red Sea. Mar Ecol, 2004, 25: 129–144

39 Copper P. Reef development at the Frasnian/Famennian mass extinction boundary. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 2002, 181: 27–65

40 Loya Y, Sakai K, Yamazato K, et al. Coral bleaching: The winners and losers. Ecol Lett, 2001, 4: 122–131

41 Green E P, Bruckner. The significance of coral disease epizootiology for coral reef conservation. Biol Conserv, 2000, 96: 347–361

42 Hughes T , Baird A H, Bellwood D R, et al. Climate change, human impacts and the resilience of coral reefs. Science, 2003, 301: 929

43 Celliers L, Schleyer M H. Coral bleaching on high-latitude marginal reefs at Sodwana Bay, South Africa. Mar Pollut Bull, 2002, 44: 1380–1387

44 Douglas A E. Coral bleaching—How and why? Mar Pollut Bull, 2003, 46: 385–392

45 Crabbe M, James C. Climate change, global warming and coral reefs: Modelling the effects of temperature. Comput Biol Chem, 2008, 32: 311–314

46 Harvell D, Jordán-Dahlgren E, Merkel S, et al. Coral disease, environmental drivers, and the balance between coral and microbial associates. Oceanography, 2007, 20: 172–195