

# 埋藏反馈及其对生物礁发育的作用

张廷山 方少仙 侯方浩 罗 强

(西南石油学院, 南充)

**摘要** 底栖生物与基底之间的关系十分密切, 基底的性质直接影响生物的生活特性及分布。死亡生物的硬体骨骼大量堆积, 将改变底栖生物生态环境的基底性质, 产生埋藏反馈作用, 从而使底栖生物群落发生演替。生物礁的初期发育阶段直接受到埋藏反馈的影响。本文结合国内外有关资料, 系统论述了埋藏反馈及其对生物礁发育的影响。

**关键词** 生物礁 埋藏反馈 底栖生物

**第一作者简介** 张廷山 男 27岁 讲师 沉积学

埋藏反馈作用 (Taphonomic Feedback) 是近年来美国学者提出的古生态学新理论之一。它较好地解释了地史时期活的生物与生物死亡后的硬体间的相互关系, 以及生物礁初期发育阶段的基底控制因素。埋藏反馈理论提出后, 受到古生态学家、沉积学家的高度重视, 引起极大的反响。本文首先介绍埋藏反馈作用理论, 然后论述埋藏反馈作用对生物礁发育的控制。

## 一、埋藏反馈作用

Kidwell (1983) 提出: 埋藏反馈机制包括活着的生物与底栖生物生态环境内留下的死亡生物硬体间的所有相互作用。生物死亡后, 沉积在沉积物表面或近表面的硬体骨骼, 对未死亡的底栖生物必然要产生积极和消极的影响。甚至, 具外骨骼或介壳的动物, 在未死亡之前, 其硬体部分也会对其它生物的生活具有埋藏反馈效应。

底栖生物群落、成员的时空变化, 主要是由于群落内的生物间, 群落内生物与群落外生物间的相互作用, 从而产生自发演替。同时, 环境因素, 特别是底质特征也扮演着重要的角色。其中在底栖生物群落生态环境中活着的生物组分与生物死亡后留下的硬体部分之间的相互作用极为重要。Kidwell 和 Jablonski (1983) 认为, 这种作用的结果不论对活着的生物成员产生的影响如何, 都可以称之为埋藏反馈作用。“埋藏”一词强调死亡硬体部分的堆积、沉积过程; 而“反馈”则不仅强调在底栖生物群落中, 生物死亡后的硬体部分作为沉积物中生屑组分的来源, 而且生物死亡后其硬体部分又反过来对底栖生物群落起作用, 控制底栖生物群落的分布、发育。埋藏反馈作用能使底栖生物群落发生自发 (Autogenic) 或异发 (Allogenic) 的演替。因为生物碎屑在水下的堆积或是经过生物过程 (如集群死亡, 生物聚生行为); 或是经过物理过程 (如风暴, 波浪, 洋流, 浊流等对死亡生物硬体的搬运) 来实

现的(图1)。生物死亡后,其硬体碎屑大量沉积在沉积物表面或近表面,能改变底栖生物群落生态环境(底质)的物理条件,对底栖生物群落的分布,发育及演替产生极大的影响。并且,根据底质的变化情况,能推断底栖生物群落的演替方向,因而具有十分重要的生态学意义。

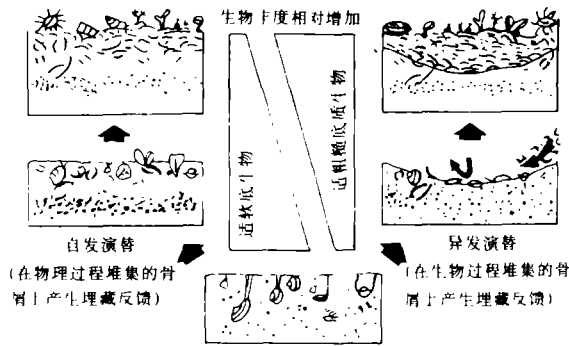


图1 埋藏反馈作用 (据 Kidwell,1986)

Fig. 1 Taphonomic Feedback processes (after Kidwell, 1986)

表1 埋藏反馈作用实例, (据 Kidwell, 1986.简化)

Table 1. Examples of Taphonomic Feedback processes. (after Kidwell, 1986, simplified)

死亡生物硬体上的结壳及钻孔生物			
结壳及钻孔生物	基 层	时 代	参 考 文 献
钻孔海绵	骨 屑	现 代	Young 和 Nelson 1985
藻?	箭 石 鞘	白 垩 纪	Radwanski 1972
鞘壳贝、苔藓虫	苔 藓 虫	侏 罗 纪	Walter 和 Almeras 1977
珊 瑚	骨 屑	泥 盆 纪	Baird 和 Brett 1983
藻类、真菌、海绵	三叶虫屑	奥 陶 纪	Podhalanska 1984
作为其它动物居住地的介壳			
居 住 者	住 地 类 型	参 考 文 献	
虎 鱼	介 壳	Breder 1950	
端 足 类	介 壳	Carter 1982	
八 腕 目	腹 足 类 壳	Mather 1982	
寄 居 蟹	腹 足 类 壳	Mclean 1983	

沉积在沉积物表面或近表面的死亡生物硬体,主要以下面两种方式影响底栖生物群落,实现埋藏反馈作用。

(1) 早期生活的生物属种死亡之后, 其硬体组分沉积下来, 为后来的底栖固着生物属种提供了稳固的基层。同时, 也为适合生活于粗粒沉积物之上的生物提供了理想的生活场所。这一过程, 是古代及现代底栖生物群落发生演替的主要营力之一 (Kidwell, 1986)。当死亡生物的硬体沉积不多, 呈分散状分布于松软沉积物表面或近表面时, 生物硬体就不能改变底质的物理条件。但是, 单个的死亡生物硬体, 如腕足类, 腹足类, 双壳类等的壳体, 能为固着的底栖生物, 钻孔生物, 提供一坚硬、稳固的“岛屿”, 便于它们生存, 也为某些寄居生物, 如寄居蟹等提供居所 (表 1)。因此, 当大量死亡生物的硬体覆盖在沉积物之上时, 使底质环境的物理因素发生变化, 不仅为适应粗粒、稳固底质环境的生物准备了稳定的底质环境, 也为底栖固着生物的生长提供了坚硬的基层。

(2) 由于生物死亡后, 其硬体被大量沉积在水下松软沉积物表面或近表面, 对内生动物, 如某些腹足类, 蠕虫等的生活、发育产生阻碍作用。因为大量生物硬体物质的存在, 改变了沉积物的结构, 破坏了内生动物的生存空间。

埋藏反馈现象早已被生态学者所注意。但是, 直到 Kidwell (1983) 将其理论化之前, 从未被深入研究及系统总结。许多在介屑滩上的底栖生物群落的发育, 以前都未被认识为埋藏反馈作用。虽然海洋生态学者对附生在活的寄主上的表栖生物非常重视, 但是, 沉积在松软沉积物表面的死亡生物硬体同样也起着坚固的基层的作用。Driscoll 和 Brandon (1973) 发现, 在马萨诸塞州 Buzzards 湾内, 随着底栖具介壳生物的增加, 表栖附着生物的相对丰度及分异度也增加; Eggleston (1972) 在生活有大量苔藓虫的爱尔兰海中发现了相似的关系。1982 年, Dauer 等人用实验证明了生物的埋藏反馈关系。他们将大量牡蛎壳倒入 Lower Chesapeake 湾中的软底底栖生物群落生态环境中后, 发现表栖固着生物种类增多, 逐步取代原来生活于软底生态环境中的底栖群落。生物死亡后, 其硬体因各种原因富集, 改变底质物理条件, 从而导致底栖固着生物发育的实例还很多。如: 南新西兰陆棚介壳滩上, 在  $0.5\text{m}^2$  的范围内, 发育了一系列高 15cm 的小型苔藓虫 (*Cinctopora elegans*) 丘头, 并且, 至少有 26 个穴居、钻孔和粘结生物种在此生活, 而粘结生物起了扩大及巩固生物丘的作用 (Willan, 1981)。在浅水松软基底上的小型碳酸盐岩建隆也常常具有相同的形成方式。Sheppard (1981) 发现, 在 Chugos Archipelago, 自由生活的石芝珊瑚死亡后, 其硬体在松软的泻湖沉积物上沉积, 为许多底栖固着生物属种提供了固着基底。上述过程, 以及从礁斜坡上滚下来的生物碎屑, 礁角砾等, 能起到改变礁后泻湖底质物理环境的功能, 为礁体向礁后泻湖方向延展铺垫了基底。同样, 深水珊瑚建隆的发育, 也受到埋藏反馈作用的影响。早期珊瑚群生长在生屑及生物捕集沉积物上, 同时, 这些早期固着生长的珊瑚群自己死亡后, 其碎屑沉积下来, 又起到扩大固着基底的作用, 使更多的固着生物在此生长, 建隆构造更加稳定 (图 2)。因此, 一般来说, 建隆构造愈大, 由建隆本身产生的生屑沉积也愈多, 而反馈作用又促进了建隆的发育。Walker 和 Parker (1976) 描述了埋藏反馈在古代生物群落中起作用的例子。他们发现田纳西州奥陶系地层中, 在大量生活于松软泥质海底的扭月贝类之上, 固着有大量结壳及枝状苔藓虫和其它一些固着生物。同时, 固着的生物死亡后, 其硬体成分又参与反馈作用。在漫长的地质历史中, 埋藏反馈作用的实例多不胜数。埋藏反馈一直是控制底栖生物群落发育、分布、演替的重要因素之一。同时, 埋藏反馈现象也是恢复古代沉积环境, 重建古地理的重要根据之一。

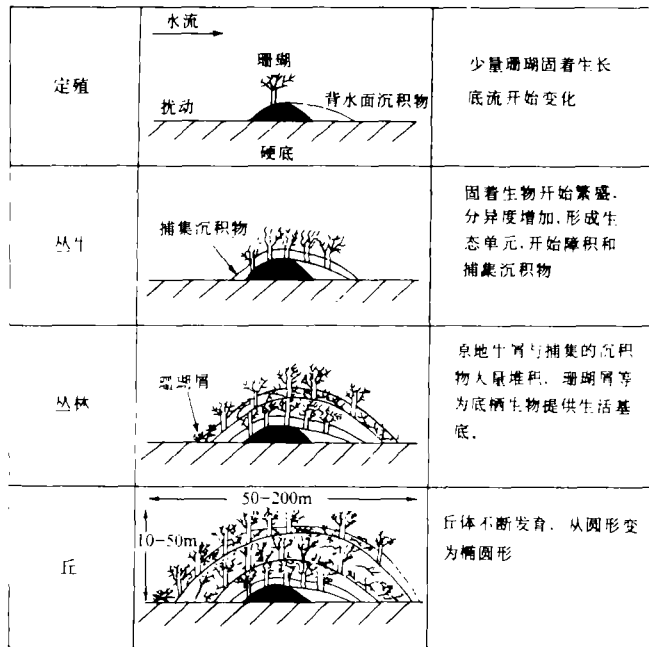


图 2 深水珊瑚丘受埋藏反馈作用示意图 (据 Mullins 等 1981, 修改)

Fig. 2 Taphonomic Feedback processes control the development of the deep-water coral mound.

(after Mullins *et al.*, 1981, Modified)

## 二、埋藏反馈对生物礁初期发育阶段的作用

众所周知，生物礁的生长、发育严格地受海水温度、深度、透明度、盐度以及海水所接受的光照强度、水体波浪强度、沉积物沉积速度和水体所含有有机养分多少等因素的控制。同时，生物礁赖以固着的基底也是控制其分布、发育不可忽视的因素之一。生物礁的发育在满足上述所有物理化学条件之后，还必须具备有利于其固着生活的稳固底质条件：或者是由死亡或休眠的海底火山，沉积物水下胶结等所形成的岩石硬底；或者由结壳生物在生屑滩上结壳作用形成的生物硬底。

许多古生代及一些中生代化石生物礁是生长、发育在主要由棘皮动物碎屑（主要是海百合碎屑）组成的碳酸盐岩砂砾基底上的（表 2 及表 3）。生物礁的先驱群落分子中起结壳作用的属种，如结壳苔藓虫、结壳层孔虫、结壳钙藻、海绵、某些珊瑚、粘结兰绿藻（绵层类 *Spongistroma*）及结壳有孔虫等首先占领适合其生活的，广布大量生物碎屑的海底。其结壳作用改造了海底的底质物理环境，形成了生物硬底，为生物礁的生长发育提供了稳固的基底。这一过程相当于 James (1983) 所划分的生物礁四个发育阶段的奠基期（稳定期）。

但是，长期以来，古生物学家及沉积学家对生物碎屑在海底某处大量堆积，从而改变基底环境物理因素的意义认识不足，对化石生物礁先驱群落与固着底质之间的相互关系未充分注意，对化石生物礁怎样在生物碎屑滩基底上生长、发育讨论很少，忽视了这一典型的埋藏反馈现象。

就底栖生物群落而论, 底质的特征是控制群落演替、发育及分布的重要环境物理因素之一。根据埋藏反馈观点, 当大量死亡生物硬体堆积在海底沉积物上时, 必然导致海底底质结构、成分等特征的改变, 为表栖固着食悬浮物质(滤食)的生物群, 如生物礁群落的早期发育及后期的扩展起着积极的作用。当大量死亡生物硬体(如海百合茎及各类介屑)因风暴、波浪的作用、水流的搬运并沉积为生物碎屑滩后, 或者是由于风暴对海底的扰动, 使生活于

表 2 我国部分生物礁与基底类型

Table 2. The relationship between substrata and some reefs and bioherms in China.

时代	基底特征	礁类型	地理位置	参考文献
E <sub>1</sub>	藻砂屑滩	堤状藻礁	湘西渔塘	郑荣才等, 1988
S <sub>1</sub> -S <sub>2</sub>	生屑滩及潮坪沉积	点礁	四川广元上寺	笔者野外考察
D <sub>2</sub>	生屑滩	层孔虫礁	广西六景	方积义, 1985
D <sub>2</sub>	介屑滩	近岸礁	贵州都匀	陈洪德*, 1988
C <sub>1</sub>	苔藓虫海百合泥丘, 藻屑滩	台内点礁	广西田林浪平	方少仙等, 1985
P <sub>2</sub>	生屑滩	海绵礁	陕西镇安	黄恒铨等, 1987
P <sub>2</sub>	同上	水媳海绵礁	四川北碚老龙洞	强子同等, 1987
T <sub>2</sub>	砂屑, 生屑滩	藻礁	贵州青岩	笔者野外观察
T <sub>3</sub>	鲎滩, 骨屑滩	点礁群	四川绵竹	吴熙纯, 1987

\* 陈洪德博士论文, 成都地质学院, 1988.6

表 3 国外部分生物礁、丘与基底类型 (据 Kidwell 等 1982, 简化)

Table 3 The relationship between substrata and some reefs and bioherms from abroad.

时代	基底特征	礁类型	参考文献
O <sub>2</sub>	富含柄棘皮动物屑的生屑滩	珊瑚—层孔虫礁	Harland 1981
S <sub>2</sub>	海百合砾屑滩	层孔虫—横板珊瑚丘	Riding 1981
D <sub>1</sub>	棘屑滩	珊瑚—层孔虫建隆	Isaacson 等 1981
P <sub>2</sub>	生屑滩	苔藓虫礁	Smith 1981
T <sub>3</sub>	生屑滩	石珊瑚礁	Stanley 1979, Piller 1981
K <sub>2</sub>	生屑滩	厚壳蛤建隆	Kauffman 1974
E <sub>3</sub>	珊瑚	石珊瑚礁	Frost 1977, 1981
Q	同上	同上	Crame 1980, 1981

海底松软沉积物中的内生生物(如某些双壳类, 腹足类, 腕足类等)大量死亡, 当风暴减弱后, 悬浮或滞流的介壳就大量覆盖在松软沉积物表面, 对固着生物来说就形成了极为理想的底质环境。在各种环境因素都适合的条件下, 由于埋藏反馈作用, 生物礁的先驱群落分子会迅速占领此环境, 并大量繁殖, 很快形成生物硬底, 为生物礁的发育打下基础, 完成 James

提出的生物礁奠基阶段。绝大多数古生代化石生物礁都受到埋藏反馈的作用,如我国南方古生代时,特别是在泥盆纪与二叠纪,众多的生物礁的发育过程,都是典型的埋藏反馈现象(表2)。如周怀玲等(1985)描述的广西环江泥盆纪生物礁礁基亚相特征为堆积于海底隆起上的生物滩和砂滩。据董兆雄(1987)资料,华南泥盆纪生物礁的生长基底主要有生物(灰泥)丘、生(砂)屑滩、砂质浅滩,其中以生物(灰泥)丘最为常见,生(砂)屑滩次之。后者如南丹大厂礁,这一类主要见于孤立碳酸盐台地间海槽内的丘状礁或某些台地边缘礁。砂质浅滩则主要见于雪峰丘陵西南缘之独山布寨及广西北流大风门的北流组贵塘阶上部的礁体。广西南丹六寨地区中泥盆世东岗岭晚期层孔虫生物礁及贵州都匀中泥盆世东岗岭期近岸迭层石点礁基底也是滩相沉积。前者由砂屑、生物屑灰岩,瘤状层孔虫泥质灰岩和珊瑚灰岩组成,而后者为介屑滩(陈洪德,1988)。二迭纪生物礁,如南盘江地区分布广泛的礁体,以及四川大量的海绵点礁的发育初期阶段都具有埋藏反馈现象。我国许多寒武纪、志留纪、石炭纪及三迭纪的生物礁,成礁时受到的埋藏反馈作用也十分明显(表2)。如湘西渔塘早寒武统状藻礁的发育,就为埋藏反馈所作用。据郑荣才等(1988)研究,此礁的发育可分为三个造礁旋回,每个旋回都包括四个阶段。其阶段I及阶段IV都是在浅滩的基础上发育表附藻点礁,使活动底质被固定成稳定的礁基(即生物硬底)。笔者于88年10月考察了四川广元上寺的早志留世及中志留世早期珊瑚及层孔虫礁。发现埋藏反馈作用对该礁的作用十分典型。该礁厚约150多米,据初步观察,礁体经历了两个发育旋回。第一发育期的生物礁先驱生物,如板状层孔虫,半球状蜂巢珊瑚等,首先在棘屑滩上发育,使礁体不断壮大。但由于海水变浅,抑制了礁的继续发育,而在本发育期顶部沉积了厚层的潮坪沉积(厚约40m)。当海平面再次升高时,第二发育期的生物礁先驱生物如皮壳状蓝藻,层孔虫等就在半固结状的潮坪碳酸盐岩沉积物之上生长,在此基础上发育成礁。因此,本礁体两个发育期的早期分别受到生物硬底及岩石硬底的埋藏反馈作用的同时,距此礁以北二十几千米的中子附近发育的早志留世生物丘也受到埋藏反馈的作用。又据笔者研究,广西田林浪平甘洞子石炭纪大塘期的苔藓虫-珊瑚格架礁的四个旋回(方少仙等,1985)都是在生物硬底上发育起来的。在现代生物礁中,也同样可见埋藏反馈作用现象,Bosence(1984)记述了加勒比海圣·克罗依克斯的两个以生物碎屑滩为生长基底的珊瑚藻礁实例,他发现,礁的先驱群落分子首先占领生物碎屑滩,在生长的同时,先驱群落中死亡分子的硬体也作为后期固着生物的固着基底,礁因此而不断扩大。

综上所述,我们可以看到埋藏反馈作用在物生礁发育过程中的生态效果及意义。生物礁群落自发及异发的演替,很大程度上是埋藏反馈的结果。

感谢:承我院杨济林同志绘图,特表谢意!

收稿日期:1988年12月25日

### 参 考 文 献

- (1) 方少仙、侯方浩,1985,西南石油学院学报,4期,1—15页。
- (2) 方积义,1985,中国岩溶,4期,35—365页。
- (3) 杨万容,1987,石油与天然气地质,8卷,4期,424—428页。
- (4) 周怀玲等,1985,广西环江泥盆纪生物礁《岩相古地理文集》,地质出版社。

- (5) 董兆雄, 1987, 西南石油学院学报, 9卷, 4期, 1—14页。
- (6) Kidwell S.M. and Jablonski D., 1983, Taphonomic Feedback: Ecological consequences of shell accumulation. In Michael J. S. Tevesz. Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities. Plenum Press. NY and London.
- (7) Kidwell S.M. and Jablonski D., 1986, Taphonomic Feedback in Miocene Assemblages: Testing the Role of Dead Hardparts in Benthic Communities. *Palaios*, V.1, p.239—255.

## Taphonomic Feedback and its Influences on the Reefs' Development

Zhang Tingshan Fang Shaoxian Hou Fanghao Luo Qiang

(SW Petroleum Institute, Nanchong, Sichuan)

### Abstract

The accumulation of organisms' dead hardparts can directly influence the structure and dynamic of nature of the sea floor. Biotic changes driven by such lives and dead interactions of living and dead have recently been termed Taphonomic Feedback, according to Kidwell (1983). The taphonomic feedback stresses (1) the role of post-mort processes in the availability of hardparts, and (2) that not only does the life assemblage influence the dead assemblage (living Organisms is the source of the dead assemblage), but also the accumulations of the dead assemblage affect the living one (dead hardparts provide the suitable substrata for epibiontic organisms).

After those animals and plants which have hard skeletons died, their soft tissues decay very rapidly, and their skeletons will be disarticulated and fragmented by current, wave, storm and bioturbation. The discarded skeletal materials can change the physical characteristics of benthic habitats through providing 'island' of hard substrata in soft-bottom habitats to some epibionts (e.g. encrusting and boring organisms). With hardpart accumulations in abundance, the sea floor will be transformed into a coarser, firmer and topographically more complex benthic habitat. Many coarse substratum-like, firm substratum-like and hardground-like epibionts, such as encrusting organisms (including animals and plants), can settle down and develop on it. It is one of the important factors that control the development and distribution of reefs and bioherms. Here the paper goes into details on this field, according to the informations got from home and abroad.

Generally, although the development of reefs and bioherms is controlled by the temperature, salinity, depth and turbidity of water, wave activity, nutrient nature, sedimentation rates and so on, the substrata, which controlling the development of reef stabilization, are also very important. It has been overlooked by many authors.

Usually, the pioneer communities of reefs and bioherms develop on the petrological hardgrounds (e.g. many modern reefs settling on the dead and or dormant volcanos in South Pacific), or on the biological hardgrounds which are made by encrusting organisms on the surface of bioclastic banks of some bioherms.

(e.g. many Paleozoic and Mesozoic reefs, some modern reefs) .

The biological hardgrounds as the settling substrata are very common for the reefs and bioherms during geological time in China (See Table) . Because many Paleozoic reefs and bioherms developed on the bioclastic banks mainly concentrated by current and wave activity from dead hardparts on carbonate platform, the pioneer organisms of those reefs and bioherms, such as encrusting bryozoans, encrusting stromatopora, encrusting sponges, some corals, spongiostromas, encrusting foraminiferas and some bivalves, encruste on the bioclastic banks, made biological hardgrounds for other reef-building organisms to colonize. Most often the reefs and bioherms have bioclastic banks as their settling bases, which process shown the taphonomic feedback influence. The authors have investigated one of the early Silurian coral-stromatoporoids reef, which is about 150m thick and located at Guangyuan, northwest of Sichuan, and discovered that the reef shows very strong taphonomic feedback control. The development of this reef can be divided into two periods, the stabilization of the first period is on the biological hardground encrusting by some favosites and stromatoporoids on bioclastic bank, the reef become more and more larger till the end of the stabilization. The second period is on the tidal-flat sediments with firm substratum characteristics, it shows somehow petrological hardground nature. The Bryozoa-coral reefs of early Carboniferous, located in Tianling, Guangxi, also shown very strong taphonomic feedback influence.