



地史时期生物对冰室气候形成的作用

殷鸿福^{1,2}, 喻建新^{1,2}, 罗根明^{1,2}, 宋海军^{1,2}, 徐 珍²

1. 中国地质大学生物地质与环境地质国家重点实验室, 湖北武汉 430074

2. 中国地质大学地球科学学院, 湖北武汉 430074

摘要: 在地质历史时期的碳循环中, 生物的作用很大. 生物产氧光合作用消耗 CO_2 而产生有机质与 O_2 ; 有机质及生物成因碳酸盐岩埋藏又进一步固定 CO_2 并减少 O_2 消耗, 所以生物产氧光合事件与冰期、成(增)氧期应存在因果关系. 论述了 5 次事件, 分别是: 与产氧光合蓝细菌有关的古元古代初期大氧化事件(Early Proterozoic great oxygenation event, GOE)、与真核生物辐射事件有关的新元古代大成氧事件(Neoproterozoic oxidation event, NOE)、与早期陆生植物繁盛事件有关的晚奥陶世增氧和冰期事件、与维管植物繁盛事件有关的石炭纪—二叠纪增氧和冰期事件及与被子植物和浮游微植物繁盛有关的第四纪冰期事件. 结果表明, 5 次成氧事件和冰期与生物事件有因果关系, 主要表现为, 都有冰期和成氧事件共存或相继出现的证据, 反映大气 CO_2 降低和 O_2 增加同时或相继发生, 而这只能由生物的光合作用及其产物的埋藏造成. 这说明生物不仅仅是适应于环境, 它也对环境产生重大影响, 生物与环境的这种相互作用在漫长的地质历史中表现为协同演化. 但是早期生物事件并不立刻产生成氧或冰期等环境效应, 这种效应开始是微量的, 逐渐积累, 达到阈值后才发生质变, 所以在时间上是滞后的. 随着生物多样性和丰度的增加, 这种效应越来越大, 速率越来越快, 滞后性逐渐减弱, 耦合性日渐明显. 生物与地球环境之间的相互作用构成了生物与地球系统的自我调节, 使地球与其他星球不同, 其表层始终保持在生命宜居的环境范围内. 今天人类更要理智地、科学地善待地球, 避免对地球造成重大的负面影响.

关键词: 生物; 成氧事件; 冰期; 深时气候; 协同演化.

中图分类号: P52

文章编号: 1000-2383(2018)11-3809-14

收稿日期: 2018-05-10

Biotic Influence on the Formation of Icehouse Climates in Geologic History

Yin Hongfu^{1,2}, Yu Jianxin^{1,2}, Luo Genming^{1,2}, Song Haijun^{1,2}, Xu Zhen²

1. State Key Laboratory of Biogeology and Environmental Geology, Wuhan 430074, China

2. School of Earth Sciences, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China

Abstract: The impact of organisms on the carbon cycle since Proterozoic should not be underestimated. Oxygenic photosynthesis of organisms produces organic matter and O_2 while consuming CO_2 . Burying of organic matter and biogenic carbonates further sequesters CO_2 and decreases the consumption of O_2 . It is thus reasonable that causal relationship should exist among oxygenic photosynthesis of organisms, icehouse climates and oxygenation events. In this paper, we discuss 5 events, namely, the Early Proterozoic great oxygenation event (GOE) in connection with oxygenic photosynthesis of cyanobacteria, the Neoproterozoic oxidation event (NOE) in connection with radiation of eukaryotes, the Late Ordovician oxygenic-icehouse event in connection with flourish of early land plants, the Carboniferous-Permian oxygenation icehouse event in connection with flourish of vascular plants, and the Quaternary icehouse event in connection with angiosperms and phytoplanktons. In these events, such causality is indicated by coexistences or successive appearances of icehouse climates and oxygenation events, reflecting atmospheric CO_2 decreases and O_2 increases, which are possible only through biogenic photosynthesis and successive burying of its

基金项目: 国家自然科学基金国际(地区)合作与交流项目(No.41661134047).

作者简介: 殷鸿福(1935—), 男, 教授, 博士, 中国科学院院士, 主要从事古生物学与地层学和地球生物学方面的研究. ORCID: 0000-0001-9361-4498. E-mail: hfyin@cug.edu.cn

引用格式: 殷鸿福, 喻建新, 罗根明, 等, 2018. 地史时期生物对冰室气候形成的作用. 地球科学, 43(11): 3809—3822.

products. Causal relationship among oxygenic photosynthesis of organisms, oxygenation and icehouse climate indicates the interaction between organisms and their environments. Organisms do not merely adapt to their environments, they also influence the environments. In the prolonged geologic history, such interaction formed co-evolution between the two. However, biotic oxygenation did not immediately produce oxygenic or icehouse effects in early geologic history. Such effects were minimal at first and accumulated gradually, and became efficient when reaching certain threshold, so usually delayed in time. Following the increase of biotic diversity, abundance and metabolic ability, its impact on environments became stronger, time-delay decreased and coupling increased. Such interaction between organism and environment forms the self-regulation between biosphere and earth system, which explains why, unlike other planets, the Earth's surface has been maintaining a habitable environment. The lesson for mankind is that we should treat the relationship scientifically, so as to avoid negative impact on our mother earth.

Key words: biology; oxygenation event; glacial period; deep-time climate; coevolution.

0 引言

自地球形成以来, 太阳的光照强度增强了 25%~30%, 其增温效应是逐渐上升的 (Gough, 1981). 而地球自形成以来整体上呈现出降温的趋势, 早期地球为熔融岩浆海, 太古宙为 60~80 °C 高温海洋或温暖海洋 (Rosing *et al.*, 2010), 显生宙以来再降到今天的程度. 其中, 由于地壳的形成, 导致地球内热如火山喷发等的减弱起了很大作用, 但也不可忽视生物的影响. 后者对大气中温室气体的减少 (早期是 CH₄ 的减少, 后期是 CO₂ 的减少) 有重要贡献.

撇开早期 CH₄ 减少不谈, 地质历史后期碳循环简图 (图 1) 显示, 它大致可分为两个亚循环: 左边的亚循环与生物过程有关, 基本过程为: CO₂ + H₂O ↔ CH₂O + O₂. ↔ 是双向的: 绿色箭头表示生物光合作用消耗 CO₂ 而产生有机质与 O₂; 有机质及生物成因碳酸盐岩埋藏, 则会导致大气 CO₂ 浓度的降低和 O₂ 浓度的升高; 反过来, 红色箭头表示生物圈呼吸及有机质矿化作用消耗 O₂, 产生 CO₂. 这些循环主

要发生在地球表层或表层与岩石圈之间, 比岩石圈过程速率快、周期短. 右边的亚循环与地质过程有关: CO₂ + CaSiO₃ ↔ CaCO₃ + SiO₂, 主要在岩石圈进行, 往往以百万年为单位, 属于长期碳循环. ↔ 也是双向的: 蓝色箭头表示岩石风化、碳酸盐岩沉积与埋藏 (这些过程也有生物作用) 消耗 CO₂; 反过来, 黑色箭头表示变质作用、火山作用使大气 CO₂ 增加. 两个亚循环合起来的结果是, 一方面微生物与植物光合作用及有机质、碳酸盐岩沉积与埋藏引起大气 O₂ 含量升高及 CO₂ 含量的降低, 另一方面生物圈呼吸及有机质风化、变质作用及火山作用导致大气 CO₂ 浓度的升高及 O₂ 浓度的降低. 地球 40 亿年的历史证明前一作用大于后一作用 (见图 2 的 O₂ 及 CO₂ 变化曲线与其说明), 长期的结果是: 生物使深时大气减 CO₂ 而增 O₂, 并通过形成和埋藏碳酸盐岩及有机质使碳被固定于岩石圈. 另一温室气体 CH₄ 亦有类似 CO₂ 的循环, 上述结果对地球形成以来的减 CO₂ (及 CH₄) 过程起到了重大作用, 使地球逐渐降温到显生宙以来的对生物宜居的程度. 同时生物又产生了足够的 O₂, 为其他太阳系行星所无, 从而支持了地球上的生命系统. 这两方面使地球和生物圈组成了一个自我调节的系统 (Lovelock, 1979).

当然, 这个循环的右半部 (地质过程) 对地球气候的控制和调节也起到了重大作用. 地质过程受控于构造运动, 例如, 超大陆聚合往往造成超大山脉, 后者一方面使大陆硅酸盐岩的风化侵蚀加剧, 导致 CO₂ 下降, 另一方面使大量生源营养元素如 Fe、P 等被运输入海, 造成蓝细菌和藻类的爆发, 从而加强了光合作用和增氧作用. 沉积的加速往往也加强了有机碳的埋藏, 使 CO₂ 被固定而不被氧化. 此两方面均可导致大气增 O₂ 减 CO₂. 除地质过程外, 天文过程也可导致从一年四季到 40 万年周期的气候变化, 米兰柯维奇旋回对气候有重大影响.

地球生物学所倡导的生物与环境协同演化

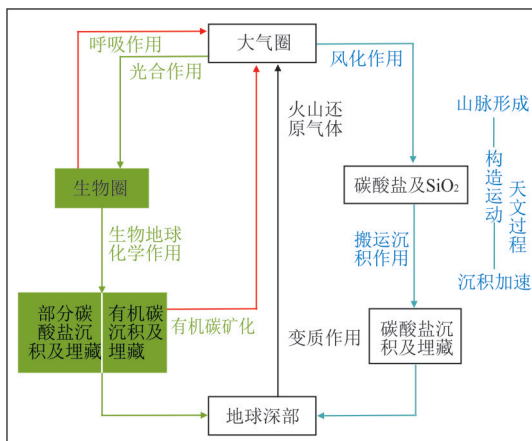


图 1 地质历史时期碳循环简图

Fig.1 Schematic map of carbon cycle in earth history

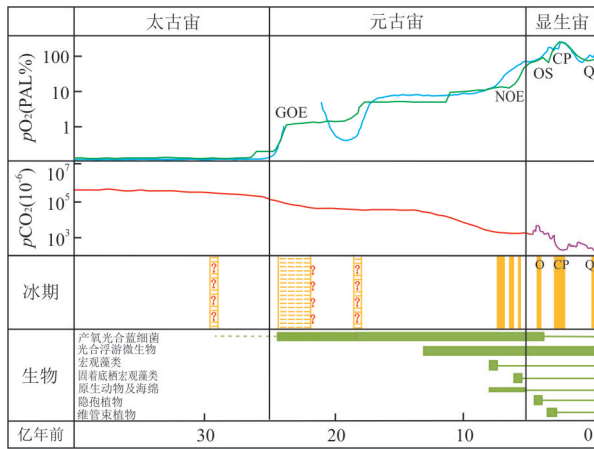


图 2 地史时期大气 O_2 和 CO_2 浓度、冰期与生物演化事件的关系

Fig.2 Relationships among atmospheric pO_2 , pCO_2 , glaciations and biotic evolution events

4 次成氧事件:GOE.大成氧事件(2 450~2 320 Ma);NOE.新元古成氧事件(800~550 Ma);OS.奥陶纪末成氧事件(445~400? Ma);CP.石炭纪一二叠纪成氧事件(340~240 Ma)(Kirschvink *et al.*, 2000; Canfield, 2005; Och and Shields-Zhou, 2012; Lenton *et al.*, 2012; 梅冥相,2016).PAL%.与当代大气水平之比;蓝色线元古宙部分据 Och and Shields-Zhou(2012),转录自 Canfield(2005),显生宙部分据 Berner(2006);绿线据 Campbell and Allen(2008); CO_2 浓度:红色据 Kasting(1987);紫线据 Berner(2006);其纵坐标均转化为对数坐标,故与原图有异;5 次冰期:太古宙及元古宙据 Evans (2003); Kirschvink *et al.*(2000),与 GOE 对应的为 Makganyene/Huronian 冰期,其时代尚不确定,在其前后各有一次有疑问(带?号)的冰期;新元古宙的冰期依次为 Sturtian 冰期(ca. 720~660 Ma),Marinoan 冰期(655~635 Ma),Gaskiers 冰期(580 Ma),时代据 Gradstein *et al.*(2012);显生宙冰期为奥陶纪一志留纪之交(OS),石炭纪一二叠纪(CP)及第四纪(Q),时代据 Veizer *et al.*(2000); Isbell *et al.*(2003); Montanez *et al.*(2007);生物事件:元古宙生物据 Knoll(2014); Maloof *et al.*(2010); Ye *et al.*(2015); Yuan *et al.*(2011);隐胞植物据 Lenton *et al.*(2012, 2014);维管束植物据 Cleal and Thomas(2005); Chaloner(2003).虚线表示不确定

(co-evolution between organism and environment),现已为多数科学工作者所认同.气候是环境的一部分,但关于气候与生物的协同演化,已有的研究主要着重于气候对生物时空演变的制约或控制.对其另一方面,即生物对气候的影响或气候受生物作用的调节,则研究较少.生物圈与大气圈同属地球表层系统的圈层,从地球系统科学的角度而言,这两个圈层必然是密切相互作用,而不是单向作用的.

生物产氧光合作用是地球大气中 O_2 的主要来源,同时此过程消耗 CO_2 这一重要的温室气体.因而,生物产氧光合事件会同时导致大气中 O_2 浓度的升高和 CO_2 浓度的降低,如果不被抵消,即所产

的有机质及生物成因碳酸盐岩得以埋藏固定,则可能造成冰室气候和成氧效应.本文尝试以深时(deep time),即以地球历史时期的实例论证生物对冰室气候的影响,借此为当代生物影响气候的途径及程度提供参考.上述由地质过程和天文过程所引起的气候变化则不在本文讨论范围之内.

1 古元古代初期大氧化事件—冰期—产氧光合蓝细菌的因果关系

古元古代初期的大氧化事件(Early Proterozoic great oxygenation event, GOE; Holland, 2002)发生的大致时间为 2 450~2 320 Ma(Canfield, 2005; Campbell and Allen, 2008; Kump, 2008).这次事件使大气中的 pO_2 (大气中的氧气分压)由几乎为零上升到当代大气氧含量水平(present atmospheric level, PAL)的 10^{-5} 以上,并大约在 20 亿年前达到 1% PAL 或更高(Pavlov *et al.*, 2003).关于 GOE 事件存在的依据及其属性已有很多论述(Pufahl and Hiatt, 2012; 中国科学院,2015;梅冥相,2016).GOE 伴随着 CO_2 和 CH_4 (当时也是占比例较大的温室气体)浓度的下降(Ohmoto *et al.*, 2004)和冰期的形成.Makganyene/Huronian 冰期是 2 450(或更早)~2 220 Ma 之间不同地区的一系列冰期的合称(Kirschvink *et al.*, 2000; Kopp *et al.*, 2005).最近 Luo *et al.*(2016)根据南非 Transvaal Supergroup 的资料,进一步明确 GOE 时限为 2 316~2 326 Ma,从开始到结束(越过 10^{-5} PAL 阈值)的时间为 1~10 个百万年.

蓝细菌的光合作用是 GOE 发生的主要原因.目前多数观点认为蓝细菌产氧光合作用始于 27~29 亿年前(Nisbet *et al.*, 2007; Buick, 2008; Kump, 2008),且已发现有该时间段的疑似蓝细菌化石(Knoll, 2003).这表明从产氧光合生物起源到 GOE 有一个滞后期,可能长达 4 亿年之久.一般解释为蓝细菌产氧光合作用效率低, O_2 消耗的通量高(因为需要氧化早期的还原性大气和火山喷气),需长期积累,因此时间上有延迟.例如 Campbell and Allen (2008)认为地史早期产氧速率(及总量)取决于源(造山作用不但使侵蚀速率加快,产生大量营养物质,便于蓝细菌爆发,而且使有机质迅速埋藏,其结果是产氧速率加快)和汇(火山还原气体和沉积物的氧化消耗自由氧)的相对强度.他们提出的 5 点依据

认为源超过汇的变化发生于 25.5 亿年前左右,即延迟了 1.5~3.5 亿年.这延迟的几亿年中曾产生过氧的微风(a whiff of oxygen, Anbar *et al.*, 2007)及局部的氧化绿洲(oxygen oasis),最后才造成 GOE.另一种少数的观点不同意时间上有延迟(Kopp *et al.*, 2005),认为 27~29 亿年前并没有游离氧存在的明确证据.他们结合了 C、Fe、P 通量,做了蓝细菌在高 Fe²⁺ 缺氧海洋中的成长模型,显示产氧光合作用可在一百万年时间内消除地球的甲烷而产生冰室气候事件.因此他们认为产氧光合蓝细菌的起源要晚于 Huronian 冰期(2 450 Ma),仅起源于 Makganyene 冰碛层事件(2 320~2 220 Ma)之前不久,与 GOE 在时间上是耦合的.此外在新太古代和古元古代都各有一次有疑问的冰期(图 2 中带? 的冰期),研究很少,在此从略.

迄今尚无在 GOE 和冰期有蓝细菌起源或繁盛的直接证据(Knoll, 2014),而多数证据表明存在滞后期.两种观点都认为大成氧事件和古元古代冰期皆源于生物的产氧光合作用,与产氧光合蓝细菌有因果关系.

2 新元古代早期大成氧事件—雪球地球事件—真核生物辐射事件的因果关系

新元古代早期大成氧事件(NOE; Holland, 2002)的时限,Campbell and Allan(2008)定为 650~550 Ma, Och and Shields-Zhou(2012)则定为 800~550 Ma.关于 NOE 的证据,前人均已有所总结,亦得到了学界的认可(Pufahl and Hiatt, 2012; 中国科学院,2015;梅冥相,2016).NOE 与深海的氧化应是同步的,全球性分布的海相红层在 580 Ma 出现,指示了深海的氧化时间(Song *et al.*, 2017).NOE 与雪球地球(成冰纪冰期)的关系很密切.后者的时限(720~580 Ma)与 NOE 大致相当或略晚.在 NOE 期间及稍后,大气氧含量上升有几种说法:(1)先升后略降,仅有小幅增加(Wallace *et al.*, 2017);(2)大气圈氧含量从 GOE 后的 5%~18% PAL(Canfield and Teske, 1996)逐渐增至 40% PAL(Canfield, 1998; Sperling *et al.*, 2015);(3)大气圈氧含量快速增加,增添了 9×10^{17} kg 氧气,至少是 GOE 所产生氧气的 10 倍(Campbell and Squire, 2010),后期接近现代的大气含氧水平(Chen *et al.*, 2015).

氧含量的上升意味着温室气体(CO₂, CH₄)含量下降.有机碳的大规模埋藏(8 亿年前后长时间的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 正异常,支持大规模埋藏说)既是冰期的成因之一,亦有助于大气中氧气含量的增加,所以 NOE 与冰期耦合并不奇怪.那么生物事件与 NOE 及冰期是否有因果关系呢? 氧气含量的上升是具有较高新陈代谢速率的后生动物生存的必要条件,所以 NOE 后期,即冰期结束后,后生动物迅速发展,并导致寒武纪生命大爆发,这一点亦是学界较认可的.问题在于是否有生物事件引发了 NOE 及冰期,这就涉及到真核生物辐射事件问题.NOE 的成因,许多人认为与罗迪尼亚超大陆的裂解,特别是其集中在低纬度的大陆有关(Kirschvink, 1992; Li *et al.*, 2008),也有人主张超大陆聚合导致产氧光合微生物爆发和有机碳埋藏的升高(Campbell and Squire, 2010).毫无疑问,地球动力学因素对大气圈和生物圈变革有重大影响,产氧光合生物的量及埋藏效应也受控于其他因素,如营养盐的供给、缺氧环境、沉积物的供给等.但是大气中游离氧的产生,毕竟主要靠生物的产氧光合作用.在 GOE 之前,产氧光合蓝细菌已经繁盛,氧气已积累了相当时间;按照此理,NOE 之前,也应当有一个生物产氧光合作用的跃进,但这一点至今研究不足,NOE 成因及其幅度仍是一个有待解决的问题.

近年来的成果告诉我们:NOE 之前(8~6.35 亿年前)可能有真核生物的辐射(Knoll, 2014),直接造成产氧光合作用的跃进.有两段时间真核生物的辐射值得注意,第一段时间为冰期前的 800~720 Ma,有以下依据:(1)分子钟研究认为 8 亿年前左右有一次真核生物迅速多样化过程(Knoll, 2014);(2)8~7.5 亿年前浅海泥岩中有机壁化石显示前所未有的多样性,包括多核的绿藻类(Butterfield *et al.*, 1994; Graham *et al.*, 2013);(3)疑似带壳变形虫的瓶形化石在 8 亿年前左右广泛出现(Porter and Knoll, 2000; Porter *et al.*, 2003);(4)形似金藻类(chrysophytes)所具的磷质甲片(scales, 10~30 μm)发现于 8 亿年前左右的西北加拿大的硅质结核中(Allison and Hilgert, 1986; Cohen and Knoll, 2012);(5)我国新元古代早期的淮南刘老碑组(Yin and Yuan, 2007)和辽东细河组(邢裕盛和刘桂芝,1973)报道过微古植物.豫西洛峪口组(尹崇玉和高林志,1997)和华北青白口系(高林志等,1999)均报道过宏观藻类、大型疑源类等.这些地层除青白口系(1 000~800 Ma)较老外,多数时限

在 850~700 Ma 左右。

由此可以看出冰期前的 800~720 Ma 这一时期真核生物很可能有过以原生生物和藻类(绿藻、金藻)为主要内容的辐射。类似红藻的分枝状藻类 *Bangiomorpha*, 则在 11~12 亿年前已出现(Butterfield, 2000)。

第二段时间在 6 亿多年前的冰期前后,生物又有下列新的发展:(1)在大塘坡间冰期(660~680 Ma)及同期地层报道过微古植物(Yin and Yuan, 2007);(2)在南澳大利亚相当的间冰期灰岩 Trezona 组中报道了近于海绵级别的动物化石(Maaloof *et al.*, 2010);(3)在神农架宋洛南沱组冰碛层(654~635 Ma)的黑色页岩夹层中发现可归入宏观藻类的炭质薄膜,已可长达 15~20 mm,具有固着器—类茎—类叶片的分化,并可分枝,应属底栖固着类型,类似 5.5 亿年前伊迪卡拉生物群的分子(Ye *et al.*, 2015);(4)在阿曼 Huqf 超群相当于南沱组盖帽碳酸盐岩之下的岩层中(>635 Ma),发现代表普通海绵动物(demosponge)的甾烷生物标志物(Love *et al.*, 2009);(5)紧接南沱组冰碛层之上的蓝田生物群(635 Ma)显示了更大体型(已可长达 5 cm 以上)和更多样的宏观藻类(如底栖固着的扇形、双列型),可能还有动物(Yuan *et al.*, 2011);(6)类脂物分子化石表明在 6.5 亿年前左右(Sturtian 和 Marinoan 冰期之间),真核藻类有一次大的辐射,在生态系统中的比重显著升高(Brocks *et al.*, 2017)。

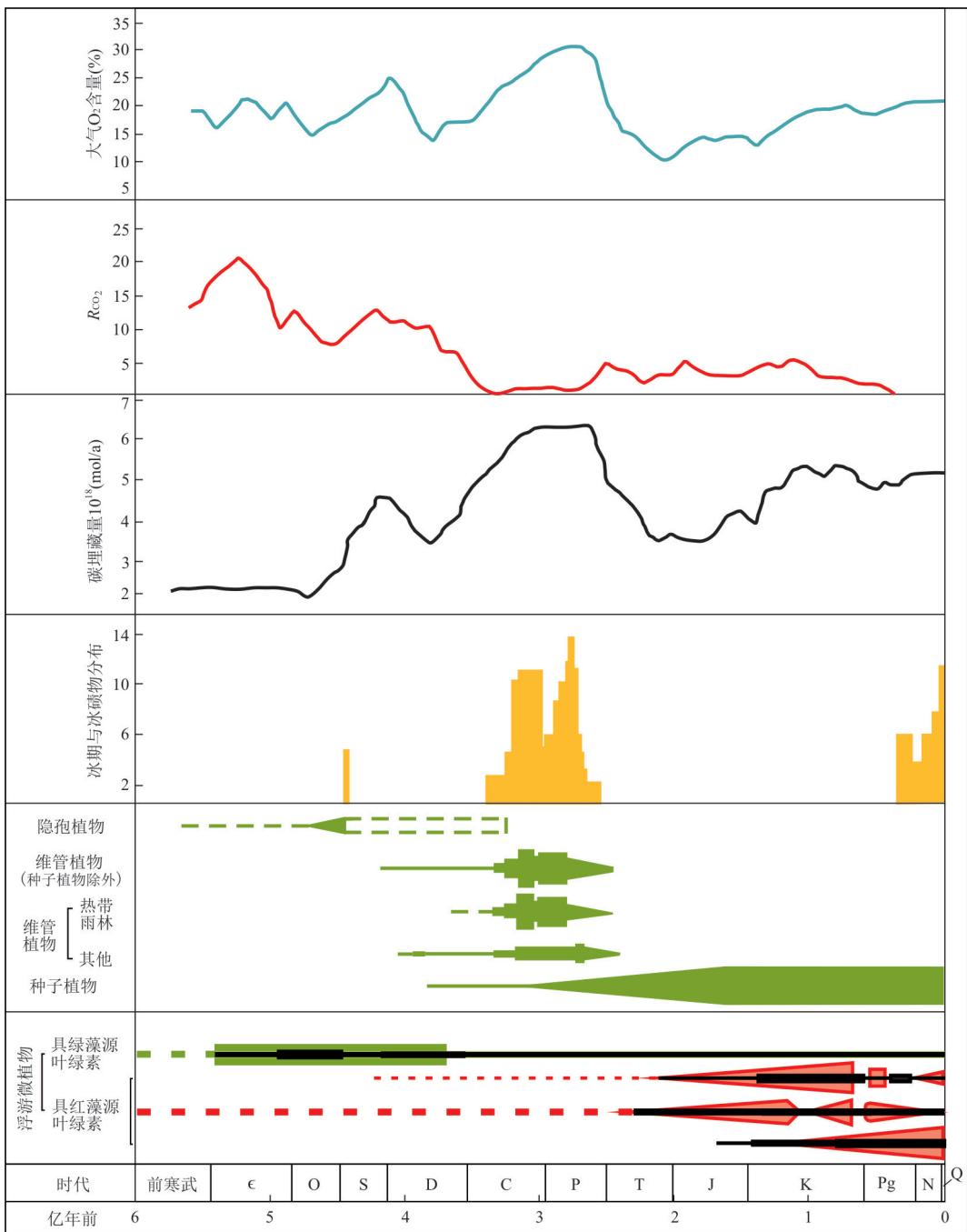
由上可见,在冰期时期生物演化又上了一个台阶,其特征是具有固着器—类茎—类叶片的宏观藻类繁盛和动物的出现(海绵类是侧生动物,还不是真正成为动物主枝的后生动物)。

目前关于 8~6.35 亿年前的前冰期和冰期是否发生了真核生物的辐射,其中尤其是产氧光合生物宏观藻类的繁盛是否导致了 NOE,还有一些不同意见(Corsetti *et al.*, 2006)。但多数证据倾向于,在这段时间(8~6.35 亿年前)真核生物很可能有过以原生生物和宏观藻类为主要内容的辐射。它的增 O₂ 减 CO₂ 功能对其后的 NOE 与雪球地球—成冰期冰期有引发作用。这里同样存在滞后期,但比 GOE 那次短得多,可能是因为真核生物的代谢能力比原核生物要大得多。生物参与 NOE 及冰期的形成应是一个重大理论问题,值得进一步探索。我国的南华系、青白口系上部及其相应层位(如豫西的洛峪口组,淮南的刘老碑组)发育很好,应当大有可为。

3 晚奥陶世的早期陆生植物繁盛事件与增氧期、冰期的因果关系

晚奥陶世末 Hirnantian 期(445~443 Ma)短暂冰期研究中发现一个矛盾,即已知少量代用指标及模拟显示当时 $p\text{CO}_2$ (大气中的 CO₂ 分压)相当高, Ashigilian 期(英国年代地层单位,449~443 Ma)的 CO₂ 浓度可达 $5\,600 \times 10^{-6}$,为当代十余倍(Yapp and Poths, 1992; Berner, 2006)。而据统计,地史上的冰期 CO₂ 浓度通常都在 1 000,甚至 500×10^{-6} 以下。有人解释,当时光照强度比现在低 4%,因此进入冰期的温室气体上限可提到 $3\,000 \times 10^{-6}$,即现代的 8 倍左右(Gibbs *et al.*, 1997; Herrmann *et al.*, 2003)。但即便如此,也需要 CO₂ 从 $5\,000 \times 10^{-6}$ ~ $3\,000 \times 10^{-6}$ 的快速下降(图 3)。另一方面,大量地化数据的统计结果表明在奥陶纪地表氧含量出现快速增加,并第一次达到接近现代的水平(Sperling *et al.*, 2015);氧化还原指标显示在 435~392 Ma 时海洋深部已经氧化(Dahl *et al.*, 2010);化石黑炭代表植物火灾的产物,自然界的森林大火对大气自由氧含量有一定的要求,它出现在 420~400 Ma,指示 $p\text{O}_2$ 已达 15%~17%(Belcher and McElwain, 2008),这些反映了其前的晚奥陶世有增氧事件(图 3)。

氧气含量的增加可能与早、中奥陶世海洋绿藻类的繁殖有关(图 3; Martin and Quigg, 2013)。中晚奥陶世广布的含笔石黑色页岩是浮游生物沉积,可能与海洋绿藻类的繁殖有关,这类巨量的有机碳埋藏应当会导致大气增氧和 CO₂ 浓度的下降。但氧气含量的增加还可能与早、中奥陶世陆生植物事件有关。最早的疑似地衣出现在 6 亿年前(Yuan, 2005),中奥陶世已出现陆相孢子及早期陆生植物—隐孢植物(cryptogamic plants, 如苔藓、地衣)(Wellman and Gray, 2000; Steemans *et al.*, 2009; Kenrick *et al.*, 2012; Edwards *et al.*, 2014)。Lenton *et al.* (2016) 运用长期生物地球化学循环模型——COPSE 模型(Bergman, 2004)论证,隐孢植物约在 470 Ma (早、中奥陶世之交)开始繁殖,而在 ~445 Ma 时(晚奥陶世的 Hirnantian/Katian 之交)繁盛度已能达到相当于当代陆地总生产力(NPP)的 30%(C 约为 $19 \text{ Gt} \cdot \text{a}^{-1}$)。这些隐孢植物的 C:P 摩尔比(约为 2 000)远高于海生生物(约为 100),这意味着同等的风化磷通量能支持高得多的有机碳埋藏量;这些植物还选择性地(相对于碱性物质)提高磷

图 3 显生宙 O_2 、 CO_2 、冰期与生物的关系Fig.3 Relationships among atmospheric pO_2 , pCO_2 , glaciations and evolution of organisms

大气 O_2 % 据 Berner(2006)(图 17); RCO_2 指某地质时期与近百万年(平均值)大气中 CO_2 质量之比, 据 Berner(2006)(图 18); CO_2 曲线还可参阅 IPCC(2007); 碳埋藏量据 Berner(2003); 冰期与冰碛物频率据 Gastaldo *et al.*(1996); 植物据 Lenton *et al.*(2012, 2016), Cleal and Thomas(2005); 浮游微植物据 Martin and Quigg(2013). 其黑线代表丰度, 红、绿色代表多样性

的风化通量. 上述因素综合起来, 在 COPSE 模型模拟的结果显示, 大约在 445 Ma 左右, 各种指标综合可能达到当时形成冰期的条件; 植物总初级生产力 (NPP) 达到当代的 30% 左右 (25% ~ 40%), 有机碳埋藏量达到 $5 \times 10^{12} \sim 10 \times 10^{12} \text{ mol} \cdot \text{a}^{-1}$, $\delta^{13}C_{\text{carb}}$ 达 0.5‰ ~ 2.0‰ (古生代以来持续的均值), pO_2 达

0.3 ~ 0.8 PAL, 并在 420 ~ 400 Ma 时升达 1 PAL.

使用现代苔藓类植物进行的实验, 结果证实它们生长时确实有较强的减少空气中 CO_2 的能力. 推测隐孢植物繁殖、增 O_2 减 CO_2 作用与冰期三者有如下关系: 奥陶纪时苔藓等隐孢植物登陆, 光合作用导致大气增 O_2 和有氧风化作用加强, 在磷支持下

形成大量有机碳埋藏,导致大气中的 CO₂ 显著减少,温室效应减弱,地球温度下降,成为引发冰期的导因之一(Lenton *et al.*, 2012, 2016).但这一假设要求隐植物有更大的繁盛,且 CO₂ 估值需进一步下降,这些尚待确证.

4 石炭纪—二叠纪植物繁盛事件与增氧期、冰期的耦合

显生宙时间最长、规模最大的冰期是石炭纪—二叠纪冰期,从早石炭世杜内晚期(350 Ma)延续至早二叠世空谷早期(275 Ma;图 3).研究表明这一时期大气 CO₂ 有明显的下降.据估算, R_{CO₂} 从泥盆纪(400 Ma)的 12 左右下降至二叠纪初(290 Ma)的 2 左右,即相当于从 3 000 × 10⁻⁶ 下降至 500 × 10⁻⁶ (Berner, 2003; 图 3)或从中石炭世(308 Ma)的 600 × 10⁻⁶ 降至二叠纪初(298 Ma)的 100 × 10⁻⁶ (Montanez *et al.*, 2016).这些差异也体现在这两个时期植物气孔指数上的明显不同(McElwain, 1998; Chaloner, 2003).大气 O₂ 从晚泥盆世起有明

显的上升(Wallace *et al.*, 2017).据估算,这次上升时期大气增氧量达 9 × 10¹⁷ kg,与 NOE 的 650 ~ 525 Ma增氧量相当(Campbell and Squire, 2010),其结果,使大气氧含量(O₂%)达到 31%,超过了当代水平(21%),即相当于 150% PAL(Kump, 2008).因而,石炭纪—二叠纪的这一冰期事件与大气的增 O₂ 减 CO₂ 期也是相耦合的(Berner, 2003;图 2).

研究表明这次大冰期由 3 个冰期组成,其中冰期 1 和间冰期 1 分别对应于杜内晚期和维宪期.冰期 2 和冰期 3 分别对应于中石炭世(谢尔普霍夫—莫斯科期)和早二叠世(阿塞尔—萨克马尔期)冰期(Isbell *et al.*, 2003)(图 4).在冰期 2 和冰期 3 之间有一个显著的间冰期,即晚石炭世(卡西莫夫—格萨尔期)间冰期.这是以高纬度(如冈瓦纳)为准划分的,西欧和北美的起终时间略有不同(如图 4 的间冰期有高冰碛物频率是根据该区资料).在中国,相当于冰期 2 期间发生过一次海退,造成谢尔普霍夫—巴什基尔期界线附近的地层间断,并伴随着海洋动物群(珊瑚、腕足类、蠕类、牙形石)的一次衰退和转换.第 2 次海退、地层间断和伴随的海洋动物群衰退和转换发生在阿丁斯克期,晚于冰期 3 开始期,但与

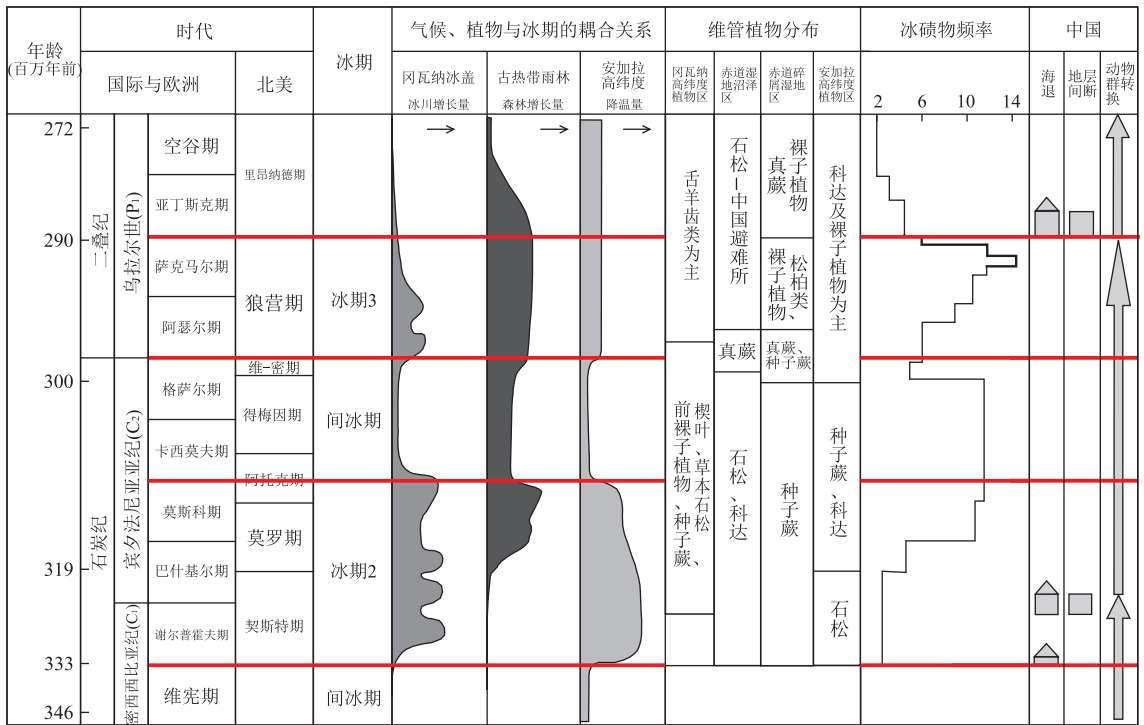


图 4 石炭纪—二叠纪植物盛衰与冰期间冰期的耦合

Fig.4 The coupling relationships between the wax-wane of terrestrial plants and glacial-interglacial transitions in Carboniferous and Permian

气候、植物盛衰与冰期的耦合关系据 Cleal and Thomas(2005);维管植物分布及冰碛物频率据 Gastaldo *et al.*(1996);中国相应的海退、地层间断与海洋动物群转换据 Wang *et al.*(2013);维一密期指维吉尔—密苏里期

澳大利亚的 P₂ 冰期正好相当 (Fielding *et al.*, 2008), 可能亦与冰期造成的低纬度冷气候有关 (Wang *et al.*, 2013).

冰期 2—冰期 3 与晚古生代维管植物分布的繁盛期一致, 也恰好相当于古热带雨林繁盛期 (图 4). 当时石松、节蕨、真蕨、种子蕨等植物门和科达树纲十分发育, 并分化为安加拉 (北方高纬度)、岗瓦纳 (南方高纬度) 和欧美、华夏 (低纬度) 等多个植物区系 (Cleal and Thomas, 2005; 图 4). 这些区系也一般分为早、晚两个时期, 其间相对衰退的转换期亦在晚石炭世卡西莫夫期, 大致与间冰期相当, 可看到由种子蕨纲为主到裸子植物为主的明显转变 (Cleal and Thomas, 2005; 图 4). 为什么维管植物繁盛与气候变化在时间上如此耦合呢? 这要归因于当时热带雨林的强大生产、风化、侵蚀和埋藏能力. 这次植物事件有质的进化, 即大型陆生维管植物的繁盛. 陆生维管植物是高等植物: (1) 其根、茎、叶系统具有支撑、疏导 (水及营养物)、表皮及气孔 (光合调节及保护)、孢子繁殖等功能, 大大增强了其通过光合、风化、侵蚀作用增 O₂ 减 CO₂ 的能力; (2) 由其形成的热带雨林, 以石松植物为代表, 含大量木质素成分, 往往形成速生的高大乔木 (可高达 30 m), 其形成过程中吸收大量 CO₂. 其碳固定能力比当代乔木高许多倍; (3) 木质素抗生物降解能力强于其他植物成分, 而且当时气候地形条件适合于迅速埋藏. 有人计算, 石炭纪植物的固碳量 (carbon sequestration) 达 $270 \pm 155 \text{ t}/10^4 \text{ m}^2 \cdot \text{a}$, 为现代植物固碳量 ($6 \pm 4 \text{ t}/10^4 \text{ m}^2 \cdot \text{a}$) 的几十倍 (Cleal and Thomas, 2005). 而且广布的沼泽使这些被固定的碳大量埋藏, 形成丰富的煤炭, 从而使植物光合作用产生的大量 O₂ 没有被消耗, 使石炭纪—二叠纪成为地史上炭埋藏最多的时期之一 (图 3), 同时, 被植物加强的风化作用又消耗大量 CO₂ (Beerling and Woodward, 2003). 这符合图 1 左右两个亚循环显示的与生物过程有关的增 O₂ 减 CO₂ 情况, 即:

植物茂盛 → 碳埋藏剧增 + 风化作用加强 → O₂ 剧增与 CO₂ 剧降 → 降温与冰期.

卡西莫夫间冰期的形成则与热带造煤森林面积缩减有关. 据研究, 该期比之前森林面积缩减了 53%, 如以 $2.123 \times 10^9 \text{ t}$ 碳相当于大气中 1×10^{-6} CO₂ 计算, 相当于碳汇减少 20×10^{-6} (House *et al.*, 2002). 即使把各种可能的替代碳汇考虑在内, 晚石炭世大气 CO₂ 增速仍可能达 $2 \times 10^{-6} \sim 5 \times 10^{-6} \text{ a}^{-1}$. 哪怕减少一个数量级, 也足以引起温度的

迅速升高. 所以与热带森林缩减同时, 在南、北高纬区发生了气候变暖. 晚莫斯科晚期气孔锐减, 也反映 CO₂ 浓度增加导致光合作用增速, 使气孔减少 (Cleal and Thomas, 2005).

综上所述, 认为石炭纪—二叠纪大型维管植物与增氧期、冰期的耦合并非巧合, 而是有因果关系的地球生物学过程.

5 生物对第四纪冰期形成的作用

第四纪冰期已有许多人作过总结. 大致认为, 南极冰盖自渐新世以来、北极冰盖自上新世以来即已存在. 究其原因, 多归于构造活动, 米兰柯维奇旋回及一些突发事件的影响. 对生物界的变动, 一般均论述冰期对其产生的影响 (Coxall and Pearson, 2007), 很少有以其作为致因之一来论述的.

本文认为, 生物对第四纪冰期形成是有作用的. 各种记录均显示大气 CO₂ 浓度自 2 亿年前以来总体下降 (Falkowski *et al.*, 2005), 这与侏罗纪—白垩纪陆地植物及浮游微植物总体趋于繁盛可能有因果关系. 这个协同演变的过程被白垩纪—古近纪之交的火山—外星体撞击事件所打断. 该灾变事件的结果之一是上述产氧光合生物受重大打击而暂时衰落, 它与火山—撞击事件一起, 共同导致了大气 CO₂ 浓度剧增, 直至造成古新世—始新世之交的极热事件. 新生代自始新世以来大气 CO₂ 浓度总体下降 (Zachos, 2001; IPCC, 2007), 是导致冰期的主要因素之一. 按照逻辑关系, 作为碳循环关键因素的生物应当起了作用. 在古新世和始新世, 海洋中的三大浮游微植物和陆地上的被子植物, 特别是热带雨林, 都十分繁盛, 并延续至今. 在第四纪冰期的致因中, 应当考虑它们的作用.

5.1 被子植物在第四纪冰期中的作用

被子植物的出现是植物界的一场革命 (图 3). 它是演化最成功的植物: (1) 具极简化的配子体, 决定了其成长个体 (孢子体) 的活性和抗性最强; (2) 种子有心皮保护, 对各种环境均能适应; (3) 具精巧的交配机制和双受精作用, 保证生殖成功; (4) 输导组织性能优异. 因此被子植物既能长成参天大树, 又能适应寒冷、干旱等极端气候. 现在一般认为被子植物出现于早白垩世早期 (Friis, 1985; Sun *et al.*, 1993). 晚白垩世逐渐繁盛, 到 Maastrichtian 期已占优势. 新生代以来, 被子植物在植物界一直占统治地位. 古近纪是继石炭纪—二叠纪、侏罗纪—白垩纪之后, 地

史上第 3 个木本植物大发展的时期,乔木基本上全属被子植物。在现代植被中被子植物有 431 科(Takhtajan, 1969),近 30 万种,占陆生植被 80%~90%或更多。

被子植物具有强大的增 O₂ 减 CO₂ 能力。以其为主体的第四纪植被对冰期形成的作用有多处论述(Meissner *et al.*, 2003; Crucifix and Hewitt, 2005; Kubatzki *et al.*, 2006; Claussen *et al.*, 2006)。森林生态系统是重要的碳库,其生物量中碳储存量为 $359 \times 10^9 \sim 744 \times 10^9$ t,每年产碳量为 54×10^9 t/a,森林土壤中碳储量为 $787 \times 10^9 \sim 2775 \times 10^9$ t(聂道平等,1997)。特别是新生代在非洲、南美、印度—马来西亚和澳洲形成了几个以被子植物为主的热带雨林区,其现存面积为 0.17×10^8 km²(张洪波等,2001),被称为地球之肾。热带森林面积为寒温带森林的 64%,但其对气候调节的能力却是后者的 2.53 倍(Costanza *et al.*, 1997)。同时,这样巨量的木材如果有足够的水体(如沼泽),就能形成泥炭,将碳贮存于地壳中,新生代是地史上的又一个成煤期。

寒、温带植被对第四纪冰期也有贡献,一些学者用 GCM 气候模型模拟得出,雪原反射增加可导致苔原扩张,并足以造成 11.5 万年前加拿大北东端的冰盖。如苔原进一步扩张,可使该冰盖推进至 65°N(Gallimore and Kutzback, 1996)。Jahn *et al.*(2005)的 CLIMBER-2 气候模型模拟发现,在末次冰盛期(LGM,距今 26.5~19.0 ka),植被可使气温平均下降 0.6 °C。尤其在北半球高纬区,针叶林—苔原植被反馈效应平均降温达 2.0 °C,而因 CO₂ 降低效应所致的降温在该区仅 1.5 °C,故该区植被降温效应大于 CO₂ 降低效应。

5.2 浮游微植物(phytoplankton)的增 O₂ 减 CO₂ 作用

自晚三叠世以来,水圈的主要生产者是三大浮游微植物:沟鞭藻、颗石藻和硅藻(图 3)(Falkowski *et al.*, 2008; Jiao and Azam, 2011)。沟鞭藻的类脂物生物标志物始见于新元古代,但化石证据始见于晚三叠世,早侏罗世已较繁盛;颗石藻亦始见于晚三叠世;硅藻仅在白垩纪(125 Ma)才出现,但有人认为其可能起源于三叠纪初(Falkowski *et al.*, 2008)。三者均在晚白垩世臻于极盛,在 K/T 界线处受到重创,新生代才又趋繁盛。从叶绿素质点(plastid)的组合来说,藻类有两种源序,分别为绿藻源 a、b;红藻源 a、c/d 两类(Falkowski *et al.*, 2004)。古生代绿藻类浮游微植物为 a、b 型叶绿素,中生代三

大浮游微植物全为 a、c 型叶绿素。后者在光合作用中需要的元素与前者所需的还原性元素不同,能够更好地适应古生代以后的较为氧化的海洋环境,光合作用强度和产 O₂ 能力要高许多倍,图 3 红色的三大浮游藻类是造成中生代海洋生物群的基础。中、新生代海洋生物多样性的发展,是以三大浮游微植物的发展为基础的(Falkowski *et al.*, 2005; Martin and Quigg, 2013)。浮游微植物的生物量虽仅占全球光合生物量的 1%不到,其生产力却占年总初级生产力的 45%以上,有重要的增 O₂ 减 CO₂ 作用。再者,在 20~200 Ma 之间,海洋 δ¹³C_{carb} 及 δ¹³C_{org} 均呈正偏(Falkowski *et al.*, 2005),说明这一时期有机碳的固定和埋藏均有增加,后者又与大西洋张开有关,亦与中侏罗世以来新的海洋浮游植物群形成和埋藏有机碳的效率提高有关,总的效果亦是在海—气系统中增 O₂、减 CO₂。这是新生代冰期形成的大背景之一。

由上可见,生物对新生代气候特别是第四纪冰期有影响。反过来,第四纪冰期对生物亦产生重大影响,例如人类的演化和 C₄ 植物的产生(Cerling *et al.*, 1998),这些本文将不涉及。

6 结论

本文涉及地球生物学的基本理论,即生物与环境的相互作用和协同演化。在生物对气候的影响中,体现出这个理论与传统的“环境控制生物,生物适应环境”观点有以下重大区别:

生物不仅仅适应于环境,它也对环境产生重大影响,生物与环境是相互作用且协同演化的。本文开头说过,地球形成以来,太阳辐射是逐渐加强的,而地球表面从开始的高温降低到现在适合生物生存的温度。固然地质因素起了重大作用,而生物对温室气体的减少,也是一个重要因素。地球的邻居金星与火星,以大气中 N₂(3%)和 CO₂(95%)为主,而地球却以 N₂(79%)和 O₂(21%)为主,具有这种生物宜居的含氧大气,也是生物自己造成的。生物与环境之间这种非单方面而是双向的相互作用在漫长的地质历史中表现为协同演化(图 4;Lenton *et al.*, 2014)。

生物过程与物理过程、化学过程共同构成地球系统的三大基本过程。地球表层所有过程都受到生物作用的影响。地球历史中的五次成氧事件和冰期事件与生物事件是有因果关系的,其表现为:(1)都有冰期和成氧事件同时或相继出现的证据,反映大

气 CO₂ 降低和 O₂ 增加同时或相继发生; (2) 大气 CO₂ 降低和 O₂ 增加同时或相继出现只能通过生物的光合作用及其产物的埋藏造成(碳酸盐埋藏能使 CO₂ 浓度降低,但不能使 O₂ 浓度增加); (3) 埋藏的问题: 如果生物形成的有机质得不到埋藏,那么光合作用消耗掉的 CO₂ 和产生的 O₂ 又会因为有机质的氧化恢复到原来的水平(图 1 的红色箭头)。在前寒武纪和新生代,冰期和成氧事件是否与有机质埋藏同步,还没有明确有力的证据,这是一个亟待解决的问题。

随着生物多样性和丰度的增加,这种影响越来越深,速率越来越快。地球早期还原性的气体多,生物事件并不立刻产生成氧或冰期等环境效应,它的效应开始是微量的,逐渐量变积累,达到阈值后才发生质变,所以在时间上是滞后的,而且往往要与地质及天文轨道的效应耦合才能造成环境事件。从蓝细菌起源到 GOE 滞后了 2~4 亿年,从可能的真核生物辐射(8 亿年)到 NOE 延迟了几千万至 2 亿多年,从陆生植物起源(6 亿年)或开始繁殖(470 Ma)到奥陶纪末冰期延迟了 2 千万至 1 亿多年,只有至石炭纪维管束植物繁盛,与成氧事件及冰期才算耦合。可见随着生物机能的强化,其影响环境的能力在加强,滞后性逐渐减少,其耦合性亦日渐明显。

生物与地球环境之间的相互作用构成了生物与地球系统的自我调节,使地球与其他星球不同,其表层始终保持在生命宜居带的环境范围内。在人类活动对地球影响越来越大的今天,如何使人类这个控制性物种理智地、科学地善待地球,保持其可宜居性,是摆在我们面前的重大课题。

致谢: 本文由国家自然科学基金委国际(地区)合作与交流项目 41661134047 资助; 在成稿过程中得到谢树成教授、王永栋研究员的多方支持,特此致谢!

References

Allison, C. W., Hilgert, J. W., 1986. Scale Microfossils from the Early Cambrian of Northwest Canada. *Journal of Paleontology*, 60(5): 973 - 1015. <https://doi.org/10.1017/s002233600022538>

Anbar, A.D., Duan, Y., Lyons, T.W., et al., 2007. A Whiff of Oxygen before the Great Oxidation Event? *Science*, 317(5846): 1903 - 1906. <https://doi.org/10.1126/science.1140325>

Berling, D.J., Woodward, F.I., 2003. Vegetation and the Terrestrial Carbon Cycle: Modelling the First 400 Million Years. Cambridge University Press, Cambridge, 405.

Belcher, C.M., McElwain, J.C., 2008. Limits for Combustion in Low O₂ Redefine Paleoaerospheric Predictions for the Mesozoic. *Science*, 321(5893): 1197 - 1200. <https://doi.org/10.1126/science.1160978>

Bergman, N.M., 2004. Copse: A New Model of Biogeochemical Cycling over Phanerozoic Time. *American Journal of Science*, 304(5): 397 - 437. <https://doi.org/10.2475/ajs.304.5.397>

Berner, R.A., 2003. The Long-Term Carbon Cycle, Fossil Fuels and Atmospheric Composition. *Nature*, 426(6964): 323 - 326. <https://doi.org/10.1038/nature02131>

Berner, R. A., 2006. Geocarbsulf: A Combined Model for Phanerozoic Atmospheric O₂ and CO₂. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 70(23): 5653 - 5664. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2005.11.032>

Brocks, J.J., Jarrett, A. J. M., Sirantoine, E., et al., 2017. The Rise of Algae in Cryogenian Oceans and the Emergence of Animals. *Nature*, 548(7669): 578 - 581. <https://doi.org/10.1038/nature23457>

Buick, R., 2008. When did Oxygenic Photosynthesis Evolve? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363: 2731 - 2743.

Butterfield, N. J., 2000. Bangiomorpha Pubescens n. gen., N. sp.: Implications for the Evolution of Sex, Multicellularity, and the Mesoproterozoic/Neoproterozoic Radiation of Eukaryotes. *Paleobiology*, 26(3): 386 - 404. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2000\)026<0386:bpngns>2.0.co;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2000)026<0386:bpngns>2.0.co;2)

Butterfield, N. J., Knoll, A. H., Swett, K., 1994. Paleobiology of the Neoproterozoic Svanbergfjellet Formation, Spitsbergen. *Lethaia*, 27(1): 76 - 76. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1994.tb01558.x>

Campbell, I.H., Allen, C.M., 2008. Formation of Supercontinents Linked to Increases in Atmospheric Oxygen. *Nature Geoscience*, 1(8): 554 - 558. <https://doi.org/10.1038/ngeo259>

Campbell, I.H., Squire, R.J., 2010. The Mountains that Triggered the Late Neoproterozoic Increase in Oxygen: The Second Great Oxidation Event. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 74(15): 4187 - 4206. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2010.04.064>

Canfield, D.E., 1998. A New Model for Proterozoic Ocean Chemistry. *Nature*, 396(6710): 450 - 453.

Canfield, D.E., 2005. The Early History of Atmospheric Oxygen: Homage to Robert M. Garrels. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 33(1): 1 - 36. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.33.092203.122711>

Canfield, D.E., Teske, A., 1996. Late Proterozoic Rise in At-

- mospheric Oxygen Concentration Inferred from Phylogenetic and Sulphur-Isotope Studies. *Nature*, 382 (6587): 127—132. <https://doi.org/10.1038/382127a0>
- Cerling, T. E., Ehleringer, J. R., Harris, J. M., 1998. Carbon Dioxide Starvation, the Development of C₄ Ecosystems, and Mammalian Evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 353 (1365): 159—171. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0198>
- Chaloner, W. G., 2003. The Role of Carbon Dioxide in Plant Evolution. *Evolution on Planet Earth*, 65—83.
- Chen, X., Ling, H. F., Vance, D., et al., 2015. Rise to Modern Levels of Ocean Oxygenation Coincided with the Cambrian Radiation of Animals. *Nature Communications*, 6: 7142. <https://doi.org/10.1038/ncomms8142>
- Chinese Academy of Sciences, 2015. Developing Strategies of Disciplines in China: Geobiology. Science Press, Beijing, 368 (in Chinese).
- Claussen, M., Fohlmeister, J., Ganopolski, A., et al., 2006. Vegetation Dynamics Amplifies Precessional Forcing. *Geophysical Research Letters*, 33: L09709. doi: 10.1029/2006GL026111
- Cleal, C. J., Thomas, B. A., 2005. Palaeozoic Tropical Rainforests and Their Effect on Global Climates: Is the Past the Key to the Present? *Geobiology*, 3(1): 13—31. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4669.2005.00043.x>
- Cohen, P. A., Knoll, A. H., 2012. Scale Microfossils from the Mid-Neoproterozoic Fifteen Mile Group, Yukon Territory. *Journal of Paleontology*, 86 (5): 775—800. <https://doi.org/10.1666/11-138.1>
- Corsetti, F. A., Olcott, A. N., Bakermans, C., 2006. The Biotic Response to Neoproterozoic Snowball Earth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232(2—4): 114—130. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.10.030>
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., et al., 1997. The Value of the World's Ecosystem Services and Natural Capital. *Nature*, 387 (6630): 253—260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>
- Coxall, H. K., Pearson, P. N., 2007. The Eocene-Oligocene Transition. In: Williams, M., Haywood, A. M., Gregory, F. J., eds., Deep-Time Perspectives on Climate Change: Marrying the Signal from Computer Models and Biological Proxies. The Micropalaeontological Society, Special Publications. The Geological Society, London, 351—387.
- Crucifix, M., Hewitt, C. D., 2005. Impact of Vegetation Changes on the Dynamics of the Atmosphere at the Last Glacial Maximum. *Climate Dynamics*, 25: 447—459. <https://doi.org/10.1007/s00382-005-0013-8>
- Dahl, T. W., Hammarlund, E. U., Anbar, A. D., et al., 2010. Devonian Rise in Atmospheric Oxygen Correlated to the Radiations of Terrestrial Plants and Large Predatory Fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107 (42): 17911—17915. <https://doi.org/10.1073/pnas.1011287107>
- Edwards, D., Morris, J. L., Richardson, J. B., et al., 2014. Cryptospores and Cryptophytes Reveal Hidden Diversity in Early Land Floras. *New Phytologist*, 202(1): 50—78. <https://doi.org/10.1111/nph.12645>
- Evans, D. A. D., 2003. A Fundamental Precambrian-Phanerozoic Shift in Earth's Glacial Style? *Tectonophysics*, 375 (1—4): 353—385. [https://doi.org/10.1016/s0040-1951\(03\)00345-7](https://doi.org/10.1016/s0040-1951(03)00345-7)
- Falkowski, P. G., Katz, M. E., Knoll, A. H., et al., 2004. The Evolution of Modern Eukaryotic Phytoplankton. *Science*, 305(5682): 354—360.
- Falkowski, P. G., Fenchel, T., Delong, E. F., 2008. The Microbial Engines that Drive Earth's Biogeochemical Cycles. *Science*, 320 (5879): 1034—1039. <https://doi.org/10.1126/science.1153213>
- Falkowski, P. G., Katz, M. E., Milligan, A. J., et al., 2005. The Rise of Oxygen over the Past 205 Million Years and the Evolution of Large Placental Mammals. *Science*, 309 (5744): 2202—2204. <https://doi.org/10.1126/science.1116047>
- Fielding, C. R., Frank, T. D., Isbell, J. L., 2008. The Late Paleozoic Ice Age—A Review of Current Understanding and Synthesis of Global Climate Patterns. In: Fielding, C. R., Frank, T. D., Isbell, J. L., eds., Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space. *Geological Society of America, Special Papers*, 441: 343—354.
- Friis, E. M., 1985. Structure and Function in Late Cretaceous Angiosperm Flowers. *Kongl. Danske Vidensk Selskab Biol. Skrifter*, 25: 1—33.
- Gallimore, R. G., Kutzbach, J. E., 1996. Role of Orbitally Induced Changes in Tundra Area in the Onset of Glaciation. *Nature*, 381 (6582): 503—505. <https://doi.org/10.1038/381503a0>
- Gao, L. Z., Yin, C. Y., Xing, Y. S., 1999. Neoproterozoic Micropalaeophyta and Sequence Stratigraphy. *Professional Papers of Stratigraphy and Palaeontology*, 27: 28—36 (in Chinese with English abstract).
- Gastaldo, R., DiMichele, W., Pfefferkorn, H. W., 1996. Out of Ice House into the Green House: A Late Paleozoic Analogue for the Modern Global Vegetational Changes. *GSA Today*, 6(10): 1—7.
- Gibbs, M. T., Barron, E. J., Kump, L. R., 1997. An Atmospheric pCO₂ Threshold for Glaciation in the Late Ordovician. *Geology*, 25 (5): 447. <https://doi.org/10.1130/>

- 0091-7613(1997)025<0447;aapctf>2.3.co;2
- Gough, D. O., 1981. Solar Interior Structure and Luminosity Variations. *Solar Physics*, 74 (1): 21–34. <https://doi.org/10.1007/bf00151270>
- Gradstein, F. M., Ogg, J. G., Schmitz, M. D., et al., 2012. The Geologic Time Scale 2012. Elsevier, Amsterdam, 1144.
- Graham, L. E., Cook, M. E., Wilcox, L. W., et al., 2013. Resistance of Filamentous Chlorophycean, Ulvophycean, and Xanthophycean Algae to Acetolysis: Testing Proterozoic and Paleozoic Microfossil Attributions. *International Journal of Plant Sciences*, 174 (6): 947–957. <https://doi.org/10.1086/670591>
- Herrmann, A. D., Patzkowsky, M. E., Pollard, D., 2003. Obliquity Forcing with 8–12 Times Preindustrial Levels of Atmospheric $p\text{CO}_2$ during the Late Ordovician Glaciation. *Geology*, 31 (6): 485. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2003\)031<0485;ofwtpl>2.0.co;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2003)031<0485;ofwtpl>2.0.co;2)
- Holland, H. D., 2002. Volcanic Gases, Black Smokers, and the Great Oxidation Event. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 66 (21): 3811–3826. [https://doi.org/10.1016/s0016-7037\(02\)00950-x](https://doi.org/10.1016/s0016-7037(02)00950-x)
- House, J. I., Colin Prentice, I., Le Quere, C., 2002. Maximum Impacts of Future Reforestation or Deforestation on Atmospheric CO_2 . *Global Change Biology*, 8 (11): 1047–1052. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00536.x>
- IPCC, 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis; Contribution of Working Group 1 to the Fourth Assessment Report of IPCC. IPCC WGI Fourth Assessment Report, 18.
- Isbell, J. L., Miller, M. F., Wolfe, K. L., et al., 2003. Timing of Late Paleozoic Glaciation in Gondwana: Was Glaciation Responsible for the Development of Northern Hemisphere Cyclothems? In: Chan, M. A., Archer, A. W., eds., Extreme Depositional Environments; Mega End Members in Geologic Time. *Geological Society of America, Special Papers*, 370: 5–24.
- Jahn, A., Claussen, M., Ganopolski, A., et al., 2005. Quantifying the Effect of Vegetation Dynamics on the Climate of the Last Glacial Maximum. *Climate of the Past Discussions*, 1 (1): 1–7. <https://doi.org/10.5194/cpd-1-1-2005>
- Jiao, N. Z., Azam, F., 2011. Microbial Carbon Pump and Its Significance for Carbon Sequestration in the Ocean. In: Jiao, N. Z., Azam, F., Sanders, S., eds., Microbial Carbon Pump in the Ocean (Supplement to Science). Science/AAAS, Washington, D.C., 43–45.
- Kasting, J. F., 1987. Theoretical Constraints on Oxygen and Carbon Dioxide Concentrations in the Precambrian Atmosphere. *Precambrian Research*, 34 (3–4): 205–229. [https://doi.org/10.1016/0301-9268\(87\)90001-5](https://doi.org/10.1016/0301-9268(87)90001-5)
- Kenrick, P., Wellman, C. H., Schneider, H., et al., 2012. A Timeline for Terrestrialization: Consequences for the Carbon Cycle in the Palaeozoic. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367 (1588): 519–536. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0271>
- Kirschvink, J., 1992. Late Proterozoic Low-Latitude Global Glaciation: The Snowball Earth. In: Schopf, J. W., Klein, C., eds., The Proterozoic Biosphere. Cambridge University Press, New York, 51–52.
- Kirschvink, J. L., Gaidos, E. J., Bertani, L. E., et al., 2000. Paleoproterozoic Snowball Earth: Extreme Climatic and Geochemical Global Change and Its Biological Consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97 (4): 1400–1405. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.4.1400>
- Knoll, A. H., 2003. The Geological Consequences of Evolution. *Geobiology*, 1 (1): 3–14. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4669.2003.00002.x>
- Knoll, A. H., 2014. Paleobiological Perspectives on Early Eukaryotic Evolution. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, a016121. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a016121>
- Kopp, R. E., Kirschvink, J. L., Hilburn, I. A., et al., 2005. The Paleoproterozoic Snowball Earth: A Climate Disaster Triggered by the Evolution of Oxygenic Photosynthesis. *National Academy of Sciences of the USA*, 102 (32): 11131–11136.
- Kubatzki, C., Claussen, M., Calov, R., et al., 2006. Sensitivity of the Last Glacial Inception to Initial and Surface Conditions. *Climate Dynamics*, 27 (4): 333–344. <https://doi.org/10.1007/s00382-006-0136-6>
- Kump, L. R., 2008. The Rise of Atmospheric Oxygen. *Nature*, 451 (7176): 277–278. <https://doi.org/10.1038/nature06587>
- Lenton, T. M., Boyle, R. A., Poulton, S. W., et al., 2014. Co-Evolution of Eukaryotes and Ocean Oxygenation in the Neoproterozoic Era. *Nature Geoscience*, 7 (4): 257–265. <https://doi.org/10.1038/ngeo2108>
- Lenton, T. M., Crouch, M., Johnson, M., et al., 2012. First Plants Cooled the Ordovician. *Nature Geoscience*, 5 (2): 86–89. <https://doi.org/10.1038/ngeo1390>
- Lenton, T. M., Dahl, T. W., Daines, S. J., et al., 2016. Earliest Land Plants Created Modern Levels of Atmospheric Oxygen. *National Academy of Sciences of the USA*, 113 (35): 9704.
- Li, Z. X., Bogdanova, S. V., Collins, A. S., et al., 2008. Assembly, Configuration, and Break-up History of Rodinia: A Synthesis. *Precambrian Research*, 160 (1–2): 179–

- 210, 179 – 210. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2007.04.021>
- Love, G. D., Grosjean, E., Stalvies, C., et al., 2009. Fossil Steroids Record the Appearance of Demospongiae during the Cryogenian Period. *Nature*, 457 (7230): 718 – 721. <https://doi.org/10.1038/nature07673>
- Lovelock, J., 1979. Gaia: A New Look at Life on Earth. Oxford University Press, Oxford.
- Luo, G., Ono, S., Beukes, N. J., et al., 2016. Rapid Oxygenation of Earth's Atmosphere 2.33 Billion Years Ago. *Science Advances*, 2 (5): 1600134 – 1600134. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600134>
- Maloof, A. C., Rose, C. V., Beach, R., et al., 2010. Possible Animal-Body Fossils in Pre-Marinoan Limestones from South Australia. *Nature Geoscience*, 3 (9): 653 – 659. <https://doi.org/10.1038/ngeo934>
- Martin, R., Quigg, A., 2013. Tiny Plants That once Ruled the Seas. *Scientific American*, 308 (6): 40 – 45. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0613-40>
- McElwain, J. C., 1998. Do Fossil Plants Signal Palaeoatmospheric CO₂ Concentration in the Geological Past? *Philosophical Transactions of the Royal Society*, B353: 83 – 96.
- Mei, M. X., 2016. Great Oxidation Event in History of the Earth: An Important Clue for the Further Understanding of Evolution of Palaeogeographical Background. *Journal of Palaeogeography*, 18 (3): 315 – 334 (in Chinese with English abstract).
- Meissner, K. J., Weaver, A. J., Matthews, H. D., et al., 2003. The Role of Land Surface Dynamics in Glacial Inception: A Study with the UVic Earth System Model. *Climate Dynamics*, 21 (7 – 8): 515 – 537. <https://doi.org/10.1007/s00382-003-0352-2>
- Montanez, I. P., McElwain, J. C., Poulsen, C. J., et al., 2016. Climate, pCO₂ and Terrestrial Carbon Cycle Linkages during Late Palaeozoic Glacial-Interglacial Cycles. *Nature Geoscience*, 9: 824 – 828.
- Montanez, I. P., Tabor, N. J., Niemeier, D., et al., 2007. CO₂-Forced Climate and Vegetation Instability during Late Paleozoic Deglaciation. *Science*, 315 (5808): 87 – 91. <https://doi.org/10.1126/science.1134207>
- Nie, D. P., Xu, D. Y., Wang, B., 1997. The Relation between Global CO₂ Balance and Forests—Problems and Developments. *World Forestry Research*, 5: 33 – 40 (in Chinese with English abstract).
- Nisbet, E. G., Grassineau, N. V., Howe, C. J., et al., 2007. The Age of Rubisco: The Evolution of Oxygenic Photosynthesis. *Geobiology*, 5 (4): 311 – 335. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4669.2007.00127.x>
- Och, L. M., Shields-Zhou, G. A., 2012. The Neoproterozoic Oxygenation Event: Environmental Perturbations and Biogeochemical Cycling. *Earth-Science Reviews*, 110 (1 – 4): 26 – 57. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2011.09.004>
- Ohmoto, H., Watanabe, Y., Kumazawa, K., 2004. Erratum: Evidence from Massive Siderite Beds for a CO₂-Rich Atmosphere before ~1.8 Billion Years Ago. *Nature*, 429 (6990): 395 – 399. <https://doi.org/10.1038/nature03166>
- Pavlov, A. A., Hurtgen, M. T., Kasting, J. F., 2003. Methane-Rich Proterozoic Atmosphere? *Geology*, 31: 87 – 90. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2003\)031<0087:mrpa>2.0.co;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2003)031<0087:mrpa>2.0.co;2)
- Porter, S. M., Meisterfeld, R., Knoll, A. H., 2003. Vase-Shaped Microfossils from the Neoproterozoic Chuar Group, Grand Canyon: A Classification Guided by Modern Testate Amoebae. *Journal of Paleontology*, 77 (3): 409 – 429. <https://doi.org/10.1017/s0022336000044140>
- Porter, S. M., Knoll, A. H., 2000. Testate Amoebae in the Neoproterozoic Era: Evidence from Vase-Shaped Microfossils in the Chuar Group, Grand Canyon. *Paleobiology*, 26 (3): 360 – 385. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2000\)026<0360:taitne>2.0.co;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2000)026<0360:taitne>2.0.co;2)
- Pufahl, P. K., Hiatt, E. E., 2012. Oxygenation of the Earth's Atmosphere-Ocean System: A Review of Physical and Chemical Sedimentologic Responses. *Marine and Petroleum Geology*, 32 (1): 1 – 20. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2011.12.002>
- Rosing, M. T., Dennis, K. B., Norman, H. S., et al., 2010. No Climate Paradox under the Faint Early Sun. *Nature*, 464 (7289): 744 – 747.
- Song, H., Jiang, G., Poulton, S. W., et al., 2017. The Onset of Widespread Marine Red Beds and the Evolution of Ferruginous Oceans. *Nature Communications*, 8 (1): 399.
- Sperling, E. A., Wolock, C. J., Morgan, A. S., et al., 2015. Statistical Analysis of Iron Geochemical Data Suggests Limited Late Proterozoic Oxygenation. *Nature*, 523 (7561): 451 – 454. <https://doi.org/10.1038/nature14589>
- Steemans, P., Herisse, A. L., Melvin, J., et al., 2009. Origin and Radiation of the Earliest Vascular Land Plants. *Science*, 324 (5925): 353 – 353. <https://doi.org/10.1126/science.1169659>
- Sun, G., Guo, S. X., Xheng, S. L., et al., 1993. First Discovery of the Earliest Angiospermous Megafossil Flora in the World. *Science in China: Chemistry*, 36 (2): 250 – 256.
- Takhtajan, A., 1969. Flowering Plants: Origin and Dispersal. *Quarterly Review of Biology*.
- Veizer, J., Godderis, Y., François, L. M., 2000. Evidence for

- Decoupling of Atmospheric CO₂ and Global Climate during the Phanerozoic Eon. *Nature*, 408(6813): 698 – 701. <https://doi.org/10.1038/35047044>
- Wallace, M. W., Hood, A. V., Shuster, A., et al., 2017. Oxygenation History of the Neoproterozoic to Early Phanerozoic and the Rise of Land Plants. *Earth and Planetary Science Letters*, 466: 12 – 19. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2017.02.046>
- Wang, X. D., Qie, W. K., Sheng, Q. Y., et al., 2013. Carboniferous and Lower Permian Sedimentological Cycles and Biotic Events of South China. *Geological Society, London, Special Publications*, 376(1): 33 – 46. <https://doi.org/10.1144/sp376.11>
- Wellman, C. H., Gray, J., 2000. The Microfossil Records of Early Land Plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 355(1398): 717 – 732.
- Xing, Y. S., Liu, G. Z., 1973. Sinian Microflora of Yan-Liao Area and Its Geological Significance. *Acta Geologica Sinica*, 47(1): 1 – 31, 138 (in Chinese).
- Yapp, C. J., Poths, H., 1992. Ancient Atmospheric CO₂ Pressures Inferred from Natural Goethites. *Nature*, 355(6358): 342 – 344. <https://doi.org/10.1038/355342a0>
- Ye, Q., Tong, J. N., Xiao, S. H., et al., 2015. The Survival of Benthic Macroscopic Phototrophs on a Neoproterozoic Snowball Earth. *Geology*, 43(6): 507 – 510. <https://doi.org/10.1130/g36640.1>
- Yin, C. Y., Gao, L. Z., 1997. New Discovery of Macropalaeophyta in the Neoproterozoic Luoyukou Fm. of the Luoyukou Group in Lushan Area, Western Henan Province. *Geological Review*, 43(4): 355 (in Chinese).
- Yin, L. M., Yuan, X. L., 2007. Radiation of Meso-Neoproterozoic and Early Cambrian Protists Inferred from the Microfossil Record of China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 254(1 – 2): 350 – 361. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.03.028>
- Yuan, X., 2005. Lichen-Like Symbiosis 600 Million Years Ago. *Science*, 308(5724): 1017 – 1020. <https://doi.org/10.1126/science.1111347>
- Yuan, X. L., Chen, Z., Xiao, S. H., et al., 2011. An Early Ediacaran Assemblage of Macroscopic and Morphologically Differentiated Eukaryotes. *Nature*, 470(7334): 390 – 393. <https://doi.org/10.1038/nature09810>
- Zachos, J., 2001. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, 292(5517): 686 – 693. <https://doi.org/10.1126/science.1059412>
- Zhang, H. B., Guan, D. S., Zheng, S. Y., 2001. Carbon Cycling of Tropical-Rain Forest and Its Implication. *Tropical Geography*, 21(2): 178 – 182 (in Chinese with English abstract).

附中文参考文献

- 高林志, 尹崇玉, 邢裕盛, 1999. 新元古代微古植物组合序列与层序地层学. 地层古生物论文集, 27: 28 – 36.
- 梅冥相, 2016. 地球历史中的巨型氧化作用事件: 了解古地理背景演变的重要线索. 古地学报, 18(3): 315 – 334.
- 聂道平, 徐德应, 王兵, 1997. 全球碳循环与森林关系的研究——问题与进展. 世界林业研究, 5: 33 – 40.
- 邢裕盛, 刘桂芝, 1973. 燕辽地区震旦纪微古植物群及其地质意义. 地质学报, 47(1): 1 – 31, 138.
- 尹崇玉, 高林志, 1997. 豫西鲁山新元古界洛峪群洛峪口组宏观后生植物新发现. 地质论评, 43(4): 355.
- 张洪波, 管东生, 郑淑颖, 2001. 热带雨林的碳循环及其意义. 热带地理, 21(2): 178 – 182.
- 中国科学院, 2015. 中国学科发展战略: 地球生物学. 北京: 科学出版社, 368.