



专题: 地球生物学前沿

评述

地球生物学前沿: 进展与问题

谢树成, 殷鸿福*

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

* 联系人, E-mail: hfyin@cug.edu.cn

收稿日期: 2013-05-08; 接受日期: 2013-09-09; 网络版发表日期: 2014-05-12

中国科学院地球生物学与天体生物学学科发展战略研究、国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2011CB808800)、国家自然科学基金重点项目(批准号: 41330103)和高等学校学科创新引智计划项目(编号: B08030)资助



摘要 地球生物学是地球科学与生命科学的交叉学科, 其核心任务是探讨生物与环境的相互作用和协同演化. 在分析国际地球生物学的研究进展、中国科学院学部地球生物学前沿论坛成果以及本专辑代表性论文的基础上, 本文简要评述了重大地质突变期的地球生物学、地质微生物与全球环境变化以及极端环境地球生物学这三大主题的主要研究进展和存在的科学问题. 在重大地质突变期的地球生物学方面, 人们已经认识到生命的起源、辐射、灭绝和复苏等重大生命事件的发生与地球深部过程以及受其影响的海-陆-气环境过程密切相关; 但对于地质历史时期生物与环境是如何协同演化的, 其具体的机制和动力学过程是什么, 还知之甚少. 在地质微生物与全球环境变化方面, 各类地质微生物功能群不仅灵敏地响应地质环境的变化, 而且通过元素循环和矿物转变对地质环境产生重要影响; 但人们对不同地质微生物功能群是如何通过协同作用而改变地质环境的, 还了解得很少. 在极端环境地球生物学方面, 人们从深海、冰川冻土、地下水、洞穴和热泉等极端环境中发现和分离出一些重要的微生物, 并开展了许多生物学的研究; 但真正能上升到极端环境地球生物学的研究很少, 极端环境微生物的地球化学功能还远未查明. 地球生物学将大大拓展生物过程研究的时空范畴, 在资源领域和全球变化领域有广阔的应用前景. 地球生物学需要多学科的协同研究, 包括加强地质微生物的研究, 加强生物地球化学循环的数据库建设和定量化模型研究, 加强各类典型地质环境条件的研究, 加强生物过程与物理化学过程的耦合研究.

关键词

微生物功能群
极端环境
生物危机
古生物学

地球生物学(geobiology)作为一个新兴交叉学科正在国际上迅猛发展. 为了加强对地球生物学前沿科学问题的探讨, 中国科学院学部于 2013 年 3 月 16~17 日在北京组织召开了地球生物学前沿论坛, 分别对重大地质突变期的地球生物学、地质微生物与全球环境变化以及极端环境地球生物学等三大主题内容进行了热烈的讨论. 本论文和本专辑在结合国内

外地球生物学研究的基础上, 进一步对这些内容进行分析 and 总结, 以促进我国地球生物学的快速发展.

1 地球生物学的核心科学问题

地球生物学是地球科学与生命科学交叉结合形成的新学科, 它与地球化学(geochemistry)、地球物理

中文引用格式: 谢树成, 殷鸿福. 2014. 地球生物学前沿: 进展与问题. 中国科学: 地球科学, 44: 1072-1086

英文引用格式: Xie S C, Yin H F. 2014. Progress and perspective on frontiers of geobiology. Science China: Earth Sciences, 57: 855-868, doi: 10.1007/s11430-013-4731-1

学(geophysics)一起分别构成了研究地球系统的化学过程、物理过程和生物过程的学科体系(谢树成等, 2006; 殷鸿福等, 2008). 地球生物学研究生命与地球环境之间, 或者生物圈与地圈之间的相互作用和协同演化(谢树成等, 2011; Knoll 等, 2012). 在相互作用方面, 地球生物学不仅研究环境对生物的影响, 而且更注重生物对环境的作用. 过去的研究多侧重于环境变化对生物产生的影响, 如温度变化、缺氧硫化环境的出现对地质历史时期动植物大灭绝产生的影响、不同的古地理环境形成了特有的古生物地理区系等等. 然而人们对于生物是如何作用于环境的问题却知之甚少, 而这正是地球生物学所要回答的重大科学问题. 地球生物学的一些先驱者特别强调生物对环境的作用. 例如, 提出盖雅假说的 James Lovelock 强调了生物过程对地球演化的重要性, 荷兰古生物学家 Peter Westbroek 把生命作为一种地质营力, 俄罗斯科学家 Georgy Adamovich Nadson 把微生物作为一种地质营力等等(Reiter 和 Thiel, 2011), 这些都体现了生物对地球环境的巨大作用. 生物在地球物质的形成、风化、沉积和成岩过程中均发挥重要作用.

要回答生物对地球环境的作用这一核心科学问题, 仅靠研究生物圈本身是不够的, 需要对诸如海洋、大气、岩石和土壤等各种环境进行协同研究. 在生物圈内部, 仅靠研究动物和植物是不够的, 因为微生物在地球演化中扮演了极其重要的角色. 在技术方法上, 不仅涉及研究各类动植物化石的形态学技术、研究地质微生物的分子和同位素技术, 还涉及研究各类环境条件的沉积学、地球化学和地球物理学的技术, 乃至一些矿物学、岩石学方法. 在理论上, 生物进化的不可逆性和阶段性, 以及生理学、生态学等学科的基本原理, 都是地球生物学的理论依据. 生物与环境之间的相互作用导致了它们的协同演化. 相互作用是动因, 协同演化是结果. 而这种相互作用是通过生物的生理、生态功能实现的. 因此, 从研究对象、研究技术方法和基本原理等方面分析, 地球生物学是学科整合交叉的产物, 其中在研究生命的起源、辐射、灭绝和复苏方面是对古生物学的继承和发展. 因为生物与环境相互作用涉及多学科协同研究, 地球生物学的学科边界是动态的(Knoll 等, 2012), 而且如同地球化学和地球物理学一样, 它与地球科学其他学科如地质学与古生物学会有一定的交叉. 但有

一点应是明确的, 那就是它的核心是研究生物与环境之间如何通过相互作用而实现协同演化, 进而形成当前我们所看到的地球环境.

围绕地球生物学这一核心科学问题, 本次研讨会认为当前的研究应主要从三大主题入手. 一是重大地质突变期的地球生物学. 它是深时地球生物学(deep-time geobiology)的重点内容, 主要探索地质历史时期已经发生的地球生物学过程. 二是地质微生物与全球环境变化, 主要探索地质微生物对全球环境变化的响应和反馈. 三是极端环境地球生物学, 探索各种极端环境条件下生物的生理和生态功能, 特别是生物对极端环境条件的适应, 为探索生命起源和天体生物学服务. 后两大主题更多地聚焦在现代环境下的地球生物学过程, 即现代生物是如何作用于地质环境的, 又是如何对地质环境的变化产生响应的. 深时地球生物学的研究需要实现从古生物学到地球生物学的过渡, 而现代环境地球生物学的研究需要实现从生物学到地球生物学的跨越. 很显然, 地球生物学不同于生物学, 是地球科学与生命科学的结合. 为了回答生物是如何通过生理、生态功能对地质环境产生作用的, 特别是阐述作用的过程, 地球生物学需要应用生物学的方法, 研究生物学属性, 了解其生理生态功能. 没有生物学的研究基础, 谈不上地球生物学的深入, 这正体现了地球生物学的学科交叉特性.

2 重大地质突变期的地球生物学

在漫长的地质历史中, 突变期是个关键点, 它是生物事件与环境事件的集中爆发期, 是生物与环境相互作用表现得最集中和最突出的时期.

2.1 重要进展

新元古代与寒武纪之交是地球历史上的一个重大地质突变期, 出现了雪球地球、第二次大氧化和局部硫化海洋等一系列环境事件. 当时, 至少出现了两次全球性冰期(大约 7.17~6.8 和 6.5~6.35 亿年前), 冰盖推进到赤道海区(Hoffman 等, 1998; Crowley 和 Berner, 2001; Macdonald 等, 2010). 冰期结束后, 在华南出现了“甲烷渗漏”形成的冷泉型碳酸盐岩(Jiang 等, 2003; Wang 等, 2008), 导致了异常的碳循环及气候环境的剧变. 与此同时, 发生了多细胞真核生物的辐射等系列生命事件(戎嘉余等, 2009): 雪球地球之

后, 6.3 亿年前的蓝田生物群呈现了疑似的多细胞动物, 5.8 亿年前出现以卵和胚胎化石为特征的瓮安生物群, 5.5 亿年前栖息以宏体软躯体为特征的埃迪卡拉生物群, 5.4 亿年前以骨骼化为特征的生物辐射, 5.25 亿年前以澄江动物群为代表的寒武纪生命大爆发的主幕构建了现代最基本的生物多样性框架(袁训来等, 2002; 陈均远, 2004; Hou 等, 2004; Hua 等, 2005; 舒德干, 2006; Yin L 等, 2007). 奥陶纪生物大辐射是继寒武纪生命大爆发之后海洋生命过程中最大的一次辐射事件, 历经约 40 Ma, 构建了历时逾 2 亿年的古生代演化动物群(Webby 等, 2004; Harper, 2006; 戎嘉余等, 2009). 这次生物大辐射的规模和形式在不同的板块、生态类型、门类与分类群间存在很大的差异(周志毅等, 2006; 詹仁斌和戎嘉余, 2006; 张元动和陈旭, 2006).

生命的爆发和辐射发生在环境好转时期, 大灭绝则出现在环境恶化时期. 显生宙数次生物大灭绝及随后的生物复苏与泛大陆的形成、海陆格局重组、洋流改变、海平面变化、火山活动和外星体撞击等环境因子的关系已被人们认识到. 作为显生宙最大生物危机的二叠纪-三叠纪之交生物大灭绝是这方面最好的诠释. 人们已经认识到这次生物危机发生在相当于浙江煤山剖面的第 24e 层到第 29 层这一段地层内(杨遵仪等, 1991; Jin 等, 2000; Xie 等, 2005; Yin H 等, 2007; Yin 等, 2012), 且持续时间可能非常短暂(Rampino 等, 2000; Shen S 等, 2011). 生态系统中不同营养水平的生物, 其复苏时间差异很大, 从 1~5 Ma 不等(Song 等, 2011; Chen 和 Benton, 2012). 同时或稍早发生的一系列重大环境变化导致了灭绝, 包括重大的碳-氮-硫循环异常(Payne 等, 2004; Xie 等, 2007, 2010; Luo 等, 2010, 2011)和海平面的显著下降(张克信等, 1996; Collin 等, 2009), 出现了广泛的海洋缺氧乃至硫化(Wignall 和 Twitchett, 1996; Isozaki, 1997; Grice 等, 2005; Cao 等, 2009; Shen Y 等, 2011)、大规模火山活动(殷鸿福等, 1989; Renne 等, 1995; Reichow 等, 2009)、分层海洋的翻转(Knoll 等, 2007)以及可能的的外星体撞击(Basu 等, 2003; Becker 等, 2004). 生物灭绝对碳、氮和硫循环异常, 以及缺氧和硫化事件的影响等在这些论著中也已有所涉及.

脊椎动物的起源和演化应是生物与环境作用的结果(戎嘉余等, 2009). 澄江生物群中的海口鱼和昆明鱼提供了最早脊椎动物的化石记录(Shu 等, 1999).

以梦幻鬼鱼为代表的志留纪潇湘脊椎动物组合是探索有颌类的早期分化和硬骨鱼类起源的宝贵化石(Zhu 等, 2009). 早泥盆世出现了最早的软骨鱼类化石(Miller 等, 2003), 晚泥盆世真掌鳍鱼和鱼石螈则见证了鱼类登陆过程(Daeschler 等, 2006). 热河生物群的发现在鸟类起源(Xu 等, 2003)、早期鸟类的辐射(Zhou, 2004)和哺乳类的早期进化(Luo 等, 2003)等方面均具有重要意义.

陆地植物的出现也是生物与环境协同演化的结果(戎嘉余等, 2009): 5.51~6.35 亿年前出现了最早的地衣化石, 5.2 亿年前出现两栖陆生植物, 4.8 亿年前开始建立稳定陆地生态系统, 4.6 亿年前出现苔藓和似苔藓的隐孢子, 4.3 亿年前植物成功登陆, 3.85 亿年前出现以种子繁殖后代的植物, 3.25 亿年前出现陆生维管植物的早期代表 *Cooksonia*(Yuan 等, 2005; Stein 等, 2007; Steemans 等, 2009; 王怿, 2010). 大气 CO₂ 浓度的降低和气候变冷所导致的干旱化促使新生代 C₃ 植物主导的生态系统向 C₄ 植物主导的生态系统的转变(Gowik 和 Westhoff, 2011).

本次论坛回顾了我国研究相对比较集中的少数突变期的地球生物学进展. 例如, 针对中元古代的缺氧硫化“Canfield 海洋”限制了海洋真核生物演化的传统观念, 新的“三明治”型古海洋化学结构模型指出, 在表层氧化水体和深部铁化水体之间, 动态地发展着一个由硫酸盐还原菌参与维持的楔状硫化带(Li 等, 2010). 该结构可能广泛存在于多个关键地质时期. 依据中国材料的研究, 建立了距今 6 亿年前后动物起源和寒武纪大爆发的阶段性辐射和灭绝的演化过程, 及其与古海洋和大气演变(明显区别于显生宙的碳循环和气候变化)之间的相互作用关系, 指出生物对表层沉积物的扰动对生物地球化学循环有明显的反馈作用(Zhu 等, 2007; 张兴亮和舒德干, 2014). 建立了华南海相二叠系-三叠系界线剖面十万年级的高精度综合年代框架, 论证了二叠纪-三叠纪之交的生物大灭绝事件发生的整个过程不超过 20 万年(Shen S 等, 2011). 通过二叠纪末和早三叠世初牙形类化石的氧同位素研究, 证明了与古、中生代之交生物大灭绝相伴随的极热事件(Sun 等, 2012). 研究表明, 中生代初长达一个世的迟缓复苏可能不是一次危机, 而是由早三叠世持续多次的环境异常(如“错时相”)及灭绝事件所致, 它们不仅彻底消灭了古生代残存类型, 而且也使得中生代类型的新生之路变得艰难, 导致中生

代初生物迟缓复苏(Tong 等, 2007). 在深时地球生物学方面, 我们已经能够勾画出环境与生物协同演化的轮廓. 图 1 显示了两两者相互作用的大致过程. 从中可见, 生命的起源、辐射、灭绝和复苏等重大生命事件的发生, 与地球海-陆-气环境过程密切相关, 而后者又受深部过程的控制及影响.

在论坛基础上, 本专辑部分论文讨论了新元古代与寒武纪之交、晚泥盆世 F-F 之交、二叠纪-三叠纪之交和晚新生代等若干重大地质突变期的一些重要地球生物学问题. 华北中元古代生物群演化与古海洋化学演化和其他地质事件的关系(石敏等, 2014)、华南埃迪卡拉纪-寒武纪之交有机碳同位素梯度和海洋分层的关系(王新强等, 2014)、寒武纪生命大爆发与海水物理化学性质等环境因素的关系(张兴亮和舒德干, 2014)、晚泥盆世 F-F 之交牙形类的磷质微球粒耳石与海水富营养化的因果关系(黄程和龚一鸣, 2014)、华南中二叠统栖霞期海平面上升诱发的赤道上升流与生产力和缺氧环境之间的因果关系(刘喜停等, 2014)、晚中新世弓颌猪的头骨与下颌的形态与森林边缘或开阔温带草原的环境存在密切关系(侯素宽等, 2014)等等, 均从不同侧面体现了一些关键地质时期的生物与环境之间的耦合关系.

2.2 亟待解决的问题

对于重大地质突变期生物演化的环境致因、生物突变及其相互作用的研究也已有了相当的进展. 但其具体的机制和动力学过程是什么, 还知之甚少. 不管是寒武纪生命大爆发, 还是奥陶纪生物大辐射, 有关环境背景研究明显不足, 深层次的环境控制因素依然不明(Zhu 等, 2007). 显生宙数次生物大灭绝的原因还存在很大争议, 它们与致灾环境因子的关系虽被提出, 但仍莫衷一是. 虽然已经认识到陆生哺乳动物的多样性变化与重大地质环境紧密相关, 但青藏高原隆升及其古气候环境变化对东亚哺乳动物演化产生怎样的影响, 哺乳动物现生目和科等不同分类单元的大量出现是否与全球变暖(古新世-始新世之交)或变冷(始新世-渐新世之交)有关(邱铸鼎和李传夔, 2004; 丁素因等, 2011), 我们对这些问题还知之甚少.

在前寒武纪早期某些重要代谢方式和生物类群的起源方面急需新的探索思路. 关于生命起源最早的碳同位素证据(>38.5 亿年)已于最近被质疑(Papineau 等, 2011). 关于约 35 亿年前叠层石是最早

的可靠的生命存在的证据和最早的产氧光合作用的证据也遭到了质疑(Brasier 等, 2002). 关于产氧光合作用和真核生物在晚太古代(27 亿年)存在的生物标志化合物证据已被证明遭到了后期有机质的污染(Rasmussen 等, 2008). 而关于这个时期生命事件的地球化学证据则均为间接的, 它们实质上是海洋化学的特征(如 Konhauser 等, 2009). 我们需要更加综合的思维和新的理论或方法重新审视以前关于这个时期生物圈的研究, 为生命的起源和早期生物圈演化提供更加可靠的观察证据.

在深时生命事件与环境事件的研究上, 存在明显的脱节, 迫切需要从地球生物学角度开展重大地质突变期的研究. 地球生命系统的革命性转折发生在距今约 6 亿年前后, 以极端寒冷的大冰期(“雪球事件”)和动物的“寒武纪大爆发”这两个重大事件的先后发生而区别于地球历史上其他转折时期. 地球生命约在 38 亿年前开始出现之后, 为什么需要经历长达 32 亿年的缓慢演化, 直到距今 6 亿年前后动物才开始出现, 并于寒武纪早期发生快速大辐射呢? 这是自 1859 年达尔文进化论代表作《物种起源》问世以来一直困扰科学界的重大谜题之一. 二叠纪-三叠纪之交生物大灭绝和三叠纪初生物迟缓复苏的环境致因, 危机期次和高精度定年等尚存在不同的观点(Shen S 等, 2011; Song 等, 2012). 对已提出的各种观点和模式需要在更广泛的地理区域和更高精度的时间框架下加以论证. 近年来, 在中国研究的重要陆生动植物还只利用了化石宝库中的部分材料, 不少关键的生物进化事件和气候环境过程有待证实, 而且尚缺乏从群落和多样性及气候环境事件的角度探寻生物对气候环境的适应和反馈, 并进而探讨其内外因素之间的紧密关联(郑艳红等, 2009; 许强等, 2010; 蒲阳等, 2011). 对于驱动脊椎动物各大类起源、植物登陆的环境因子, 我们还了解得很少.

3 地质微生物与全球环境变化

人们对海平面变化、缺氧和 CO_2 浓度等环境因素如何造成生物大灭绝开展了大量的研究, 但对生物如何影响乃至改变环境却很少过问. 人们对生物多样性如何适应当今气候变化的认识远比它如何调节气候变化的认识要深刻得多. 因此, 生命过程如何影响地球环境, 这是生物与环境相互作用中一个亟

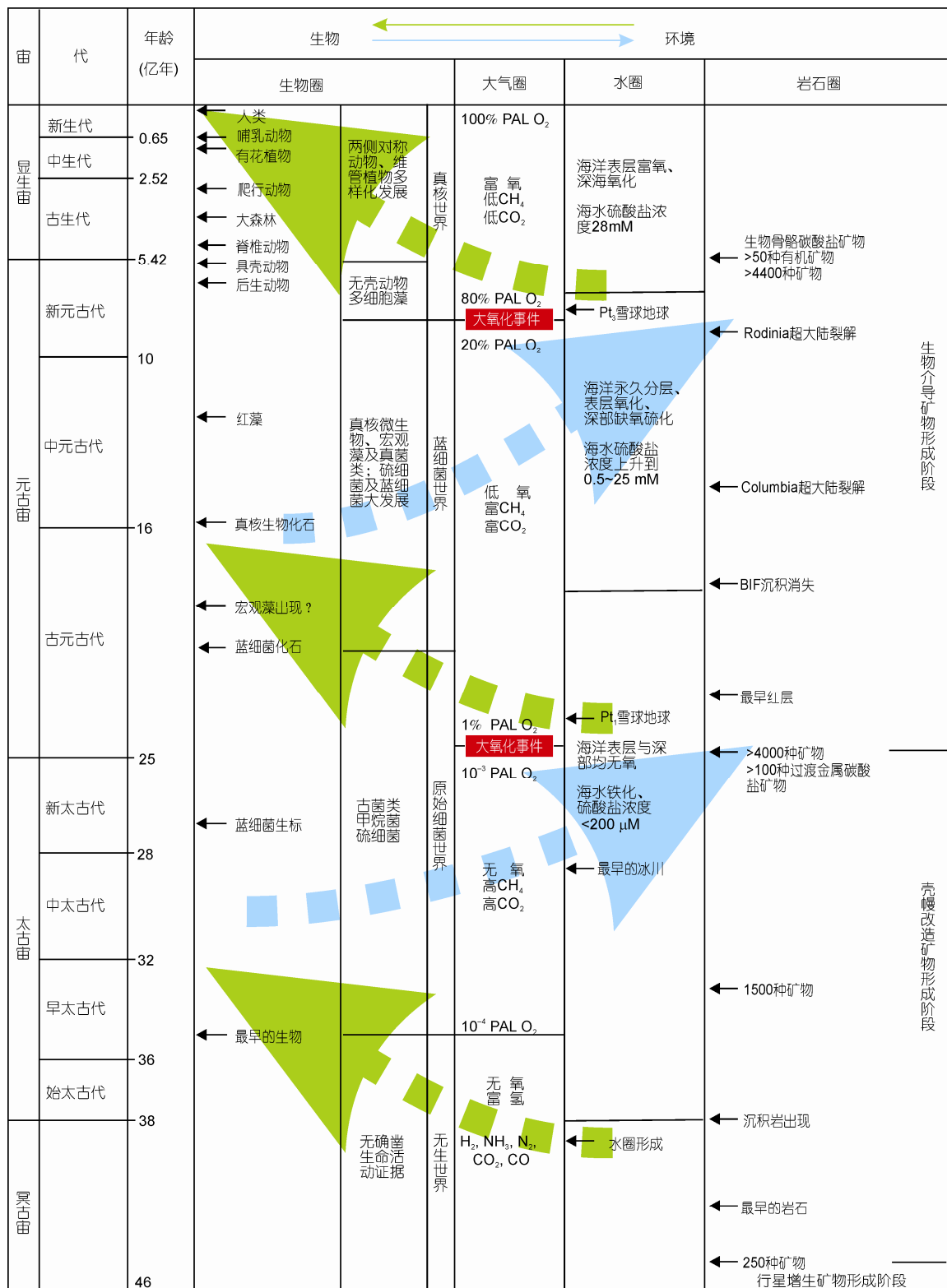


图 1 地球历史时期生物圈与大气圈、水圈和岩石圈的相互作用与协同演化

图中的箭头表示作用的方向。来自资料综合(史晓颖和蒋干清, 2011), 其中矿物学资料来自 Hazen 和 Ferry(2010)

待解决的重大科学问题,是人们深刻认识全球地质环境变化的难点.要突破人们现有的生命对地质环境作用的有限认识,一个关键点在地质微生物功能群(Strom, 2008; Kalyuzhnaya 等, 2008).它是研究生物作用于环境的关键环节和关键对象(谢树成等, 2012).

3.1 主要进展

各类地质微生物功能群通过元素循环对地质环境产生重要影响.光能自养微生物功能群是改变地球环境的最重要动力之一(Grzebyk 等, 2003; Olson, 2006),是地球由早期的无氧状态演化到富氧状况的主要机制,也是后生生物能够出现的前提条件.与碳循环有关的微生物功能群不仅影响海洋环境,更重要的是影响大气环境.在晚新元古代、三叠纪-侏罗纪之交、侏罗纪早多尔期与白垩纪早安普第期等出现了与甲烷有关的碳同位素显著负偏(Jenkyns, 2003).研究表明,这些时期各类微生物功能群单独作用或与其他生物协同作用,使地质环境条件发生变化(Raghoebarsing 等, 2006; 谢树成等, 2012).地质微生物作用、甲烷产生和释放、高温事件三者之间存在内在的成因联系.在晚前寒武纪、晚寒武世、奥陶纪-志留纪之交、晚泥盆世、二叠纪-三叠纪之交以及白垩纪的数次大洋缺氧时期出现了硫化海洋(Canfield, 1998; Grice 等, 2005; Marynowski 和 Filipiak, 2007; Armstrong 等, 2009; van Bentum 等, 2009; Gill 等, 2011),其时典型的微生物功能群有硫酸盐还原微生物、 H_2S 的厌氧氧化细菌和硫化物的好氧化细菌.其中,硫酸盐还原细菌/古菌产生的大量 H_2S , 是形成硫化海洋的前提.代谢氮的微生物功能群则主要影响地质环境的营养条件(谢树成等, 2012).在古新世-始新世之交、白垩纪、二叠纪-三叠纪之交,海洋缺氧使海水出现寡营养,水体硝酸根缺乏,固氮蓝细菌通过固定大气 N_2 为生物提供了可利用的氮,从而影响海洋的初级生产力(Kuypers 等, 2004; Luo 等, 2011; Zehr 和 Kudela, 2011; Jia 等, 2012).微生物参与铁的氧化及还原过程,不仅是地表能量流的重要途径之一,而且与各类地质过程及其环境变化密切相连(Weber 等, 2006).广布于全球前寒武纪(36~18 亿年前, Klein, 2005)的条带状铁建造,就是早期的不产氧光合铁氧化菌和后来的产氧光合细菌使海水中溶解的丰富的 $Fe(II)$ 被大规模氧化成 $Fe(III)$ -氧化物而形成

的(Konhauser 等, 2007; Posth 等, 2008; Johnson 等, 2008; Li 等, 2011).当代自然环境研究的焦点是关键带(The Critical Zone),即地表岩石-土壤-生物-水-大气相互作用带,微生物在它的生物地球化学循环中也起着关键的作用(刘丛强, 2007).

在本次论坛上,矿物-微生物协同进化引起很大的重视(Dong, 2010).19~25 亿年前的光合微生物功能群导致了大氧化事件(Great Oxidation Event),迄今无疑问的产氧光合微生物是 21.5 亿年的紫细菌化石.已经报道了早元古代硅铁建造中异养微生物成矿作用和微生物磷循环的证据(Li 等, 2011, 2013).有氧环境大大地丰富了矿物的多样化,使地球上矿物的种类由 1500 种左右增加到 4000 多种(Hazen 和 Ferry, 2010),地史早期矿物-微生物协同进化的阶段性可能成为划分太古代和元古代的有用指标.生物控制矿化作用的典型例子是趋磁细菌体内形成的磁铁矿或胶黄铁矿磁小体,生物利用它在地磁场中定向,并快速游弋到最佳生态位.现已初步掌握趋磁细菌的多样性、地理分布和生存环境,揭示出其具有地理分布格局,且与地磁强度有关,这具有古环境和古地磁学意义(潘永信等, 2004).生物诱导的矿化作用是由于生物活动导致微环境的改变(如 pH 和水化学等),进而导致矿物的生成,如生物诱导的碳酸盐、粘土矿物和氧化物等,典型的例子是在常温环境形成的白云石.研究发现,在天然半导体矿物参与下,光照可促进微生物加速生长和群落构成显著改变,这意味着自然界可能存在除光能营养和化能营养以外的第三种营养途径——光电能营养(Lu 等, 2012).地质微生物可通过三种途径来示踪全球环境变化(Xie 等, 2003; 谢树成等, 2013).一是微生物通过群落组成的变化记录古水文条件(极端干旱事件、土地盐碱化和洪涝灾害等),二是通过脂类分子和同位素来定量重建全球古温度(如长链烯酮 U_k^{37} , TEX_{86} 和 MBT/CBT 等指标),三是通过与其他生物(如泥炭藓)的相互作用来记录环境变化.

本专辑的部分论文分别从沉积学、矿物学、微生物学、分子有机地球化学和生物地球化学等几个方面讨论了地质微生物与环境的关系.在环境对微生物的影响方面,微生物脂肪醇的一些分子参数与温度的相关关系是微生物细胞膜适应环境温度变化的结果(杨欢等, 2014),玛珥湖趋磁细菌的地理分布可能是隔离分化过程和扩散过程共同作用的结果(林巍等,

2014). 太阳能激发天然半导体矿物光催化所产生的光电子, 极有可能是早期生命可利用的初始电子能量来源形式之一(鲁安怀等, 2014). 古近纪沙河街组膏盐层和钙质岩分别记录了蓝细菌、颗石藻等不同的古生产力组成(李国山等, 2014). 在微生物对环境作用方面, 泥炭藓不同部位的微生物功能群对泥炭地甲烷循环等具有重要的作用(向兴等, 2014), 二叠纪-三叠纪之交生物大灭绝期间出现的许多微生物功能群对海洋水化学具有重要影响(罗根明等, 2014). 这些工作不仅体现了地质微生物对环境变化具有灵敏的响应能力, 而且反映了地质微生物可以通过影响元素循环和矿物转变而对地质环境产生重要作用.

3.2 需要探索的科学问题

需要指出的是, 地质微生物功能群对环境作用的研究才刚刚开始. 作为地球生物学关键突破点的地质微生物, 人们对其本身的研究大多是空白, 更谈不上它与地质环境的协同作用. 微型生物碳泵是微生物通过生物地球化学循环作用于环境的一个具体表现, 但需要深入的地球生物学过程研究(Jiao 等, 2010). 需要特别注意的是, 在一些重大地质环境演化过程中, 不同微生物功能群往往是协同作用的, 导致了多种环境事件同时出现. 在二叠纪-三叠纪之交, 不仅出现了固氮微生物(蓝细菌)、硫代谢微生物(绿硫细菌)和甲烷微生物(I 型甲烷氧化细菌)等各类微生物功能群的大爆发, 而且出现了硫化海洋、低浓度硫酸盐海洋、异常碳循环和气候事件, 以及生物大灭绝等(谢树成等, 2012). 这不仅反映了一些关键微生物功能群的协同作用, 而且微生物功能群与环境之间也是协同作用的. 不同微生物的协同作用, 在改变环境的同时, 还导致一些黑色岩系的形成, 从而为矿产资源和能源的形成创造了条件, 但目前从地球生物学角度评价这些资源和能源形成的研究还不多(殷鸿福等, 2011).

微生物对地质环境的响应还了解得很少. 尽管人们在现代过程调查的基础上, 分别建立了藻类(U_k^{37})、古菌(TEX_{86})以及细菌(MBT/CBT)的脂类分子参数与古温度之间的定量关系, 但这些关系式的应用存在许多限定条件, 不能无限制夸大它们的应用范围(周浩达等, 2011; 谢树成等, 2013; Pearson 和 Ingalls, 2013; Schouten 等, 2013). 而且, 由于热成熟度的影响, 这些指标在前侏罗纪地层的应用还是一

个未知数. 除了古温度, 我们对地质微生物对其他环境因子的响应规律了解得很少. 地质微生物在多大程度上指示地质历史时期区域性的干旱、洪涝等古水文事件还需要深入探索(Xie 等, 2012, 2013). 地质微生物对大气 CO_2 浓度的响应规律、对古海洋水化学的指示意义等均有待做更多的工作. 地质微生物如何通过改变高等植物的有机质来响应全球环境变化, 目前还做得不多(罗攀等, 2012).

4 极端环境地球生物学

地球上存在多种多样的极端环境, 如极高温、极低温、高压、高盐、高放射性和极度酸碱性等, 这些环境的生物响应和反馈作用引起人们极大关注, 但研究难度很大.

4.1 初步进展

当前, 人们不断地从一些极端环境中发现乃至分离出一些重要的微生物, 并开展了许多生物学的研究, 如微生物的多样性、地理区系以及生理、生态功能等. 这些生物学工作为极端环境地球生物学的研究创造了前提. 近年来, 深海沉积物的生物学研究积累了许多资料, 部分工作已经开始深入到地球生物学的研究. 在这些黑暗环境, 除了受温度和压力等环境条件的影响外, 生物的主要限制因子是能量. 由于缺乏光线, 这些极端环境的微生物主要通过氧化还原反应获得能量. 微生物也正是通过这些反应改变地质环境. 目前这方面进展较大的是有关微生物参与的 CH_4 循环. 目前已知参与沉积物中 CH_4 循环的微生物为产甲烷古菌和甲烷氧化古菌. 其中, 参与甲烷氧化的古菌可以分为三大类即 ANME-1, 2, 3, 它们与已知的产 CH_4 古菌有很近的亲缘关系, 推测甲烷氧化的代谢途径很可能是甲烷产生途径的逆转. 在海洋环境中, 甲烷氧化普遍是通过甲烷氧化古菌与硫酸盐还原细菌的共生来完成(Orphan 等, 2001; Zhang 等, 2003), 现在也发现甲烷氧化还可以与铁锰还原作用耦合(Liu 等, 2011). 除了深海沉积物以外(Agogué等, 2008; Glud 等, 2013), 大洋玄武岩壳(Edwards 等, 2011; Lever 等, 2013)、海底热泉和冷泉(Martin 等, 2008)的细菌多样性也很高. 一些细菌已经被证实参与了大洋玄武岩壳的蚀变, 以及铁的氧化与还原(Fisk 等, 1998). 古菌在大洋玄武岩壳的多

样性比较低, 在热泉喷口的多样性较高(Wang 等, 2013). 宏基因组研究表明, 热泉喷口的古菌代谢途径具有多样性和特殊性, 推测与其对深海环境的适应有关(Xie 等, 2011). 深海热泉微生物由于其生存环境和代谢活性的特殊性, 被认为可能与地球早期生命的起源有关, 成为生命起源相关研究的热点之一(Martin 等, 2008).

热泉是地球上广泛存在的一类极端地质环境. 温度是热泉环境中影响微生物生命活动的重要因素(Rothschild 和 Mancinelli, 2001), 主要通过控制微生物介导的生源元素循环而影响热泉微生物的生命活动. 目前, 对部分功能微生物介导的生源元素循环的温度上限取得了一定的认识. 例如, 微生物固氮作用以及微生物介导的氨氧化与亚硝酸盐氧化作用可以发生在 90°C 以上的热泉中(Mehta 和 Baross, 2006; de la Torre 等, 2008; Reigstad 等, 2008; Jiang 等, 2010). 这些发现对生源元素循环与温度关系的已有认识提出了挑战, 对于探索地球早期生命以及地外生命具有极其重要的科学启示意义.

极端寒冷环境微生物也取得了重要进展. 微生物可以出现在温度低至-100°C 的大气中间层(41~77 km), 微生物细胞在对流层云的凝聚中起作用, 并可成为成冰的核(Ekstrom 等, 2010). 冰川微生物研究为探索寒冷的地外生命提供依据, 其丰度在不同冰川中有较大差别, 与尘埃含量、深度和高度有关系. 北极和青藏高原冰芯中的微生物与钙离子(即尘埃)含量密切相关, 从而具有很好的气候意义(Yao 等, 2008; Miteva 等, 2009). 尽管南极冰川底部的一些湖泊的微生物丰度很低, 但南极冰盖下被长期隔离的湖泊被认为是生命的绿洲, 发现了至少 30 个新的嗜冷微生物种和属(Margesin 和 Miteva, 2011; Murray 等, 2012). 细菌和真菌能够在-20°C 甚至是-39°C 冻土中进行生长和代谢活动(Bakermans, 2008), 而且可以在 50 万年的冻土中生存(Johnson 等, 2007). 近来研究发现, 冰川微生物对全球碳循环、铁-硫循环具有重要作用(Anesio 等, 2009; Mikucki 等, 2009; Margesin 和 Miteva, 2011).

洞穴是陆地的一个极端环境, 缺乏光线和营养. 现在已经了解, 一些洞穴微生物与地表土壤和水体的微生物有亲缘关系. 一个洞穴的不同地带因具有不同的物理化学参数和营养条件, 其微生物组成也可能不一样(Pronk 等, 2009). 20 世纪 90 年代中期, 分

子生物学技术的应用使洞穴的化能自养微生物研究得到快速发展(Chen 等, 2009), 与深海热泉喷口的化能自养微生物研究几乎同时. 代谢硫的洞穴微生物与深海热泉喷口的化能自养微生物可进行对比, 同时为探索地外生命提供对照. 洞穴真菌和古菌的多样性比较高(Chroňáková 等, 2009; Vaughan 等, 2011). 生物膜及其中的微生物可通过多种方式在洞穴碳酸钙沉淀中起重要作用(Cañaveras 等, 2006; Barton 和 Northup, 2007; 连宾等, 2011).

地下水系统因温度比较低、缺乏光照、缺乏有机质和营养, 也被称为一种极端环境(Danielopol 等, 2000), 主要以异养和化能自养微生物为主, 以异养的 Proteobacteria, Actinobacteria, Firmicutes 和 Bacteroidetes 较为常见, 并且多数附着在地下水的颗粒物质中(Griebler 和 Lueders, 2009). 地下水微生物多样性总体比较低, 明显不同于地表水和土壤, 但真正具有环境特异性的地方性微生物群还没有发现过. 地下水微生物具有功能的多样性(Rogers 和 Casciotti, 2010), 甲烷和氨的氧化作用、反硝化作用、硫酸盐还原作用、甲烷生成作用、化能自养作用和特定有机质的降解作用等均有涉及.

在本次论坛上, 欧阳自远院士介绍了对地外生命信息的探测结果, 特别是对火星、木卫二、土卫二、土卫六、彗星、陨石和星际尘埃的研究进展. 将地球上微生物生存的极端环境条件在这些地外天体上的应用正是从地球生物学向天体生物学的延伸. 在本专辑中, 极端环境微生物研究被认为有助于重建早期生命的起源与进化过程, 而其中的能量供给是生命与环境协同演化的桥梁(肖湘和张宇, 2014), 蛇纹石化作用是生命起源最重要的物质和能量来源(王先彬等, 2014). 通过各种极端环境条件下的模拟实验(李俊和李一良, 2014), 可以探讨生物标志矿物和生物有机分子在地质或行星环境中长期保存的可能性, 从而为极端环境地球生物学的研究提供重要的物理化学边界条件.

4.2 需要探索的科学问题

虽然极端环境地球生物学的研究已开展了系列的工作, 但多数工作还是在对可培养极端微生物的生物学研究, 聚焦在生物是如何适应这些极端环境条件. 对于极端环境生物如何参与各种元素的循环, 如何作用于地质环境, 特别是极端环境中不可培养

微生物的地质作用, 我们的了解和研究尚非常有限. 目前, 极端环境生物的研究主要在回答“谁在那里”的科学问题, 对于“为什么在那里”、“在那里干什么”等这些涉及地球生物学过程的问题还远没有回答. 对这些微生物如何响应极端环境条件, 又如何参与各种元素循环, 我们了解得极少. 特别是, 人们已经认识到微生物存在生物地理区系, 但其分布规律和受控因素还知之甚少.

在深海沉积物、大洋玄武岩壳、海底热泉和冷泉以及陆地热泉等极端环境均发现了一些重要的微生物, 其多样性出乎意料, 但这些微生物的地球化学功能却远未查明, 人们不清楚这些微生物的地质作用到底有多大. 即使是研究比较多的 CH_4 , 人们对于哪些微生物类群直接参与了 CH_4 的形成和氧化, 控制它们分布的物理、化学因素是什么, 具体的代谢和调控机制是什么, 等等, 还很不清楚. 除了直接参与 CH_4 循环有关的古菌以外, 海洋沉积物中还存在大量尚未培养且具体功能未知的古菌类群(Schleper 等, 2005; Meyer-Dombard 等, 2005; Wang 等, 2013). 这些古菌类群的生理功能、地质地球化学作用几乎未知.

在极端寒冷环境, 微生物适应寒冷条件的分子机理、微生物的代谢活动和地质作用、微生物生存达数十万年之久的机理、微生物的地理区系等远未清楚. 冰川和冰芯中微生物的古气候意义还有待挖掘. 在高温环境中, 与生源元素循环有关的代谢途径是如何进行的, 由哪些微生物调控的, 热泉中是否存在具有高温代谢途径的生物暗物质(biological dark matter, Rinke 等, 2013), 是否与生源元素循环有关, 这些问题还有待研究. 至今我们对洞穴微生物的多样性、微生物分布的影响因素和微生物的作用了解得也很有限. 我们对细菌有了一些了解, 但对古菌和真核微生物了解得很少. 洞穴系统的甲烷循环才刚开始受到人们的关注(Engel, 2010). 地下水微生物的研究大多集中在污染的地下水系统, 而涉及真正原始的地下水系统比较少. 涉及地下水微生物功能的标志基因的研究很有限, 把微生物功能与地下水生态功能直接联系起来的工作还基本没有(Griebler 和 Lueders, 2009). 我们对地下水微生物的生物地理区系、微生物的成种、扩散和灭绝等过程、微生物随时间的变化等了解得很少.

5 地球生物学的应用前景

5.1 地球生物学拓展研究生物过程的时空范畴

在时间上, 迄今为止的生物演化史基本上是 6.5 亿年以来以显生宙为主的历史. 从 38~6.5 亿年, 占整个生命历程 5/6 的生命史基本上是一片空白. 而这 1/6 的以显生宙为主的生物史, 也缺乏构成生物量主体和生态系基础的微生物演化史. 在空间上, 由于微生物与矿物、岩石的相互作用广泛, 在广大深海区、活动沉积区(复理石、混杂堆积和洋壳堆积区)、哑地、层区(红土、风成砂岩、白云岩与蒸发岩等)和极端地质环境, 乃至外太空环境, 应用地球生物学特别是地球微生物学和分子地球生物学的技术方法, 都能够发现古代生物的活动痕迹, 实际上地球生物学过程参与了整个地表过程乃至某些深部过程. 地球生物学提供了新的视角和技术方法, 使我们能把生命演化的历史大幅度回溯, 并与地球演化历史耦合; 它能把研究范围向生态系统食物链的底层深入, 这些底层生物参与了创建地球演化史的全过程. 不仅如此, 地球生物学已向天体生物学延伸, 为后者提供技术方法和理论支撑.

5.2 地球生物学在资源领域的应用

陆地植物、造礁生物和微生物这三类生物积极参与了地球的碳、硫、氮循环和成岩成矿过程. 在早期成岩作用的各个阶段, 微生物都起着主要作用. 大部分化石能源(煤、油和气)和许多沉积矿产(如铁和锰矿)的形成, 至少在其原地堆积阶段和早期成岩阶段, 都经历了地球生物学(包括生物地球化学)过程. 相当一部分中、低温热液金属矿床(金、银、铅、锌、铜、砷、汞和锑)的形成, 与含矿有机热液关系密切, 也存在广义的生物作用过程. 对这些过程的研究远不如对其物理化学过程的研究深入, 因而地球生物学有参与并作出贡献的很大空间. 从油气资源的形成、保存到勘探和开采, 从矿产资源的形成、勘探到选冶, 它们无不留下地球生物学的烙印.

5.3 地球生物学在全球变化领域的应用

当前全球环境变化研究涉及比较多的是如下两个方面. 一是偏重物理过程和化学过程, 而生物过程主要涉及植被生态系统, 对微生物过程关注较少. 然而, 微生物由于处在生态系统能量金字塔的特殊位

置, 不仅对全球变化具有灵敏的响应能力, 而且还对全球变化具有至关重要的作用. 二是偏重近现代过程的研究, 而对地质过程(深时)的研究比较少. 现有百余年的资料不足以了解全球变暖的全过程及其后果以预测未来, 而且当代气候只代表冰室气候的间冰期, 是地球气候史的很小一部分. 全球变暖的全过程及其对生命与环境的影响, 必须从地质历史记录进行研究. 地球生物学可对以下全球变化及其相关研究做出贡献: 应对当前气候变化及其国际谈判的深时全球变化研究; 生物, 特别是微生物重要功能群对全球变暖响应的地质记录研究; 极端地质环境的生物适应性研究; 生物对地质环境的改造作用与人类未来的探索; 环境污染物的生物降解、转化和修复等.

6 结论

地球生物学的核心是探讨生物与环境的相互作用和协同演化. 当前的前沿是重大地质突变期的地球生物学、地质微生物与全球环境变化以及极端环境地球生物学这三大主题. 人们已经认识到生命的起源、辐射、灭绝和复苏等重大生命事件的发生, 与地球深部过程以及受其影响的地球表层过程乃至行星环境密切相关; 各类地质微生物功能群不仅灵敏地响应地质环境的变化, 而且通过元素循环和矿物转变对地质环境产生重要影响; 从深海、冰川冻土、地

下水、洞穴和热泉等极端环境中发现和分离出一些重要的微生物, 并开展了许多生物学的研究. 这些进展极大地拓展了地球生物学在地球演化史、资源和全球变化等领域的应用.

地球生物学亟待解决的科学问题可归纳为地球环境对生命系统的影响和生命系统对地球环境的作用. 具体地说包括, 早期地球环境背景及其对生命起源、演化的影响, 显生宙环境变化及其对海陆生态系统形成、演化、辐射、灭绝的影响, 全球环境变化对微生物的影响及微生物的反馈(如对海洋水化学和大气成分的影响), 极端环境微生物与深部生物圈.

回答以上这些地球生物学问题需要多方面的协同研究. 不仅要研究生物圈本身, 还必须涉及海洋、大气、岩石和土壤等各种环境. 不仅要涉及研究各类动植物化石的形态学技术、研究地质微生物的分子和同位素技术, 还涉及研究各类环境条件的沉积学、矿物学、岩石学、地球化学和地球物理学的技术. 地球生物学因而是多学科整合的产物. 需要采取的措施包括: 加强地质微生物、现代微生物作用过程、分子生物学的研究, 加强地球生物学包括生物地球化学循环的数据库建设和量化模型研究, 加强各类典型地质环境条件(如氧化还原条件、古大气 CO_2 浓度与古温度)的研究, 加强生物过程与物理化学过程的耦合研究.

致谢 感谢出席 2013 年 3 月 16~17 日地球生物学前沿论坛的 150 余位专家学者和研究生. 感谢王风平、刘勇勤、王红梅和蒋宏忱等同志提供了相关地质微生物领域的资料并提出了建议.

参考文献

- 陈均远. 2004. 动物世界的黎明. 南京: 江苏科学技术出版社. 1-366
- 丁素因, 童永生, Glyde W C, 等. 2011. 亚洲古近纪早期的年代学和哺乳动物群更替. 古脊椎动物学报, 49: 1-28
- 侯素宽, 邓涛, 何文, 等. 2014. 弓颌猪(偶蹄目、猪科)的觅食行为: 头骨和下颌骨形态功能分析的研究实例. 中国科学: 地球科学, 44: 1218-1228
- 黄程, 龚一鸣. 2014. 广西杨堤剖面上泥盆统弗拉阶-法门阶之交磷质微球粒的发现及其地球生物学意义. 中国科学: 地球科学, 44: 1171-1184
- 李国山, 王永标, 卢宗盛, 等. 2014. 古近纪湖相烃源岩形成的地球生物学过程. 中国科学: 地球科学, 44: 1206-1217
- 李俊, 李一良. 2014. 模拟成岩或低级变质作用对铁氧化菌席的影响. 中国科学: 地球科学, 44: 1263-1272
- 连宾, 袁道先, 刘再华. 2011. 岩溶生态系统中微生物对岩溶作用影响的认识. 科学通报, 56: 2158-2161
- 林巍, 王寅炤, 陈海涛, 等. 2014. 吉林龙岗火山区玛珥湖趋磁细菌多样性与分布. 中国科学: 地球科学, 44: 1253-1262
- 刘丛强. 2007. 生物地球化学过程与地表物质循环——西南喀斯特流域侵蚀与生源要素循环. 北京: 科学出版社. 447-583
- 刘喜停, 颜佳新, 薛武强, 等. 2014. 华南中二叠统栖霞组海相烃源岩形成的地球生物学过程. 中国科学: 地球科学, 44: 1185-1192

- 鲁安怀, 王鑫, 李艳, 等. 2014. 矿物光电子与地球早期生命起源及演化初探. 中国科学: 地球科学, 44: 1117–1123
- 罗根明, 谢树成, 刘邓. 2014. 二叠纪-三叠纪之交重大地质突变期微生物对环境的作用. 中国科学: 地球科学, 44: 1193–1205
- 罗攀, 彭平安, 吕厚远, 等. 2012. 表土长链正构烷烃 CPI 值的纬向变化: CPI 作为气候干旱程度替代指标的证据. 科学通报, 42: 1729–1741
- 潘永信, 邓成龙, 刘青松, 等. 2004. 趋磁细菌磁小体的生物矿化作用和磁学性质研究进展. 科学通报, 49: 2504–2510
- 蒲阳, 张虎才, 王永莉, 等. 2011. 青藏高原冰蚀湖沉积物正构烷烃记录的气候和环境变化信息: 以希门错为例. 科学通报, 56: 1132–1139
- 邱铸鼎, 李传夔. 2004. 中国哺乳动物区系的演变与青藏高原的抬升. 中国科学 D 辑: 地球科学, 34: 845–854
- 戎嘉余, 周忠和, 王恽, 等. 2009. 生命过程与环境的协同演化. 见: 中国科学院地学部地球科学发展战略研究组, 主编. 21 世纪中国地球科学发展战略报告. 北京: 科学出版社. 81–91
- 石敏, 冯庆来, 朱士兴. 2014. 华北中元古代燕山盆地生物群演化及其与地质事件的耦合关系. 中国科学: 地球科学, 44: 1124–1141
- 史晓颖, 蒋干清. 2011. 前寒武纪微生物地质作用与地球表层系统演化. 见: 谢树成, 殷鸿福, 史晓颖, 主编. 地球生物学: 生命与地球环境的相互作用和协同演化. 北京: 科学出版社. 191.
- 舒德干. 2006. 澄江化石库中主要后口动物类群起源的初探. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等, 主编. 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. 109–123
- 王先彬, 欧阳自远, 卓胜广, 等. 2014. 蛇纹石化作用、非生物成因有机化合物与深部生命. 中国科学: 地球科学, 44: 1096–1106
- 王新强, 史晓颖, Jiang G Q, 等. 2014. 华南埃迪卡拉纪-寒武纪过渡期的有机碳同位素梯度和海洋分层. 中国科学: 地球科学, 44: 1142–1154
- 王恽. 2010. 陆生植物登陆之谜. 见: “10000 个科学难题”地球科学编委会, 主编. 10000 个科学难题(地球科学卷). 北京: 科学出版社. 182–185
- 向兴, 王红梅, 龚林锋, 等. 2014. 细菌群落在神农架大九湖泥炭藓与表层沉积物的垂向变化及其生态意义. 中国科学: 地球科学, 44: 1244–1252
- 肖湘, 张宇. 2014. 极端环境中的生命过程: 生命与环境协同演化探讨. 中国科学: 地球科学, 44: 1087–1095
- 谢树成, 杨欢, 罗根明, 等. 2012. 地质微生物功能群: 生命与环境相互作用的重要突破口. 科学通报, 57: 3–22
- 谢树成, 龚一鸣, 童金南, 等. 2006. 从古生物学到地球生物学的跨越. 科学通报, 51: 2327–2336
- 谢树成, 黄咸雨, 杨欢, 等. 2013. 示踪全球环境变化的微生物代用指标. 第四纪研究, 33: 1–18
- 谢树成, 殷鸿福, 史晓颖, 等. 2011. 地球生物学: 生命与地球环境的相互作用和协同演化. 北京: 科学出版社. 1–345
- 许强, 丁林, 张利云, 等. 2009. 青藏高原现代食草动物牙齿珐琅质稳定同位素特征及古高度重建意义. 科学通报, 54: 2160–2168
- 杨欢, 丁伟华, 谢树成. 2014. 海南尖峰岭不同海拔土壤中微生物脂肪酸和脂肪醇分布特征及其对古海拔、古温度重建的启示. 中国科学: 地球科学, 44: 1229–1243
- 杨遵仪, 吴顺宝, 殷鸿福, 等. 1991. 华南二叠-三叠纪过渡期地质事件. 北京: 地质出版社
- 殷鸿福, 黄思骥, 张克信, 等. 1989. 华南二叠纪-三叠纪之交的火山活动及其对生物绝灭的影响. 地质学报, 63: 169–181
- 殷鸿福, 谢树成, 秦建中, 等. 2008. 对地球生物学、生物地质学和地球生物相的一些探讨. 中国科学 D 辑: 地球科学, 38: 1473–1480
- 殷鸿福, 谢树成, 颜佳新, 等. 2011. 海相碳酸盐烃源岩评价的地球生物学方法. 中国科学: 地球科学, 41: 895–909
- 袁训来, 肖书海, 尹磊明, 等. 2002. 陡山沱期生物群——早期动物辐射前夕的生命. 合肥: 中国科学技术大学出版社. 1–171
- 詹仁斌, 戎嘉余. 2006. 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, 主编. 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. 259–283
- 张克信, 童金南, 殷鸿福, 等. 1996. 浙江长兴二叠系一三叠系界线剖面层序地层研究. 地质学报, 70: 270–281
- 张兴亮, 舒德干. 2014. 寒武纪大爆发的因果关系. 中国科学: 地球科学, 44: 1155–1170
- 张元动, 陈旭. 2006. 华南早-中奥陶世笔石动物的辐射演化. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等, 主编. 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. 285–316
- 郑艳红, 周卫健, 谢树成, 等. 2009. 正构烷烃分子化石与孢粉记录的指示意义对比: 以华南地区为例. 科学通报, 54: 1749–1755
- 周浩达, 胡建芳, 明荔莉, 等. 2011. 150 年来若尔盖泥炭沉积支链四醚膜类脂及古环境重建. 科学通报, 56: 1741–1748
- 周志毅, 袁文伟, 周志强. 2006. 华南陆块奥陶纪三叶虫辐射. 见: 戎嘉余, 方宗杰, 周忠和, 等, 主编. 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. 197–213
- Agogué H, Brink M, Dinasquet J, et al. 2008. Major gradients in putatively nitrifying and non-nitrifying archaea in the deep North Atlantic. Nature, 456: 788–791
- Anesio A M, Hodson A J, Fritz A, et al. 2009. High microbial activity on glaciers: Importance to the global carbon cycle. Glob Change Biol, 15: 955–960
- Armstrong H A, Abbott G D, Turner B R, et al. 2009. Black shale deposition in an Upper Ordovician-Silurian permanently stratified, peri-glacial basin, southern Jordan. Paleogeogr Paleoclimatol Paleocol, 273: 368–377

- Bakermans C. 2008. Limits for microbial life at subzero temperatures. In: Margesin R, Schinner F, Marx J C, et al, eds. *Psychrophiles: From Biodiversity to Biotechnology*. Berlin: Springer Verlag. 17–28
- Barton H A, Northup D E. 2007. Geomicrobiology in cave environments: Past, current and future perspectives. *J Cave Karst Stud*, 69: 163–178
- Basu A, Petaev M I, Poreda R J, et al. 2003. Chondritic meteorite fragments associated with the Permian-Triassic boundary in Antarctica. *Science*, 302: 1388–1392
- Becker L, Poreda R J, Basu A R, et al. 2004. Bedout: A possible End-Permian impact crater offshore of Northwestern Australia. *Science*, 304: 1469–1476
- Brasier M D, Green O R, Jephcoat A P, et al. 2002. Questioning the evidence for Earth's oldest fossils. *Nature*, 416: 76–81
- Cañaveras J C, Cuezva S, Sanchez-Moral S, et al. 2006. On the origin of fiber calcite crystals in moonmilk deposits. *Naturwissenschaften*, 93: 27–32
- Canfield D E. 1998. A new model for Proterozoic ocean chemistry. *Nature*, 396: 450–453
- Cao C, Love G D, Hays L E, et al. 2009. Biogeochemical evidence for euxinic oceans and ecological disturbance presaging the End-Permian mass extinction event. *Earth Planet Sci Lett*, 281: 188–201
- Chen Y, Wu L, Boden R, et al. 2009. Life without light: Microbial diversity and evidence of sulfur-and ammonium-based chemolithotrophy in Movile Cave. *ISME J*, 3: 1093–1104
- Chen Z, Benton M J. 2012. The timing pattern of biotic recovery following the End-Permian mass extinction. *Nat Geosci*, 5: 375–383
- Chroňáková A, Horák A, Elhottová D, et al. 2009. Diverse archaeal community of a bat guano pile in Domica cave (Slovak Karst, Slovakia). *Folia Microbiol*, 54: 436–446
- Collin P, Kershaw S, Crasquin-Soleau S, et al. 2009. Facies changes and diagenetic processes across the Permian-Triassic boundary event horizon, Great Bank of Guizhou, South China: A controversy of erosion and dissolution. *Sedimentology*, 56: 677–693
- Crowley T J, Berner R A. 2001. CO₂ and climate change. *Science*, 292: 870–872
- Daeschler E, Shubin N H, Jenkins Jr F A. 2006. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature*, 440: 757–763
- Danielopol D L, Pospisil P, Rouch R. 2000. Biodiversity in groundwater: A large scale view. *Trends Ecol Evol*, 15: 223–224
- de la Torre J R, Walker C B, Ingalls A E, et al. 2008. Cultivation of a thermophilic ammonia oxidizing archaeon synthesizing crenarchaeol. *Environ Microbiol*, 10: 810–818
- Dong H. 2010. Mineral-microbe interactions: A review. *Front Earth Sci China*, 4: 127–147
- Edwards K J, Wheat C G, Sylvan J B. 2011. Under the sea: Microbial life in volcanic oceanic crust. *Nat Rev Microbiol*, 9: 703–712
- Ekstrom S, Noziere B, Hultberg M, et al. 2010. A possible role of ground-based microorganisms on cloud formation in the atmosphere. *Biogeosciences*, 7: 387–394
- Engel A S. 2010. Microbial diversity of cave ecosystems. In: Barton L L, Mandl M, Loy A, eds. *Geomicrobiology: Molecular and Environmental Perspective*. Dordrecht: Springer. 219–238
- Fisk M R, Giovannoni S J, Thorseth I H. 1998. Alteration of oceanic volcanic glass: Textural evidence of microbial activity. *Science*, 281: 978–979
- Gill B C, Lyons T W, Young S A, et al. 2011. Geochemical evidence for widespread euxinia in the Later Cambrian ocean. *Nature*, 469: 80–83
- Glud R, Wenzhöfer F, Middelboe M, et al. 2013. High rates of microbial carbon turnover in sediments in the deepest oceanic trench on Earth. *Nat Geosci*, 6: 284–288
- Gowik U, Westhoff P. 2011. The path from C₃ to C₄ Photosynthesis. *Plant Physiol*, 155: 56–63
- Grice K, Cao C, Love G D, et al. 2005. Photic zone euxinia during the Permian-Triassic superanoxic event. *Science*, 307: 706–709
- Griebler C, Lueders T. 2009. Microbial biodiversity in groundwater ecosystem. *Freshw Biol*, 54: 649–677
- Grzebyk D, Schofield O, Vetriani C, et al. 2003. The Mesozoic radiation of Eukaryotic algae: The portable plastid hypothesis. *J Phycol*, 39: 259–267
- Harper D A T. 2006. The Ordovician biodiversification: Setting an agenda for marine life. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol*, 232: 148–166
- Hazen R M, Ferry J M. 2010. Mineral evolution: Mineralogy in the fourth dimension. *Elements*, 6: 9–12
- Hoffman P F, Kaufman A J, Halverson G P, et al. 1998. A Neoproterozoic snowball Earth. *Science*, 281: 1342–1346
- Hou X, Aldridge R J, Bergström J, et al. 2004. *The Cambrian Fossils of Chengjiang, China: The Flowering of Early Animal Life*. Oxford: Blackwell Publishing. 1–233
- Hua H, Chen Z, Yuan X, et al. 2005. Skeletogenesis and asexual reproduction in the earliest biomineralizing animal Cloudina. *Geology*, 33: 277–280
- Isozaki Y. 1997. Permo-Triassic superanoxia and stratified superocean: Records from lost deep sea. *Science*, 276: 235–238
- Jenkyns H C. 2003. Evidence for rapid climate change in the Mesozoic-Palaeogene greenhouse world. *Philos Trans R Soc A-Math Phys Eng Sci*, 361: 1885–1916

- Jia C, Huang J, Kershaw S, et al. 2012. Microbial response to limited nutrients in shallow water immediately after the End-Permian mass extinction. *Geobiology*, 10: 60–71
- Jiang G Q, Kennedy M J, Christie-Blick N. 2003. Stable isotopic evidence for methane seeps in Neoproterozoic postglacial cap carbonates. *Nature*, 426: 822–826
- Jiang H, Huang Q, Dong H, et al. 2010. RNA-based investigation of ammonia-oxidizing archaea in hot springs of Yunnan Province, China. *Appl Environ Microbiol*, 76: 4538–4541
- Jiao N Z, Herndl G J, Hansell D A, et al. 2010. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: Long-term carbon storage in the global ocean. *Nat Rev Microbiol*, 8: 593–599
- Jin Y G, Wang Y, Wang W, et al. 2000. Pattern of marine mass extinction near the Permian-Triassic boundary in South China. *Science*, 289: 432–436
- Johnson S S, Hebsgaard M B, Christensen T R, et al. 2007. Ancient bacteria show evidence of DNA repair. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 14401–14405
- Johnson C M, Beard B L, Klein C, et al. 2008. Iron isotopes constrain biologic and abiologic processes in banded iron formation genesis. *Geochim Cosmochim Acta*, 72: 151–169
- Kalyuzhnaya M G, Lapidus A, Ivanova N, et al. 2008. High-resolution metagenomics targets specific functional types in complex microbial communities. *Nat Biotechnol*, 26: 1029–1034
- Klein C. 2005. Some Precambrian banded iron-formations(BIFs)from around the world: Their age, geological setting, mineralogy, metamorphism, geochemistry, and origin. *Am Mineral*, 90: 1473–1499
- Knoll A H, Bambach R K, Payne J L, et al. 2007. Paleophysiology and end-Permian mass extinction. *Earth Planet Sci Lett*, 256: 295–313
- Knoll A H, Canfield D E, Konhauser K O. 2012. *Fundamentals of Geobiology*. Chichester: Wiley-Blackwell. 1–443
- Konhauser K O, Amskold L, Lalonde S V, et al. 2007. Decoupling photochemical Fe(II)oxidation from shallow-water BIF deposition. *Earth Planet Sci Lett*, 258: 87–100
- Konhauser K O, Pecoits E, Lalonde S V, et al. 2009. Oceanic nickel depletion and a methanogen famine before the Great Oxidation Event. *Nature*, 458: 750–753
- Kuypers M M M, van Breugel Y, Schouten S, et al. 2004. N₂-fixing cyanobacteria supplied nutrient N for Cretaceous oceanic anoxic events. *Geology*, 32: 853–856
- Lever M A, Rouxel O, Alt J C, et al. 2013. Evidence for microbial carbon and sulfur cycling in deeply buried ridge flank basalt. *Science*, 339: 1305–1308
- Li C, Love G D, Lyons J R, et al. 2010. A stratified redox model for the Ediacaran Ocean. *Science*, 328: 80–83
- Li Y, Konhauser K O, Cole D R, et al. 2011. Mineral ecophysiological data provide growing evidence for microbial activity in banded-iron formations. *Geology*, 29: 707–710
- Li Y, Sun S, Chan L S. 2013. Phosphogenesis in the 2460 and 2728 million-year-old banded iron formations as evidence for biological cycling of phosphate in the early biosphere. *Ecol Evol*, 3: 115–125
- Liu D, Dong H, Bishop M E, et al. 2011. Reduction of structural Fe(III)in nontronite by methanogen *Methanosarcina barkeri*. *Geochim Cosmochim Acta*, 75: 1057–1071
- Lu A, Li Y, Jin S, et al. 2012. Growth of non-phototrophic microorganisms using solar energy through mineral photocatalysis. *Nat Commun*, 3: 768
- Luo G, Kump L R, Wang Y, et al. 2010. Isotopic evidence for an anomalously low oceanic sulphate concentration following End-Permian mass extinction. *Earth Planet Sci Lett*, 300: 101–111
- Luo G, Wang Y, Algeo T J, et al. 2011. Enhanced nitrogen fixation in the immediate aftermath of the latest Permian marine mass extinction. *Geology*, 39, 647–650
- Luo Z, Ji Q, Wible J R, et al. 2003. An Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. *Science*, 302: 1934–1940
- Macdonald F A, Schmitz M D, Crowley J L, et al. 2010. Calibrating the Cryogenian. *Science*, 327: 1241–1243
- Margesin R, Miteva V. 2011. Diversity and ecology of psychrophilic microorganisms. *Res Microbiol*, 162: 346–361
- Martin W, Baross J, Kelly D, et al. 2008. Hydrothermal vents and the origin of life. *Nat Rev Microbiol*, 6: 805–814
- Marynowski L, Filipiak P. 2007. Water column euxinia and wildfire evidence during deposition of the Upper Famennian Hangenberg event horizon from the Holy Cross Mountains (central Poland). *Geol Mag*, 144: 569–595
- Mehta M P, Baross J A. 2006. Nitrogen fixation at 92°C by a hydrothermal vent archaeon. *Science*, 314: 1783–1786
- Meyer-Dombard D R, Shock E L, Amend J. 2005. Archaeal and bacterial communities in geochemically diverse hot springs of Yellowstone National Park, USA. *Geobiology*, 3: 211–227

- Mikucki J A, Pearson A, Johnston D T, et al. 2009. A contemporary microbially maintained subglacial ferrous "Ocean", *Science*, 324: 397–400
- Miller R F, Cloutier R, Turner S. 2003. The oldest articulated chondrichthyan from the Early Devonian period. *Nature*, 425: 501–504
- Miteva V, Teacher C, Sowers T, et al. 2009. Comparison of the microbial diversity at different depths of the GISP2 Greenland ice core in relationship to deposition climates. *Environmen Microbiol*, 11: 640–656
- Murray A E, Kenig F, Fritsen C H, et al. 2012. Microbial life at -13°C in the brine of an ice-sealed Antarctic lake. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109: 20626–20631
- Olson J M. 2006. Photosynthesis in the Archean Era. *Photosynth Res*, 88: 109–117
- Orphan V J, Hinrichs K U, Ussler W, et al. 2001. Comparative analysis of methane-oxidizing Archaea and sulfate-reducing bacteria in anoxic marine sediments. *Appl Environ Microbiol*, 67: 1922–1934
- Papineau D, de Gregorio B T, Cody G D, et al. 2011. Young poorly crystalline graphite in the >3.8-Gyr-old Nuvvuagittuq banded iron formation. *Nat Geosci*, 4: 376–379
- Payne J L, Lehmann D J, Wei J, et al. 2004. Large perturbations of the carbon cycle during recovery from the End-Permian extinction. *Science*, 305: 506–509
- Pearson A, Ingalls A E. 2013. Assessing the use of archaeal lipids as marine environmental proxies. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 41: 359–384
- Posth N R, Hegler F, Konhauser K O, et al. 2008. Alternating Si and Fe deposition caused by temperature fluctuations in Precambrian oceans. *Nat Geosci*, 1: 703–708
- Pronk M, Goldscheider N, Zopfi J. 2009. Microbial communities in karst groundwater and their potential use for biomonitoring. *Hydrogeol J*, 17: 37–48
- Raghoebarsing A A, Pol A, van de Pas-Schoonen K T, et al. 2006. A microbial consortium couples anaerobic methane oxidation to denitrification. *Nature*, 440: 918–921
- Rampino M R, Prokoph A, Adler A. 2000. Tempo of the end-Permian event: High-resolution cyclostratigraphy at the Permian-Triassic boundary. *Geology*, 28: 643–646
- Rasmussen B, Fletcher I R, Brocks J J, et al. 2008. Reassessing the first appearance of eukaryotes and cyanobacteria. *Nature*, 455: 1101–1104
- Reichow M K, Pringle M S, Al'Mukhamedov A I, et al. 2009. The timing and extent of the eruption of the Siberian Traps large igneous province: Implications for the end-Permian environmental crisis. *Earth Planet Sci Lett*, 277: 9–20
- Reigstad L J, Richter A, Daims H, et al. 2008. Nitrification in terrestrial hot springs of Iceland and Kamchatka. *Fems Microbiol Ecol*, 64: 167–174
- Reiter J, Thiel V. 2011. *Encyclopedia of Geobiology*. Berlin: Springer. 1–927
- Renne P R, Black M T, Zhang Z C, et al. 1995. Synchrony and causal relations between Permian-Triassic boundary crises and Siberian Flood volcanism. *Science*, 269: 1413–1416
- Rinke C, Schwientek P, Sczyrba A, et al. 2013. Insights into the phylogeny and coding potential of microbial dark matter. *Nature*, 499: 431–437
- Rogers D R, Casciotti K L. 2010. Abundance and diversity of archaeal ammonia oxidizers in a coastal groundwater system. *Appl Environmen Microbiol*, 76: 7938–7948
- Rothschild L J, Mancinelli R L. 2001. Life in extreme environments. *Nature*, 409: 1092–1101
- Schleper C, Jurgens G, Jonuscheit M. 2005. Genomic studies of uncultivated archaea. *Nat Rev Microbiol*, 3: 479
- Schouten S, Hopmans E C, Sinninghe Damsté J S. 2013. The organic geochemistry of glycerol dialkyl glycerol tetraether lipids: A review. *Org Geochem*, 54: 19–61
- Shen S, Crowley J L, Wang Y, et al. 2011. Calibrating the End-Permian mass extinction. *Science*, 334: 1367–1372
- Shen Y, Farquhar J, Zhang H, et al. 2011. Multiple S-isotopic evidence for episodic shoaling of anoxic water during Late Permian mass extinction. *Nat Commun*, 2: 210
- Shu D, Luo H, Morris S C, et al. 1999. Lower Cambrian vertebrates from South China. *Nature*, 402: 42–46
- Song H, Wignall P, Chen Z, et al. 2011. Recovery tempo and pattern of marine ecosystems after the end-Permian mass extinction. *Geology*, 39: 739–742
- Song H, Wignall P B, Tong J, et al. 2012. Two pulses of extinction during the Permian-Triassic crisis. *Nature Geosci*, 6: 52–56
- Stemans P, Herisse A L, Melvin J, et al. 2009. Origin and radiation of the earliest vascular land plant. *Science*, 324: 353
- Stein W E, Mannolini F, VanAller Hernick L, et al. 2007. Giant cladoxylopsid trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa. *Nature*, 446: 904–907
- Strom S L. 2008. Microbial ecology of ocean biogeochemistry: A community perspective. *Science*, 320: 1043–1045
- Sun Y, Joachimski M M, Wignall P B, et al. 2012. Lethally hot temperatures during the Early Triassic greenhouse. *Science* 338: 366–370
- Tong J, Zhang S, Zuo J, et al. 2007. Events during Early Triassic recovery from the End-Permian extinction. *Glob Planet Change*, 55: 66–80

- van Bentum E C, Hetzel A, Brumsack H J, et al. 2009. Reconstruction of water column anoxia in the equatorial Atlantic during the Cenomanian-Turonian oceanic anoxic event using biomarker and trace metal proxies. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol*, 280: 489–498
- Vaughan M J, Maier R M, Pryor B M. 2011. Fungal communities on speleothem surfaces in Kartchner cavern, Arizona, USA. *Int J Speleology*, 40: 65–77
- Wang F, Lu S, Orcutt B, et al. 2013. Discovering the roles of subsurface microorganisms: Progress and future of deep biosphere investigation. *Chin Sci Bull*, 58: 456–467
- Wang J S, Jiang G Q, Xiao S H, et al. 2008. Carbon isotope evidence for widespread methane seeps in the ca. 635 Ma Doushantuo cap carbonate in south China. *Geology*, 36: 347–350
- Webby B D, Paris F, Droser M L, et al. 2004. The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press. 1–484
- Weber K A, Achenbach L A, Coates J D. 2006. Microorganisms pumping iron: Anaerobic microbial iron oxidation and reduction. *Nat Rev Microbiol*, 4: 752–764
- Wignall P B, Twitchett R J. 1996. Oceanic anoxia and the End Permian mass extinction. *Science*, 272: 1155–1158
- Xie S, Lai X, Yi Y, et al. 2003. Molecular fossils in a Pleistocene river terrace in southern China related to paleoclimate variation. *Org Geochem*, 34: 789–797
- Xie S, Pancost R D, Yin H, et al. 2005. Two episodes of microbial change coupled with Permo/Triassic faunal mass extinction. *Nature*, 434: 494–497
- Xie S, Pancost R D, Huang J, et al. 2007. Changes in the global carbon cycle occurred as two episodes during the Permian-Triassic crisis. *Geology*, 35: 1083–1086
- Xie S, Pancost R D, Wang Y, et al. 2010. Cyanobacterial blooms tied to volcanism during the 5 m.y. Permo-Triassic biotic crisis. *Geology*, 38: 447–450
- Xie S, Pancost R D, Chen L, et al. 2012. Microbial lipid records of highly alkaline deposits and enhanced aridity associated with significant uplift of Tibetan Plateau in late Miocene. *Geology*, 40: 291–294
- Xie S, Evershed R P, Huang X, et al. 2013. Concordant monsoon-driven postglacial hydrological changes in peat and stalagmite records and their impacts on prehistoric cultures in central China. *Geology*, 41: 827–830
- Xie W, Wang F, Guo L, et al. 2011. Comparative metagenomics of microbial communities inhabiting deep-sea hydrothermal vent chimneys with contrasting chemistries. *ISME J*, 5: 414–426
- Xu X, Zhou Z, Wang X, et al. 2003. Four-winged dinosaurs from China. *Nature*, 421: 335–340
- Yao T D, Liu Y Q, Kang S C, et al. 2008. Bacteria variabilities in a Tibetan ice core and their relations with climate change. *Glob Biogeochem Cycle*, 22: 1–11
- Yin H, Feng Q, Lai X, et al. 2007. The protracted Permo-Triassic crisis and the multi-episode mass extinction around the Permian-Triassic boundary. *Glob Planet Change*, 55: 1–20
- Yin H, Xie S, Luo G, et al. 2012. Two episodes of environmental change at the Permian-Triassic boundary of the GSSP section Meishan. *Earth-Sci Rev*, 115: 163–172
- Yin L, Zhu M, Knoll A H, et al. 2007. Doushantuo embryos preserved inside diapause egg cysts. *Nature*, 446: 661–663
- Yuan X, Xiao S, Taylor T N. 2005. Lichen-like symbiosis 600 million years ago. *Science*, 308: 1017–1020
- Zehr J P, Kudela R M. 2011. Nitrogen cycle of the open ocean: From genes to ecosystems. *Annu Rev Mar Sci*, 3: 197–225
- Zhang C L, Pancost R D, Qian Y, et al. 2003. Archaeal lipid biomarkers and isotopic evidence of anaerobic methane oxidation associated with gas hydrates in the Gulf of Mexico. *Org Geochem*, 34: 827–834
- Zhou Z. 2004. The origin and early evolution of birds: Discoveries, disputes, and perspectives from fossil evidence. *Naturwissenschaften*, 91: 455–471
- Zhu M, Strauss H, Shields G A. 2007. From snowball earth to the Cambrian bioradiation: Calibration of Ediacaran-Cambrian earth history in South China. *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol*, 254: 1–6
- Zhu M, Zhao W, Jia L, et al. 2009. The oldest articulated osteichthyan reveals mosaic gnathostome characters. *Nature*, 458: 469–474