



距今2.52亿年前后的生物地球化学循环与海洋生态系统崩溃: 对现代海洋的启示

谢树成*

中国地质大学(武汉)生物地质与环境地质国家重点实验室, 武汉 430074

* E-mail: xiecug@163.com

收稿日期: 2018-08-02; 收修改稿日期: 2018-10-16; 接受日期: 2018-11-07; 网络版发表日期: 2018-11-16

国家重点研发计划项目(编号: 2016YFA0601100)、国家自然科学基金项目(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 在2.52亿年前的二叠纪-三叠纪之交, 海洋系统出现了海水表面温度的快速升高、最严重的动物大灭绝和生物地球化学循环的变化, 这对研究现代海洋生态系统具有很好的启示意义. 随着当时阶段性的全球变暖, 海洋系统碳、氮和硫的生物地球化学循环从动物大灭绝前的解耦关系转变到大灭绝期间的耦合关系. 后者又从动物大灭绝第一幕的碳与氮的耦合关系转变到大灭绝第二幕的碳、氮和硫的耦合关系, 显示了海洋环境和动物危机不断加剧的变化过程. 也就是说, 当海洋从第一幕的缺氧发展到第二幕的硫化时, 生态系统就从生物危机发展到生态危机. 元素循环耦合关系的出现说明了在当时的海洋系统中以几种主要的循环途径占主导, 参与元素循环的途径多样性明显在降低. 这一解剖案例显示了元素地球化学循环的变化可以很好地指示了地质时期全球变暖所引发的海洋生态系统的阶段性崩塌. 实际上, 地质环境中元素循环的这种耦合/解耦关系与环境条件有密切关系, 而这种环境条件又影响生态系统(如缺氧导致生物大灭绝、硫化导致生态系统结构转变). 在现代海洋系统, 全球变暖所引发的碳和氮的耦合关系已经在局部海区出现. 如果这种耦合关系进一步发展到全球规模, 就会出现碳、氮和硫的耦合关系, 海洋生态系统将会出现严重危机.

关键词 微生物, 大灭绝, 二叠纪-三叠纪之交, 硫化, 全球变暖, 地球生物学

1 引言

现代海洋系统正经历着巨大变化, 包括海表面温度升高、海水酸化、边缘海富营养化、海洋区域性的最小含氧带扩张、海洋生物多样性减少、珊瑚礁白化等. 随着生物多样性的骤减, 有学者认为目前正经历着

地球历史上的第六次生物大灭绝(Barnosky等, 2011). 尽管对第六次生物大灭绝争议很大, 但当前生物多样性的减少及其原因引起了人们极大的关注. 理解现代海洋系统这些事件之间复杂的因果关系是一个巨大的挑战, 但这是预测未来海洋变化的基础. 特别是, 由于海洋过程的诸多化学、物理和生物学要素存在很大的

中文引用格式: 谢树成. 2018. 距今2.52亿年前后的生物地球化学循环与海洋生态系统崩溃: 对现代海洋的启示. 中国科学: 地球科学, 48: 1600–1605, doi: 10.1360/N072018-00219

英文引用格式: Xie S. 2018. The shift of biogeochemical cycles indicative of the progressive marine ecosystem collapse across the Permian-Triassic boundary: An analog to modern oceans. Science China Earth Sciences, 61: 1379–1383, <https://doi.org/10.1007/s11430-017-9207-3>

不确定性, 这些事件及其过程对生态系统的影响很难准确预测。

值得注意的是, 当今地球正在发生的这些变化曾经在地球历史上多次出现. 其中的一些事件与海洋生态系统的崩塌一起发生(谢树成和殷鸿福, 2014; 谢树成等, 2017). 古海洋因此能够提供一个很好的解剖案例, 是对比研究当今复杂海洋过程的核心之一. 距今约2.52亿年前后的二叠系-三叠系界线是地质历史上一条极其重要的分界线, 既是古生代与中生代之间的时间分界线, 也是地球气候从冰室期向温室期转变的关键时期. 受到全球科学家关注的是, 在该界线附近还发生了地球6亿多年来最大规模的动物大灭绝事件和大规模的火山活动. 海洋生态系统随后经历了漫长500万年的复苏过程. 海洋动物是怎样灭绝的? 什么环境因素能够导致如此严重的动物大灭绝? 这些重大事件对当今的地球有何启示? 这些问题一直是国际研究的热点和难点. 定量评估二叠纪-三叠纪之交动物大灭绝与气候环境因子之间的因果关系、查明动物大灭绝的具体过程, 将直接关系到对当前全球气候变化过程中生物多样性变化的认识, 关系到如何处理当今人与自

然的协调发展, 关系到如何预警未来地球可能出现的重大危机, 因而具有十分重要的科学意义.

2 海洋生态系统随着温度的多次升高而出现多幕崩溃

在二叠纪-三叠纪之交, 约有90%种一级的海洋生物消失(Erwin, 2006), 包括放射虫、有孔虫、腕足类、珊瑚、菊石类、牙形石、海绵动物、苔藓虫类、棘皮动物类、三叶虫等(Jin等, 2000). 在浙江长兴煤山剖面, 根据这些动物化石、微生物记录和环境参数在地层上的变化, 人们发现生物危机主要以两幕形式出现(Xie等, 2005; Yin等, 2012). 最近, 华南7条剖面17属537种海洋生物化石的分布再一次证实, 海洋生物呈现出两幕灭绝的样式(Song等, 2013; 图1). 第一幕发生在二叠纪末期, 相当于牙形石带*Clarkina meishanensis*, 约有57%的海洋生物种遭到灭绝, 导致几乎所有的浮游生物以及浅水相(透光带内)的底栖生物遭到灭绝, 如放射虫、钙藻、有孔虫、海绵、四射珊瑚等. 第二幕发生在三叠纪初, 相当于牙形石带*Isarcicella isarcica*的底

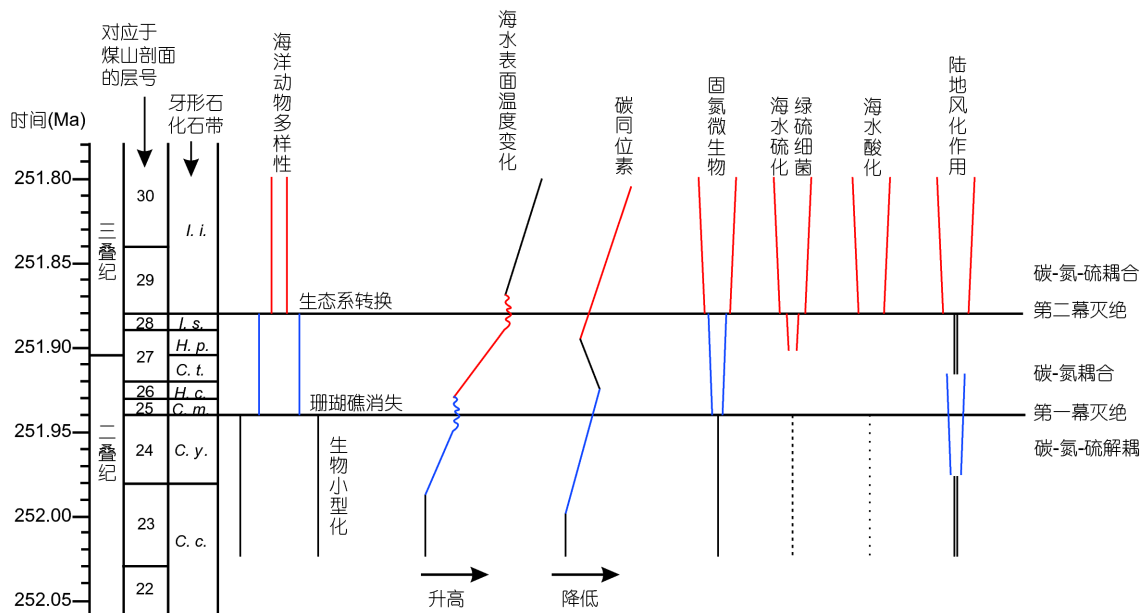


图1 距今2.52亿年前后的二叠纪-三叠纪之交海洋动物多样性、海水表面温度、海水酸化、陆地风化作用, 以及与碳(碳同位素)、氮(固氮微生物)、硫(透光带海水硫化、绿硫细菌)的地球化学循环有关的记录

本图仅是一个框架图, 显示了在动物大灭绝之前和大灭绝的两幕时期各个生物与环境参数变化的相对大小. 牙形石化石带(Jiang等, 2007)缩写代码如下: C. c., *Clarkina changxingensis*; C. y., *C. yini*; C. m., *C. meishanensis*; H. c., *Hindeodus changxingensis*; C. t., *C. taylorae*; H. p., *H. parvus*; I. s., *Isarcicella staeschei*; I. i., *Isarcicella isarcica*

部, 约有71%的残余和新物种遭到灭绝. 而且更为重要的是, 第二幕大灭绝破坏了存在约2亿年之久的海洋生态系结构. 因而, 从第一幕的生物危机发展到了第二幕的生态危机, 导致了以非移动型动物为主的古生代型生态系结构向以移动型动物为主的现代型生态系结构的重大转变(Song等, 2013). 这种从生物危机发展到生态危机, 显示了生态系统的危机不断加剧. 值得注意的是, 在这次生物大灭绝发生之前, 海洋动物就已经开始出现了明显的小型化现象(Twitchett, 2007), 指示了海洋环境压力在动物灭绝之前就已经出现(图1).

在二叠纪-三叠纪之交, 地球从冰室气候转换成温室气候, 但当时古海洋表层温度变化的幅度到底有多大, 变化的速度到底又有多快, 是个值得深入探讨的问题(Sun等, 2012). 最近, 通过对牙形石氧同位素的分析, 发现从二叠纪末期*C. changxingensis*牙形石带至早三叠世*I. isarcica*牙形石带的底部, 温度升高过程经历了两次比较大的变化, 而且在4个剖面表现出较好的一致性(Chen等, 2012, Joachimski等, 2012; 图2), 这与两幕式动物大灭绝基本吻合(图1和2).

第一次温度变化发生在二叠纪最末期, 是从牙形石带*C. changxingensis*到牙形石带*C. yini*与*C. meishanensis*之交(图2). 在重庆中梁山凉风垭、重庆北碚代

家沟、四川广元上寺、浙江长兴煤山这四个低纬度地区的剖面, 海水表面古温度分别从25、24、22和16℃升高到30、28、26、20℃. 在这一时间段, 每个剖面的古温度变化幅度大约是4~5℃. 不同剖面的变化幅度基本接近. 根据Burgess等(2014)对煤山剖面的定年发现, 这一时间段经历了大约7万年的时间. 这相当于低纬度地区的古温度每10万年升高6~7℃, 这远比第四纪冰期-间冰期赤道地区的温度变化大. 前者的变化幅度大约是后者的3倍.

第二次温度变化发生在二叠纪最末期至早三叠世, 是从*C. yini*与*C. meishanensis*之交到*I. isarcica*底部(图2). 在重庆中梁山凉风垭、重庆北碚代家沟、四川广元上寺、浙江长兴煤山这四个剖面, 海洋表面古温度分别从30、28、26和20℃升高到35、32、32、28℃. 每个剖面的古温度变化幅度大约是4~8℃, 经历了大约6万年的时间(Burgess等, 2014). 这相当于低纬度地区的古温度每10万年升高7~13℃. 这显然比第一次古温度变化还大, 而且也远比第四纪冰期-间冰期赤道地区温度变化大. 当时的变化大约是第四纪赤道地区冰期-间冰期变化的3~6倍. 因此, 与第一次相比, 第二次不仅温度绝对值高, 而且温度变化幅度也大. 这与前述讨论的第二幕出现了更加严重的动物大灭绝相吻

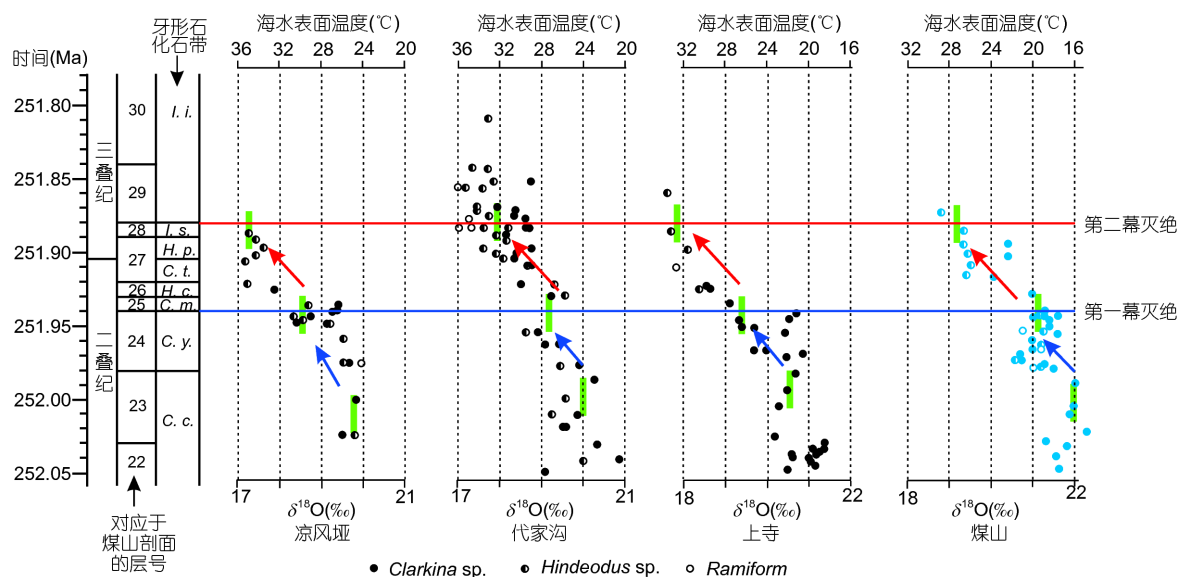


图2 二叠纪-三叠纪之交华南四个剖面牙形石磷灰石氧同位素与海水表面温度的变化趋势

蓝色和红色箭头分别代表两次快速升温过程. 绿色粗线代表两幕生物灭绝前后很短时间内温度相对比较稳定时期(由同一牙形石属的氧同位素体现). 煤山数据来自Joachimski等(2012), 为化学处理后多颗牙形石分析结果. 凉风垭、代家沟与上寺数据来自Chen等(2016), 为单颗牙形石微区分析结果. 牙形石化石带缩写代码如图1

合. 值得注意的是, 第二次温度变化幅度在不同剖面存在较大的差异, 碳酸盐台地剖面(重庆中梁山凉风垭与北碚代家沟剖面, 变化4~5°C)明显比斜坡相或深水相剖面(四川广元上寺与浙江长兴煤山剖面, 变化6~8°C)的变化要小.

3 动物大灭绝发生时元素地球化学循环的解耦关系

人们早已经发现, 在全球许多海相剖面, 二叠纪最末期碳酸盐岩碳同位素出现了全球性的降低(图1). 这次全球性的碳同位素负偏移显示了海洋表层碳库有许多 ^{12}C 的输入. 这些 ^{12}C 可能来自当时天然气水合物的释放(Berner, 2002; Krull等, 2004), 或者来自火山活动所释放的大量气体以及由火山燃烧地下二叠纪的煤所形成的气体(Retallack和Jahren, 2008; Svensen等, 2009; Grasby等, 2011). 随着这次全球性碳同位素的下降, 出现了一些海洋动物的小型化现象, 包括牙形石、腕足类、腹足类、有孔虫和介形虫等. 这些记录暗示了海洋环境条件的变化从这个时期就已经开始了(图1).

然而, 有机氮同位素并没有在动物大灭绝之前出现实质性的变化, 黄铁矿或者碳酸盐矿物晶格硫酸盐的硫同位素也没有出现明显的变化. 也就是说, 在动物大灭绝之前, 由这些同位素记录的碳、氮、硫的地球化学循环是解耦的. 这在华南浅水相剖面上表现得尤其明显(Luo等, 2011). 元素地球化学循环的这种解耦关系说明, ^{12}C 的输入量可能太少以至于不能改变全球的氮和硫的循环, 虽然它确实引起了海洋环境变化并导致了一些动物的小型化. 也就是说, 可能是某些具体的海洋环境条件已经发生了变化了但还没有影响到全球的氮和硫的循环. 需要注意的是, 地质环境中元素循环的耦合/解耦关系远比生物圈内的复杂, 更比生物个体的代谢过程复杂. 生物圈内的碳、氮、硫循环往往具有很好的耦合关系, 一些生物代谢过程也表现出这些元素的耦合关系. 但在许多地质环境中, 元素循环往往出现解耦. 造成地质环境中元素地球化学循环出现解耦关系有两种可能的原因. 一是许多无机地球化学过程参与了这些元素的循环, 例如碳以碳酸盐岩形式离开海洋循环, 硫以黄铁矿形式离开海洋循环. 二是生物/有机地球化学过程具有很多不同的代谢途径, 不同途径存在不同的效应. 例如, 嗜甲烷古菌与硫

酸盐还原细菌的协同作用能够导致碳与硫循环出现耦合, 但与氮循环解耦. 也就是说, 在生物大灭绝前元素循环的解耦关系说明了参与元素循环的途径具有很高的多样性, 这与生物多样性一致.

4 动物大灭绝发生时生物地球化学循环的耦合关系

在元素地球化学循环的解耦关系之后, 出现了碳、氮和硫循环的耦合关系, 并出现了动物大灭绝. 碳酸盐岩碳同位素、有机氮同位素和碳酸盐矿物晶格硫酸盐硫同位素都在生物大灭绝的时候降低了(Luo等, 2010, 2011). 值得注意的是, 元素地球化学循环耦合的层位正是当时全球变暖时期.

在二叠纪最末期, 碳酸盐岩碳同位素持续地下降. 这表明 ^{12}C 不断地输入海洋表层系统, 输入量比动物大灭绝之前要高得多. 有机氮同位素降至0~1‰, 显示了同期海洋的固氮作用在不断加强(Luo等, 2011; Jia等, 2012). 包括深水相上寺剖面在内的许多海相剖面, 都显示了2-甲基藿烷指数在升高. 这表明固氮微生物功能群出现了繁盛, 微生物固氮作用在不断加强. 在意大利浅水相Bulla剖面, 在动物大灭绝期间, 2-甲基藿烷指数和有机氮同位素存在很好的负相关性, 它们共同指示了当时微生物固氮作用在加强(Jia等, 2012). 这说明, 在动物大灭绝期间, 海洋系统微生物固氮作用的加强与 ^{12}C 的大量输入是耦合的. 而且, 更有意义的是, 在上寺剖面, 固氮作用的强度明显在动物大灭绝的第二幕更大(Xie等, 2017).

与碳和氮耦合相伴的是碳酸盐矿物晶格硫酸盐硫同位素的降低, 这可能与动物大灭绝时期海水硫酸盐浓度比较低有关(Luo等, 2010). 但是, 在华南上寺剖面, 记录海洋透光带硫化的绿硫细菌标志化合物芳基类异戊二烯和类胡萝卜烷(isorenieratane)没在第一幕出现, 只出现在第二幕(Xie等, 2017). 一些证据显示, 虽然海洋透光带硫化在某些局部地点也可以出现在第一幕, 但很明显在第二幕的时候则扩展到更广的区域乃至全球(Zhou等, 2017). 很显然, 第一幕主要以碳与氮的地球化学循环耦合为主要特征, 而第二幕则主要是碳、氮和硫的地球化学循环耦合. 也就是说, 当动物大灭绝从第一幕发展到第二幕的时候, 地球化学循环也从碳与氮的耦合发展到碳、氮与硫的三者耦合

(图1)。这些记录显示了微生物活动能够很灵敏地反馈地球环境的变化(谢树成等, 2016)。

值得注意的是, 这些元素地球化学循环之间的耦合过程大致发生在全球变暖时期, 也就是前面讨论的由牙形石氧同位素记录的海水表面温度升高的时期。这两者之间的相伴关系反映了在动物大灭绝时期, ^{12}C 的大量输入、固氮作用的增强、透光带的硫化、低的海水硫酸盐浓度和全球变暖之间存在因果关系。具体地说, 大量 ^{12}C 输入地球表层系统导致了全球变暖, 从而使海洋系统出现分层。在上寺等许多剖面, 伽玛蜡烷指数的升高正反映了海洋分层这一点(Xie等, 2017)。海洋分层的加剧将进一步使某些海区出现缺氧, 而缺氧将进一步导致微生物固氮作用的加强。这些过程引发了在动物大灭绝第一幕出现了碳与氮的地球化学循环的耦合现象。这一耦合过程会进一步发展, 从而出现了透光带硫化的现象, 使得在第二幕出现了碳、氮与硫地球化学循环的耦合。第二幕出现的碳、氮、硫地球化学循环的耦合过程被一些脂类分子和同位素的高值清晰地记录了下来, 包括海洋分层、固氮作用加强和海洋硫化等(Xie等, 2017)。第二幕的这个耦合过程大致与第二次更加明显的温度升高相伴, 这说明两者之间存在因果关系。它们都指示了动物大灭绝第二幕出现了更加恶劣的海洋环境条件, 从而解释了第二幕出现更加严重的动物大灭绝以及海洋生态系统结构的重大转变。因此, 当全球变暖更加剧烈时, 地球化学循环就从第一幕的碳和氮地球化学循环的耦合关系发展到第二幕的碳、氮与硫地球化学循环的耦合关系。它们共同导致了更加严重的海洋生态系统的动物大灭绝(图1)。也就是说, 从海洋缺氧导致的第一幕生物危机, 发展到海水硫化导致了第二幕的生态危机。

从以上分析也可以看出, 元素地球化学循环耦合关系的出现, 显示了海洋系统往往以若干关键的生物地球化学过程为主导。也就是说, 涉及元素循环的途径多样性也明显降低。这与生物多样性降低是一致的。因此, 海洋环境元素循环从大灭绝之前的解耦关系发展到大灭绝期间的耦合关系, 说明了参与元素循环的途径多样性从高到低的变化, 这与生物多样性的变化吻合。也就是说, 从第一幕缺氧到第二幕的硫化, 从生物危机到生态危机, 出现了以少量生物地球化学途径占主导的现象, 参与生物地球化学循环的途径多样性不断降低。

5 对现代海洋生态系统的启示

2.52亿年前的二叠纪-三叠纪之交, 海洋系统出现了元素地球化学循环的转变、动物大灭绝和全球变暖, 为人们了解现代海洋系统及其未来变化提供了一个很好的解剖案例。

首先, 随着全球变暖, 海洋系统元素地球化学循环从动物大灭绝之前的碳、氮和硫的解耦关系转变到动物大灭绝第一幕的碳和氮的耦合关系, 再进一步发展到第二幕的碳、氮和硫的耦合关系。元素地球化学循环因此可以指示地质时期和现代海洋出现的由全球变暖所引发的海洋生态系统的崩溃过程。

其次, 在动物大灭绝之前, 碳、氮和硫的地球化学循环是一种解耦关系。可能是少量的 ^{12}C 输入没有引起当时全球氮和硫循环的变化, 海洋环境条件也没有出现很大的恶化。也说明, 元素地球化学循环的过程和途径具有很高的多样性。但是, 伴随 ^{12}C 的输入, 也确实出现了一些动物的小型化现象。这可能是对海洋生态系统在崩溃前的预警。

最后, 元素地球化学循环从第一幕的碳和氮的耦合关系转变到碳、氮和硫的三者耦合关系, 显示了海洋环境的逐步恶化过程, 参与元素循环的途径多样性明显降低。在现代海洋系统, 在一些局部海区出现了碳和氮的耦合关系。也就是说, 大量 ^{12}C 的输入和全球变暖已引起了局部海区固氮作用的加强(Ulloa等, 2012)。如果这种局部海区的碳和氮耦合过程继续发展, 并拓展到全球的话, 就会出现碳、氮和硫的耦合过程, 那么海洋生态系统就不可避免地会出现大灾难, 就像2.52亿年前的海洋系统一样。在一些海区, 已经观察到隐形的硫循环(Canfield等, 2010)。这显示碳、氮和硫的耦合过程可以偶尔出现在某些海区, 这应该引起人们的高度重视。

参考文献

- 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
- 谢树成, 刘邓, 邱轩, 黄咸雨, Algeo T J. 2016. 微生物与地质温压的一些等效地质作用. 中国科学: 地球科学, 46: 1087-1094
- 谢树成, 陈建芳, 王风平, 荀鲁盈, 汤凯, 翟卫东, 刘纪化, 马文涛. 2017. 海洋储碳机制及区域碳氮硫循环耦合对全球变化的响应. 中国科学: 地球科学, 4: 378-382
- Barnosky A D, Matzke N, Tomiya S, Wogan G O U, Swartz B, Quental

- T B, Marshall C, McGuire J L, Lindsey E L, Maguire K C, Mersey B, Ferrer E A. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471: 51–57
- Berner R A. 2002. Examination of hypotheses for the Permo-Triassic boundary extinction by carbon cycle modeling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 99: 4172–4177
- Burgess S D, Bowring S, Shen S. 2014. High-precision timeline for Earth's most severe extinction. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111: 3316–3321
- Canfield D E, Stewart F J, Thamdrup B, De Brabandere L, Dalsgaard T, Delong E F, Revsbech N P, Ulloa O. 2010. A cryptic sulfur cycle in oxygen-minimum-zone waters off the Chilean coast. *Science*, 330: 1375–1378
- Chen J, Shen S Z, Li X H, Xu Y G, Joachimski M M, Bowring S A, Erwin D H, Yuan D X, Chen B, Zhang H, Wang Y, Cao C, Zheng Q F, Mu L. 2016. High-resolution SIMS oxygen isotope analysis on conodont apatite from South China and implications for the end-Permian mass extinction. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 448: 26–38
- Erwin D H. 2006. *Extinction: How Life on Earth Nearly Ended 250 Million Years Ago*. Princeton: Princeton University Press. 1868–1869
- Grasby S E, Sanei H, Beauchamp B. 2011. Catastrophic dispersion of coal fly ash into oceans during the latest Permian extinction. *Nat Geosci*, 4: 104–107
- Jia C, Huang J, Kershaw S, Luo G, Farabegoli E, Perri M C, Chen L, Bai X, Xie S. 2012. Microbial response to limited nutrients in shallow water immediately after the end-Permian mass extinction. *Geobiology*, 10: 60–71
- Jiang H, Lai X, Luo G, Aldridge R, Zhang K, Wignall P. 2007. Restudy of conodont zonation and evolution across the *P/T* Boundary at Meishan Section, Changxing, Zhejiang, China. *Glob Planet Change*, 55: 39–55
- Jin Y G, Wang Y, Wang W, Shang Q H, Cao C Q, Erwin D H. 2000. Pattern of marine mass extinction near the Permian-Triassic boundary in South China. *Science*, 289: 432–436
- Joachimski M M, Lai X, Shen S, Jiang H, Luo G, Chen B, Chen J, Sun Y. 2012. Climate warming in the latest Permian and the Permian-Triassic mass extinction. *Geology*, 40: 195–198
- Krull E S, Lehrmann D J, Druke D, Kessel B, Yu Y Y, Li R. 2004. Stable carbon isotope stratigraphy across the Permian-Triassic boundary in shallow marine carbonate platforms, Nanpanjiang Basin, south China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 204: 297–315
- Luo G, Kump L R, Wang Y, Tong J, Arthur M A, Yang H, Huang J, Yin H, Xie S. 2010. Isotopic evidence for an anomalously low oceanic sulfate concentration following end-Permian mass extinction. *Earth Planet Sci Lett*, 300: 101–111
- Luo G, Wang Y, Algeo T J, Kump L R, Bai X, Yang H, Yao L, Xie S. 2011. Enhanced nitrogen fixation in the immediate aftermath of the latest Permian marine mass extinction. *Geology*, 39: 647–650
- Retallack G J, Jahren A H. 2008. Methane release from igneous intrusion of coal during Late Permian extinction events. *J Geol*, 116: 1–20
- Song H, Wignall P B, Tong J, Yin H. 2013. Two pulses of extinction during the Permian-Triassic crisis. *Nat Geosci*, 6: 52–56
- Sun Y D, Joachimski M M, Wignall P B, Yan C, Chen Y, Jiang H, Wang L, Lai X. 2012. Lethally hot temperatures during the Early Triassic greenhouse. *Science*, 338: 366–370
- Svensen H, Planke S, Polozov A G, Schmidbauer N, Corfu F, Podladchikov Y Y, Jamtveit B. 2009. Siberian gas venting and the end-Permian environmental crisis. *Earth Planet Sci Lett*, 277: 490–500
- Twitcchett R J. 2007. The Lilliput effect in the aftermath of the end-Permian extinction event. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 252: 132–144
- Ulloa O, Canfield D E, DeLong E F, Letelier R M, Stewart F J. 2012. Microbial oceanography of anoxic oxygen minimum zones. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109: 15996–16003
- Xie S, Pancost R D, Yin H, Wang H, Evershed R P. 2005. Two episodes of microbial change coupled with Permo/Triassic faunal mass extinction. *Nature*, 434: 494–497
- Xie S, Pancost R D, Huang J, Wignall P B, Yu J, Tang X, Chen L, Huang X, Lai X. 2007b. Changes in the global carbon cycle occurred as two episodes during the Permian-Triassic crisis. *Geology*, 35: 1083–1086
- Xie S, Algeo T J, Zhou W, Ruan X, Luo G, Huang J, Yan J. 2017. Contrasting microbial community changes during mass extinctions at the Middle/Late Permian and Permian/Triassic boundaries. *Earth Planet Sci Lett*, 460: 180–191
- Yin H, Xie S, Luo G, Algeo T J, Zhang K. 2012. Two episodes of environmental change at the Permian-Triassic boundary of the GSSP section Meishan. *Earth-Sci Rev*, 115: 163–172
- Zhou W, Algeo T J, Ruan X, Luo G, Chen Z Q, Xie S. 2017. Expansion of photic-zone euxinia during the Permian-Triassic biotic crisis and its causes: Microbial biomarker records. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 474: 140–151

(责任编辑: 杨守业)