

寒武纪早期大气-海洋氧含量与生命大爆发

李超, 金承胜

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

摘要:寒武纪早期(541~510 Ma)地球环境与这一时期生命大爆发之间的关系一直是地球生物研究的热点问题之一。本文系统总结了目前寒武纪早期大气-海洋氧含量与这一时期生命辐射之间关系的3种假说:大气-海洋的氧含量增加导致了寒武纪生命大爆发;寒武纪生命大爆发导致了大气-海洋氧化以及二者之间没有因果关系。3种假说均有相应的支持证据,但也存在与寒武纪早期海洋化学记录、与现代海洋观察不符和上述假说均未考虑寒武纪早期生命演化所展示的时空差异性等問題。在上述3种假说的基础之上,本文通过对寒武纪构造活动、陆源输入、海洋化学和生命演化等最新资料的综合讨论和分析表明:寒武纪早期地球环境与生命辐射之间很可能是相互作用与协同演化关系,而非简单的单向关系。

关键词:寒武纪早期;氧含量;寒武纪生命大爆发

中图分类号:P736.4 文章编号:1007-2802(2015)03-0501-08 doi:10.3969/j.issn.1007-2802.2015.03.006

Atmosphere-Ocean Oxygen Levels and Biotic Explosion in the Early Cambrian

LI Chao, JIN Cheng-sheng

State Key Laboratory of Biogeology and Environmental Geology, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China

Abstract: The relationship between the Earth environment and the biotic explosion in early Cambrian (ca.541–510 Ma) is one top geobiological issue. Here, we systematically summarized three major hypotheses for the relationship between the atmosphere-ocean oxygen level and the biotic evolution in early Cambrian, including that (1) increasing oxygenation of atmosphere and ocean caused the Cambrian explosion, (2) the emergence and evolution of lives resulted in oxygenation of atmosphere and ocean, (3) the atmosphere-ocean oxygen level and the evolution of lives are not interrelated. Although each hypothesis is supported by specific evidences, these hypotheses show significantly inconsistent with partial ocean chemistry records in early Cambrian and investigations of lives in modern ocean analogues. In addition, the spatiotemporal heterogeneity of early Cambrian life evolution is not considered in these hypotheses. By synthesizing these major hypotheses with available data on Cambrian tectonic activities, terrestrial fluxes, ocean chemistry and life evolution patterns, we discussed the possible relationship between the Earth environment and the biotic radiation in early Cambrian. We found that an interactions and co-evolution relationship instead of those simple unidirectional relationships emphasized by above three hypotheses should exist between the Earth environment and the biotic radiation in early Cambrian.

Key words: Early Cambrian; oxygen level; Cambrian explosion

寒武纪早期(541~510 Ma)是地球生命演化的关键时期。几乎现今所有重要的动物门类和类似于现今的复杂生态系统均首次出现于寒武纪早期(即“寒武纪生命大爆发”)(Knoll and Carroll, 1999; Vannier and Chen, 2005; Marshall, 2006; Zhu *et al.*, 2006; 朱茂炎, 2010; Bush and Bambach, 2011; Shu *et*

al., 2014)。寒武纪生命大爆发具有显著的阶段性辐射特征:继前寒武纪-寒武纪界线附近埃迪卡拉生物群的大灭绝(Amthor *et al.*, 2003),以梅树村阶动物群和托莫特动物群为代表的小壳动物群首先在梅树村阶出现繁盛(Zhu *et al.*, 2006);之后,小壳动物群在梅树村阶晚期灭绝,取而代之的是以筳竹寺

收稿日期:2015-01-04 收到,2015-01-30 改回

基金项目:国家重点基础研究发展计划项目(2013CB955704);国家自然科学基金项目(41172030)

第一作者简介:李超(1974-),男,教授,研究方向:海洋生物地球化学。获第15届侯德封奖。E-mail: chaoli@cug.edu.cn.

阶澄江动物群为代表的寒武纪生物群的快速出现和繁盛。此外,寒武纪生命大爆发在空间尺度上显示出较大的差异性和层次性:复杂动物群首次出现于浅水地区,随后逐渐辐射至深水地区,而以海绵为主的简单动物群长期主导深水地区的生态系统(朱茂炎,2010)。历经多年的不断研究,“寒武纪生命大爆发”已成为集古生物、地球化学、大地构造、进化论等多学科交叉研究的热点。寒武纪生命大爆发很可能是多种因素共同作用的结果,如环境变化、基因发育、生态重组等(例如:Erwin *et al.*, 2011)。本文将聚焦于寒武纪早期大气-海洋化学与生命大爆发关系的探讨。目前,对于寒武纪早期大气-海洋化学与生命大爆发之间的关系存在以下3种假说:①大气-海洋系统的增氧导致了寒武纪生命的辐射(即“氧气控制机制”假说)(Nursall, 1959; Berkner and Marshall, 1965; Cloud, 1968; Rhoads and Morse, 1971; Knoll and Carroll, 1999),②寒武纪动物和大型浮游植物的演化导致了大气-海洋的完全氧化(Logan *et al.*, 1995; Butterfield, 2009, 2011; Lenton *et al.*, 2014; Xiao, 2014),③大气-海洋系统的氧化程度与寒武纪动物演化没有因果关系(Mills and Canfield, 2014)。

本文首先对目前寒武纪早期大气-海洋化学与生命辐射间关系的这3种主要假说进行总结和综合分析。在此基础之上,通过对寒武纪构造活动、陆源输入、海洋化学和生命演化等的综合考虑,尝试从地球生物学的角度对寒武纪早期地球环境与生命辐射间可能的协同演化关系给予初步的探讨。

1 大气-海洋的氧化导致寒武纪生命大爆发假说

基于对大量动物化石记录从寒武纪早期开始出现的观察,Nursall(1959)认为大气氧含量的增加导致后生动物在寒武纪早期的繁盛。该观点主要是基于以下3条依据:①前寒武纪后生动物化石记录的缺失和寒武纪动物化石记录的突然增加反映了海洋后生动物数量/种类的变化,而非埋藏差异所致;②生命的有氧代谢取代无氧代谢需要较高的大气氧含量;③前寒武纪至寒武纪,大气氧含量从很低的浓度一直增加到较高的水平。虽然Nursall(1959)认为大气氧含量的升高可能是导致动物出现和大量繁盛的控制因素,但对于导致这一重大生物演化事件的大气氧含量还未给出定量的阈值。随后,不断有学者利用现今海洋中不同类型动物所需的最低氧含量来推测寒武纪早期的大气氧含量。

Rhoads 和 Morse(1971)对现代低氧的海洋盆地中底栖无脊椎动物的调查发现:小于等于1%~2%的现代大气氧含量水平(PAL),动物缺乏;6%~10% PAL,仅有少量较小的软体动物出现;大于等于10%~25% PAL,大型骨骼化动物才大量出现。这里所述大气氧含量要求是依据现今水-气平衡过程中15℃表层海水的溶解氧含量来推算出的。因此,Rhoads 和 Morse(1971)认为寒武纪大量骨骼化动物的出现应该对应当时的大气氧含量不低于10% PAL。最近,Dahl 和 Hammarlund(2011)通过对现代海洋中不同含氧量中鱼的大小及寒武纪澄江动物群中鱼化石躯体尺寸的对比研究认为,寒武纪初期大气氧含量应处于20%~25% PAL,进一步支持了Rhoads 和 Morse(1971)的观点。对现今海洋氧最小带(OMZ)生态系统的调查发现:低的水体含氧量条件下,生物群落中食肉动物比例和种类均很低,而高的水体含氧量则出现更多种类的食肉动物,生态系统也更加复杂(Sperling *et al.*, 2013)。因此,寒武纪早期复杂生态系统的出现和维持需要较高的大气氧含量。综上,动物对氧的生理需求、现代海洋氧化程度与动物生态间关系的调查及其与寒武纪动物的类比研究,都表明寒武纪早期大气-海洋氧含量的升高可能移除了环境对动物起源及其演化的限制,从而导致了动物的辐射。

作为这一假说的证据,部分地球化学数据及模型计算表明:寒武纪的大气氧含量可能由新元古代晚期的15%~40% PAL(Canfield, 2005; Canfield *et al.*, 2007)升高至接近现今的70%~100% PAL(Berner and Canfield, 1989; Berner *et al.*, 2000; Canfield, 2005)。一般认为,深部海洋完全氧化需要大气氧含量高于40%(Canfield, 2005; Kump, 2008),因此,若寒武纪大气氧含量已接近现今水平的话,其深部海洋应该已被完全氧化。许多地球化学研究表明深部海洋可能从埃迪卡拉纪就已开始氧化(Fike *et al.*, 2006; Canfield *et al.*, 2007)。来自云南梅树村、贵州戈仲武和黄家湾等地区寒武纪梅树村阶的钼同位素组成研究也被用来说明当时深部海洋的完全氧化(温汉捷等, 2010; Wen *et al.*, 2011)。此外,华南寒武纪早期部分铁组分数据表明寒武纪早期某些深部水体也记录了氧化的信号(Wang *et al.*, 2012)。

然而,随着研究的深入,越来越多的数据表明寒武纪早期大气-海洋的氧化程度可能仍然远较现代低。如上所介绍:Dahl 和 Hammarlund(2011)的研究限定寒武纪初期大气氧含量应处于20%~25%

PAL,且有研究表明早古生代大气氧含量可能仅为20%~60% PAL (Bergman *et al.*, 2004)。此外, Dahl等(2010)根据地质历史时期钼同位素组成和钼和总有机碳(Mo/TOC)比值接近现今水平的时间发生在泥盆纪而不是寒武纪,指出早期地球大气-海洋系统在泥盆纪才彻底达到今天的氧化水平。此外,大量来自寒武纪早期地层的Fe-S-C化学系统数据、微量元素数据、C-N-Mo同位素和黄铁矿形态学等证据则表明深部海洋可能依旧以还原水体为主且缺氧硫化的水体广泛分布(Goldberg *et al.*, 2007; Guo *et al.*, 2007a, 2007b; Canfield *et al.*, 2008; Wille *et al.*, 2008; Zhou and Jiang, 2009; Cremonese *et al.*, 2014; 袁余洋等, 2014)。此外, 华南扬子地台寒武纪早期地层水体化学空间对比表明, 华南这一时期的水体化学可能与晚新元古代相似(Li *et al.*, 2010), 仍旧是高度动态分层的, 即: 陆架中等水深的硫化水体可与表层氧化和深部铁化水体长期保持动态共存(Feng *et al.*, 2014; 金承胜等, 2014; Wen *et al.*, 2014)。寒武纪早期深部缺氧海洋状态的确认, 也反过来支持当时大气氧含量可能仍旧低于40%。由此可见, 寒武纪早期大气-海洋的氧化可能并不如期望中那么高, 至少没有达到现代的氧化水平。

2 寒武纪早期动物和大型浮游植物的繁盛导致大气-海洋氧化假说

研究表明: 地质记录中干酪根和可溶有机质中的烷烃组分等碳同位素组成关系在埃迪卡拉纪晚期(约550 Ma)发生重大转变, 前寒武纪沉积物中可溶原生有机质中的正构烷烃相对于共存的类异戊二烯烷烃(如: 姥鲨烷、植烷)和干酪根具有更重的同位素组成, 而相比之下, 显生宙以来的沉积物中则具有相反的关系(图1)(Logan *et al.*, 1995)。这种转变可能与地球海洋表层由之前的以蓝细菌等微生物为主的生态系统转变为由产生粪便的宏体浮游动物参与的生态系统有关。在捕食性浮游动物占据生态系统主导地位之前, 由于海洋透光带中原始生产力主要由蓝细菌等微型浮游生物为主, 这些生物产生的有机碳颗粒细小, 因而下沉缓慢, 并主要消耗浅部水体的氧气, 导致海洋表层的氧气无法向深部海洋传递, 且抑制了有机碳的埋藏过程, 因而深部海洋一直保持为缺氧的状态(图2a)(Butterfield, 2009, 2011)。这一过程不仅阻碍海洋的氧化, 而且导致正构烷烃等易降解有机质在缓慢水体下沉过程中被异养生物广泛降解, 导致沉积物

中来自同位素较重的异养生物的正构烷烃比重逐渐增加, 进而其同位素组成逐渐变重并最终超过相对较难降解的类异戊二烯烷烃和代表平均有机质的干酪根的同位素组成(Logan *et al.*, 1995)。当捕食性浮游动物占据生态系统后, 一方面, 其可以通过产生较大的粪便颗粒及其死亡后的尸体使得表层有机碳可以快速沉降和埋藏, 另一方面, 其捕食压力促使真核浮游植物的演化(如细胞尺寸的增大可以很好的抵御动物的捕食), 同样也导致表层有机碳快速沉降和埋藏。这些过程不仅促使表层氧气向深部海洋的传递, 而且增加的有机碳埋藏使得光合作用产生的大量氧气得以释放进入大气, 从而促进了大气氧含量的增加, 而增加的大气氧含量又会进一步氧化海洋, 导致深部海洋的氧化(图2b)(Butterfield, 2009, 2011)。与此同时, 由于表层有机碳的快速沉积保存, 易被降解的正构烷烃也避免了水柱中异养生物的广泛降解, 因而沉积物中保存干酪根和可溶烃类的同位素组成也回归正常关系(Logan *et al.*, 1995)。

此外, 当晚新元古代海绵动物出现(约大于635 Ma; Love *et al.*, 2009)和之后在埃迪卡拉纪-寒

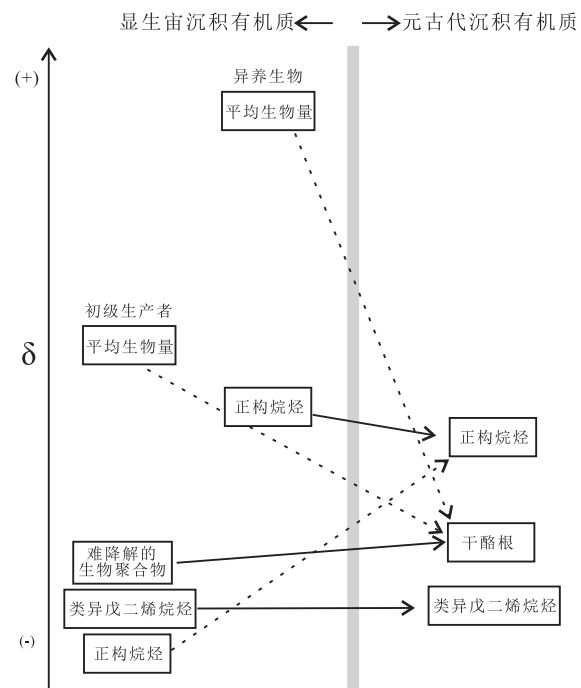


图1 地质历史时期沉积物中可溶有机质碳同位素组成与共存干酪根碳同位素组成关系在埃迪卡拉纪晚期-寒武纪早期的转变(修改自 Logan *et al.*, 1995)

Fig.1 The pattern transition of the stable carbon isotope ($\delta^{13}\text{C}$) in hydrocarbon constituents of extractable rock bitumen versus kerogen of ancient sedimentary rocks at late Ediacaran-early Cambrian. Modified from Logan *et al.* (1995).

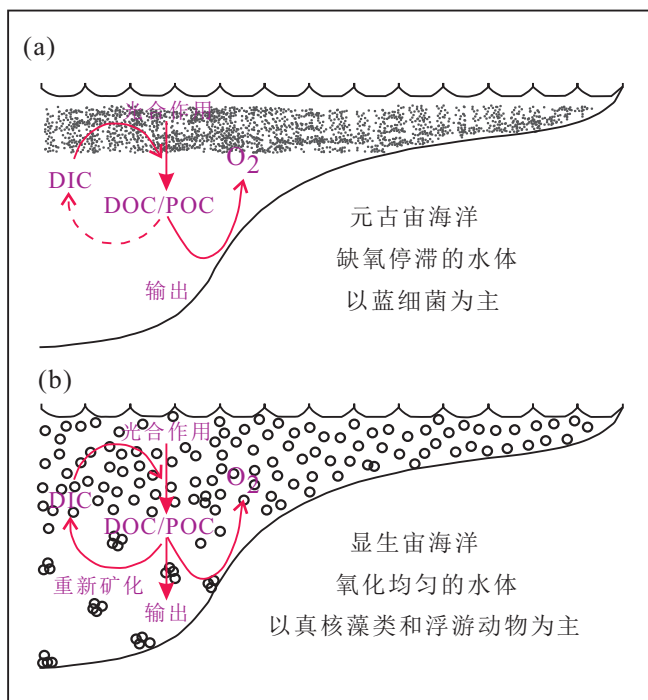
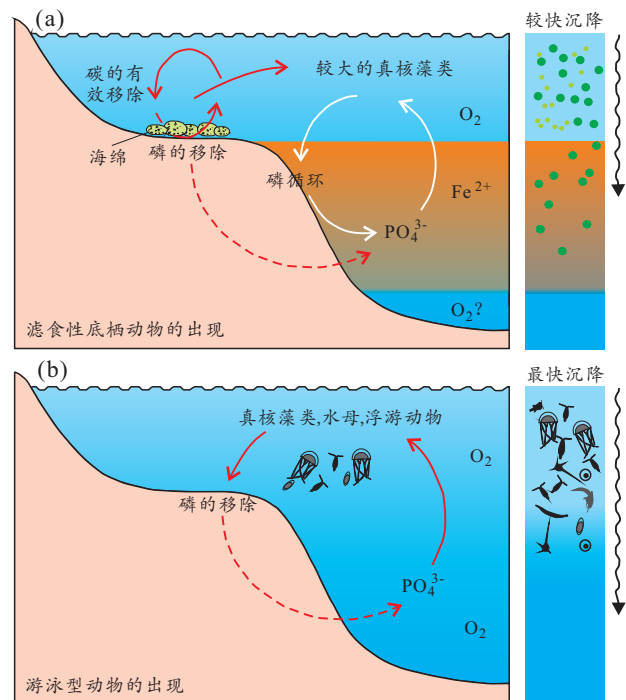


图2 新元古代晚期-寒武纪早期生命演化革新对碳循环和海洋氧化状态的可能影响(修改自 Butterfield, 2009, 2011)

Fig.2 Effects of biological innovations on the carbon cycle and ocean redox chemistry at the late Neoproterozoic-early Cambrian transition(modified from Butterfield, 2009, 2011)

武纪早期出现繁盛时,它们的滤食固碳行为(即海绵动物对水柱中微型浮游生物和可溶性有机碳的移除)可以减弱水体中氧气的消耗,进而促使陆架水体变得氧化(Lenton *et al.*, 2014)。此外,由于微型生物优先于大型真核浮游植物被海绵捕食,因此,海绵的出现可能导致大型真核浮游植物对微型生物的比例升高,增强有机碳的输出,进而导致浅水中的氧逐渐向深部海洋和沉积物中传递(Lenton *et al.*, 2014)。

海洋生命演化革新不仅通过上述有机质的加速下沉和埋藏促进海洋和大气的氧化,而且还可能通过影响海洋中营养元素磷(P)的循环进而加速海洋的氧化。该原理在于有机质的氧化和埋藏所伴随的P的释放和移除:P在缺氧水体中的释放和快速循环会导致较高的海洋生产力从而进一步消耗深部海洋的氧气,从而导致海洋持续缺氧;生物演化革新可能改变了P的这一循环过程从而可以破除其对海洋氧化的阻碍作用(图3)(Lenton *et al.*, 2014)。海绵的滤食行为可以使P转移到沉积物中,从而降低水体中P含量和原始生产力,导致陆架浅水水体氧化程度升高(图3a)。在埃迪卡拉纪晚期-寒武纪早期,游泳型动物的出现不仅会导致有



a、b 分别代表从新元古代晚期到寒武纪早期分别以滤食动物海绵和浮游动物出现时的情况,详细解释见正文

图3 新元古代晚期-寒武纪早期生命演化革新通过海洋P循环对海洋氧化的影响(修改自 Lenton *et al.*, 2014)

Fig.3 Oceanic oxygenation by biological innovations at the late Neoproterozoic-early Cambrian transition through marine P cycle(modified from Lenton *et al.*, 2014)

机碳的沉降进一步加快,而且可以通过吸收营养元素P形成P质壳体将P转移到沉积物中;这些过程导致的水体氧化可进一步降低沉积物中P向水柱中的释放速率,进一步加速海洋的氧化(图3b)。需要指出的是:控制生产力的因素多样,而P仅是其中的一个因素,这里的理论分析和总结体现了晚新元古代-寒武纪早期生命演化革新通过P循环对当时海洋氧化贡献的一种可能性。然而,的确有地球化学研究表明:新元古代雪球地球事件之后,控制海洋初级生产力的关键因素很可能由之前的微量元素(如Mo、Fe等;Anbar *et al.*, 2002)转变为P(Planavsky *et al.*, 2010),这样完全有可能上述这些P循环的有关机制在这一关键期海洋氧化上发挥了重要的作用。

埃迪卡拉纪-寒武纪早期动物和大型浮游植物的繁盛导致大气-海洋氧化假说也面临一些问题。例如:可靠的化石证据表明产生粪便的浮游动物首次出现于寒武纪早期(约520 Ma)(Vinther *et al.*, 2014),这与这一理论假说所阐述的约550 Ma的埃迪卡拉纪晚期要晚很多。另外,如前所述,目前增加的地球化学数据表明寒武纪早期缺氧甚至硫化

的海洋状态仍旧广泛分布,这表明这些生命演化的革新并没有导致深部海洋完全氧化。尽管一些体型较小、简单或相对复杂动物可能具有一定的低氧生存能力(Mills *et al.*, 2014; 见第3节),但是对于大型浮游植物和复杂动物,如:奇虾、三叶虫等而言,它们的存在应该首先需要环境中有足够的氧含量来维持其新陈代谢。因此,虽然埃迪卡拉纪-寒武纪早期大型浮游植物和复杂动物的出现和繁盛的确对海洋的氧化可能起到重要的推动作用,但理论上它们的出现应该是环境演化的结果而非原因(张兴亮和舒德干, 2014)。

3 大气-海洋系统的氧化与寒武纪动物辐射无因果关系假说

近来, Mills 和 Canfield(2014)认为大气-海洋系统氧含量与早期动物演化间还有第3种可能,即:动物的演化与大气-海洋系统氧含量之间没有直接或间接的因果关系。换言之,即使寒武纪生命大爆发伴随着大气-海洋系统氧化程度的升高,但二者仍然可能是相互独立演化的。现今实验研究和海洋调查发现,许多动物包括一些相对复杂动物,如:海绵动物,棘皮动物,腕足动物和较小尺寸的鱼类均具有在贫氧或缺氧环境的生存能力(Vaquier-Sunyer *et al.*, 2008; Danovaro *et al.*, 2010; Ballani *et al.*, 2012; Mills *et al.*, 2014)。因此,假说3认为动物包括复杂动物的演化革新可能并不需要大气-海洋系统氧含量的升高来触发。近来,有地球化学数据和模拟研究表明:从寒武纪早期至中期,随着生态系统越来越复杂,大气-海洋系统氧含量却逐渐降低和缺氧带也不断扩张(Boyle *et al.*, 2014)。这些证据似乎暗示寒武纪生命大爆发与大气-海洋系统氧含量之间可能没有直接或间接的因果关系。

然而,需要指出的是:以上研究中所述的具有低氧环境生存能力的动物和组合与目前已知的寒武纪动物和由其所构成的生态系统的复杂程度相比还相差很多,因此用简单动物的低氧环境适应性来推测寒武纪环境与生命演化关系时可能存在较大的不确定性。另一方面,近来,许多研究也同时表明躯体尺寸较大动物的出现、生物扰动的增强和更复杂生态系统的建立等生命过程均需要更多的氧气(Payne *et al.*, 2009, 2011; Sturdivant *et al.*, 2012; Sperling *et al.*, 2013)。古生物学研究表明寒武纪动物躯体尺寸明显变大(Payne *et al.*, 2009, 2011),而且生物扰动强度(Mángano *et al.*, 2014)和生态系统(Vannier *et al.*, 2005)都与现今类似,这些

特征都要求寒武纪大气-海洋系统具有较高的氧气含量。由此可见,寒武纪早期动物的大爆发与大气-海洋氧含量的升高应该存在相关关系,无因果关系的假说可能忽视了简单的早期动物与寒武纪早期复杂动物及生态系统对氧气需求的差别。

4 有关环境与生命协同演化的讨论

上述3种假说强调了寒武纪早期地球环境与生命演化之间的单向作用关系或彼此缺乏相互关系。地球生物学的研究表明地质历史时期,特别是一些重大地质关键期生命的演化与这一时期的地球环境存在着广泛的相互作用和协同演化关系(谢树成和殷鸿福, 2014)。在上述3种假说的理论基础之上,通过对寒武纪构造活动、陆源输入、海洋化学和生命时空演化特征等有关最新资料的综合考虑,本文尝试从地球生物学的角度对寒武纪早期地球环境与这一时期生命大爆发之间可能的协同演化关系给予初步的梳理和探讨。

许多重大地质事件的发生可能都起源于地球内部的构造演化(例如:Campbell *et al.*, 2008, 2010; 殷鸿福和宋海军, 2013)。冈瓦纳超大陆从新元古代末期开始聚合,一直持续到寒武纪早期,并于约525 Ma最终聚合(Trindade *et al.*, 2006),其聚合过程伴随了广泛的造山运动(10^7 年时间尺度)。有研究表明:该过程在寒武纪初期可能极大地增强了陆地的风化剥蚀(Campbell *et al.*, 2008, 2010);包括华南在内的全球寒武纪早期地层存在的广泛缺失(Zhu *et al.*, 2003; Peters and Gaines, 2012)表明这一时期陆地风化剥蚀确实得到加强。陆地风化作用的加强必然会提高陆源营养盐(如P等)对海洋的输入,使得海洋生产力极大提高和海洋缺氧(10^4 年时间尺度)程度明显增强(图4)。华南乃至全球寒武纪早期广泛沉积的磷块岩(Cook and Shergold, 1984; Sato *et al.*, 2014)和随后广泛沉积的缺氧且高有机碳含量的黑色页岩支持当时海洋生产力极大提高和海洋广泛的分层缺氧(Yang *et al.*, 2003; Zhu *et al.*, 2003; Feng *et al.*, 2014; 金承胜等, 2014)。海洋生产力的提高和海洋缺氧增强都会加强有机碳的埋藏,从而导致大气氧含量的升高(10^6 年时间尺度)。大气氧一方面通过水-气平衡从上向下氧化海洋(特别是在远洋广海寡营养区),另一方面则可能通过氧化陆地还原物质(如黄铁矿)形成大量氧化物质(例如: Fe^{3+} , SO_4^{2-} 等)随河流等进入海洋,从而由近岸向远洋深水氧化海洋(图4)(李超等, 2015)。华南寒武纪早期氧化水体从内陆架云南肖

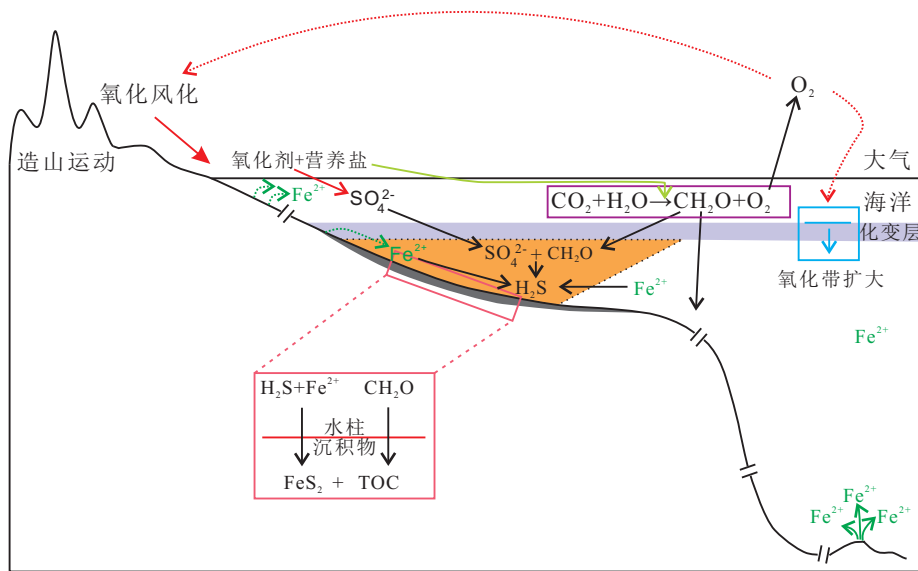


图4 寒武纪早期构造活动、营养盐、大气-海洋系统氧含量和早期动物间的关系(详细说明见正文)

Fig.4 The relationship among tectonic activity, nutrients, atmosphere-ocean oxygen levels and early lives in early Cambrian(detailed explanations can be found in text)

滩地区(Och *et al.*, 2013)逐渐扩展到内陆架四川沙滩地区(Goldberg *et al.*, 2007)就是支持证据。这些过程使得海洋不断被氧化,最终导致寒武纪生命大爆发和复杂的动物群从浅水辐射至深水地区。

需要特别指出的是:由于不同类型动物(例如:海绵、棘皮动物、鱼等)出现和繁盛所需的最低水体含氧量存在明显的差异性,因此寒武纪早期高度动态分层的海洋必然会导致生命演化的空间差异性。这些动物的空间演化特征的确在华南研究中有清楚的表达,如统计发现:华南浅水生态系统由节肢动物所主导而在深水生态系统中则由海绵动物所主导(朱茂炎, 2010)。

另一方面,寒武纪生命大爆发完全有可能反作用于地球环境的演化。如第二节“寒武纪生命大爆发导致大气-海洋氧化”假说所述,首先,其可能导致海洋生物地球化学循环发生重组:大型浮游植物和动物通过较大颗粒有机碳的快速沉降加速氧气向深部海洋的传输,从而加速了海洋的氧化(即形成氧化正反馈)(图 2a)。其次,海洋的不断氧化,特别是近岸浅水的广泛氧化使得水体中的 P 不断的被陆源起源的铁氧化物吸附而远洋广海寡营养区深部缺氧水体的消退抑制沉积物中的 P 释放到水体中,从而导致海洋总体生产力的降低,进而导致有机碳埋藏的减弱和相应大气氧积累的减少(图 3b),形成负反馈。全球寒武纪 P 沉积的逐渐降低(Cook and Shergold, 1984)和华南寒武纪富含有机碳的黑色岩系沉积逐渐从浅水至深水消失(Yang *et*

al., 2003; Zhu *et al.*, 2003)均支持上述观点。这个负反馈有可能是导致地球大气-海洋的氧化进程及寒武纪生命大爆发出阶段性演化特点的原因之一。

上述分析和相关证据表明:寒武纪早期地球环境与生命大爆发完全可能是一个相互作用与协同演化关系,而非简单的单向作用关系。

5 总结与展望

目前寒武纪早期大气-海洋氧含量与生命大爆发之间关系的 3 个主要假说均强调二者之间的单向作用关系或者缺乏关系。尽管每种假说都有相应的支持证据,但也存在与寒武纪早期海洋化学记录 and 现代海洋观察等诸多不符的地方。此外,这些假说均聚焦于动物起源和繁盛与大气-海洋氧含量水平的简单关系的说明,而未考虑寒武纪早期生命演化特征,例如生命演化所展示的时空差异性等。运用地球生物学的观点,本文对寒武纪构造活动、陆源输入、海洋化学和生命时空演化特征等最新资料的综合讨论和分析表明:寒武纪早期地球环境与生命辐射之间很可能是相互作用与协同演化关系,而非简单单向关系。未来,就这一重大科学问题而言,生物地球化学的研究关键在于:①准确确定寒武纪早期大气氧含量水平;②精细重建寒武纪早期海洋氧化还原状态和生物类群的空间分布和对应关系。此外,开展多学科资料的整合将有助于对寒武纪生命大爆发这一复杂生命演化事件的本质给予深入理解。

致谢:成文过程中程猛提出了大量有益的意见,在此谨致谢忱。

参考文献 (References):

- Amthor J E, Grotzinger J P, Schröder S, Bowring S A, Ramezani J, Martin M W, Matter A. 2003. Extinction of Cloudina and Namacalathus at the Precambrian-Cambrian boundary in Oman. *Geology*, 31: 431-434
- Ballanti L A, Tullis A, Ward P D. 2012. Comparison of oxygen consumption by *Terebratalia transversa* (Brachiopoda) and two species of pteriomorph bivalve molluscs: Implications for surviving mass extinctions. *Paleobiology*, 38: 525-537
- Berkner L V, and Marshall L. 1965. On the origin and rise of oxygen concentration in the Earth's atmosphere. *Journal of the atmospheric sciences*, 22: 225-261
- Berner R A, Canfield D E. 1989. A new model for atmospheric oxygen over Phanerozoic time. *American Journal of Science*, 289: 333-361
- Berner R A. 2000. Isotope Fractionation and Atmospheric Oxygen: Implications for Phanerozoic O₂ Evolution. *Science*, 287: 1630-1633
- Bergman N M, Lenton T M, Watson A J. 2004. COPSE: A new model of biogeochemical cycling over Phanerozoic time. *American Journal of Science*, 304: 397-437
- Boyle R, Dahl T, Dale A, Shields-Zhou G, Zhu M, Brasie, M, Canfield D, Lenton T. 2014. Stabilization of the coupled oxygen and phosphorus cycles by the evolution of bioturbation. *Nature Geoscience*, 7: 671-676
- Bush A M, Bambach R K. 2011. Paleoeologic megatrends in marine metazoa. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 39: 241-269
- Butterfield N J. 2009. Oxygen, animals and oceanic ventilation: An alternative view. *Geobiology*, 7: 1-7
- Butterfield N J. 2011. Animals and the invention of the Phanerozoic Earth system. *Trends in ecology & evolution*, 26: 81-87
- Campbell I H and Allen C M. 2008. Formation of supercontinents linked to increases in atmospheric oxygen. *Nature Geoscience*, 1: 554-558
- Campbell I H and Squire R J. 2010. The mountains that triggered the Late Neoproterozoic increase in oxygen: The Second Great Oxidation Event. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 74: 4187-4206
- Canfield D E. 2005. The early history of atmospheric oxygen: Homage to Robert M. Garrels. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 33: 1-36
- Canfield D E, Poulton S W, Narbonne G M. 2007. Late-Neoproterozoic deep-ocean oxygenation and the rise of animal life. *Science*, 315: 92-95
- Canfield D E, Poulton S W, Knoll A H, Narbonne G M, Ross G, Goldberg T, Strauss H. 2008. Ferruginous conditions dominated later neoproterozoic deep-water chemistry. *Science*, 321: 949-952
- Cloud P E. 1968. Atmospheric and Hydrospheric Evolution on the Primitive Earth Both secular accretion and biological and geochemical processes have affected earth's volatile envelope. *Science*, 16: 729-736
- Cremonese L, Shields-Zhou G A, Struck U, Ling H F, Och L M. 2014. Nitrogen and organic carbon isotope stratigraphy of the Yangtze Platform during the Ediacaran-Cambrian transition in South China. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 398: 165-186
- Cook P J, Shergold J H. 1984. Phosphorus, phosphorites and skeletal evolution at the Precambrian-Cambrian boundary. *Nature*, 308: 231-236
- Dahl T W, Hammarlund E U, Anbar A D, Bond D P, Gill B C, Gordon G W, Knoll A H, Nielsen A T, Schovsbo N H and Canfield D E. 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: 17911-17915
- Dahl T W, and Hammarlund E U. 2011. Do large predatory fish track ocean oxygenation. *Communicative & Integrative Biology*, 4: 1-3
- Danovaro R, Dell'Anno A, Pusceddu A, Gambi C, Heiner I, Kristensen R M. 2010. The first metazoa living in permanently anoxic conditions. *BMC biology*, 8: 30
- Erwin D H, Laflamme M, Tweedt S M, Sperling E A, Pisani D, Peterson K J. 2011. The Cambrian conundrum: Early divergence and later ecological success in the early history of animals. *Science*, 334: 1091-1097
- Feng L, Li C, Huang J, Chang H, Chu X. 2014. A sulfate control on marine mid-depth euxinia on the early Cambrian (ca. 529-521 Ma) Yangtze platform, South China. *Precambrian Research*, 246: 123-133
- Goldberg T, Strauss H, Guo Q, Liu C. 2007. Reconstructing marine redox conditions for the Early Cambrian Yangtze Platform: Evidence from biogenic sulphur and organic carbon isotopes. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 254: 175-193
- Guo Q, Shields G A, Liu C, Strauss H, Zhu M, Pi D, Goldberg T, Yang X. 2007a. Trace element chemostratigraphy of two Ediacaran-Cambrian successions in South China: Implications for organosedimentary metal enrichment and silicification in the Early Cambrian. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 254: 194-216
- Guo Q, Strauss H, Liu C, Goldberg T, Zhu M, Pi D, Heubeck C, Vernhet E, Yang X, Fu P. 2007b. Carbon isotopic evolution of the terminal Neoproterozoic and early Cambrian: Evidence from the Yangtze Platform, South China. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 254: 140-157
- Knoll A H, and Carroll S B. 1999. Early Animal Evolution: Emerging Views from Comparative Biology and Geology. *Science*, 284: 2129-2137
- Lenton T M, Boyle R A, Poulton S W, Shields-Zhou G A, Butterfield N J. 2014. Co-evolution of eukaryotes and ocean oxygenation in the Neoproterozoic era. *Nature Geoscience*, 7: 257-265
- Logan G A, Hayes J, Hieshima G B, Summons R E. 1995. Terminal Proterozoic reorganization of biogeochemical cycles. *Nature*, 376: 53-56
- Love G D, Grosjean E, Stalvies C, Fike D A, Grotzinger J P, Bradley A S, Kelly A E, Bhatia M, Meredith W, Snape C E, Bowring S A, Condon D J, Summons R E. 2009. Fossil steroids record the appearance of Demospongiae during the Cryogenian period. *Nature*, 457: 718-721
- Kump L R. 2008. The rise of atmospheric oxygen. *Nature*, 451: 277-278
- Mángano M G and Buatois L A. 2014. Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran-Cambrian transition: Evolutionary and geobiological feedbacks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281: 20140038
- Marshall C R. 2006. Explaining the Cambrian "explosion" of animals. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 34: 355-384

- Mills D B, Ward L M, Jones C, Sweeten B, Forth M, Treusch A H, Canfield D E. 2014. Oxygen requirements of the earliest animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111: 4168–4172
- Mills D B, Canfield D E. 2014. Oxygen and animal evolution: Did a rise of atmospheric oxygen “trigger” the origin of animals. *BioEssays*, 36: 1145–1155
- Nursall J. 1959. Oxygen as a prerequisite to the origin of the Metazoa. *Nature*, 183: 1170–1172
- Och L M, Shields-Zhou G A, Poulton S W, Manning C, Thirlwall M F, Li D, Chen X, Ling H, Osborn T, Cremonese L. 2013. Redox changes in Early Cambrian black shales at Xiaotan section, Yunnan Province, South China. *Precambrian Research*, 225: 166–189
- Payne J L, Boyer A G, Brown J H, Finnegan S, Kowalewski M, Krause R A, Lyons S K, McClain C R, McShea D W, Novack-Gottshall P M. 2009. Two-phase increase in the maximum size of life over 3.5 billion years reflects biological innovation and environmental opportunity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 24–27
- Payne J L, McClain C R, Boyer A G, Brown J H, Finnegan S, Kowalewski M, Krause Jr R A, Lyons S K, McShea D W, Novack-Gottshall P M. 2011. The evolutionary consequences of oxygenic photosynthesis: A body size perspective. *Photosynthesis research*, 107: 37–57
- Peters S E, Gaines R R. 2012. Formation of the ‘Great Unconformity’ as a trigger for the Cambrian explosion. *Nature* 484, 363–366
- Planavsky N J, Rouxel O J, Bekker A, Lalonde S V, Konhauser K O, Reinhard C T, Lyons T W. 2010. The evolution of the marine phosphate reservoir. *Nature*, 467: 1088–1090
- Rhoads D C, Morse J W. 1971. Evolutionary and ecologic significance of oxygen - deficient marine basins. *Lethaia*, 4: 413–428
- Sato T, Isozaki Y, Hitachi T, Shu D. 2014. A unique condition for early diversification of small shelly fossils in the lowermost Cambrian in Chengjiang, South China: Enrichment of phosphorus in restricted embayments. *Gondwana Research*, 25: 1139–1152
- Shu D, Isozaki Y, Zhang X, Han J, Maruyama S. 2014. Birth and early evolution of metazoans. *Gondwana Research*, 25: 884–895
- Sperling E A, Frieder C A, Raman A V, Girguis P R, Levin L A, Knoll A H. 2013. Oxygen, ecology, and the Cambrian radiation of animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110: 13446–13451
- Sturdivant S K, Díaz R J, Cutter G R. 2012. Bioturbation in a declining oxygen environment, in situ observations from wormcam. *PloS One*, 7: e34539
- Trindade R I, D’Agrella-Filho M S, Epof I and Brito Neves B B. 2006. Paleomagnetism of Early Cambrian Itabaiana mafic dikes (NE Brazil) and the final assembly of Gondwana. *Earth And Planetary Science Letters*, 244: 361–377
- Vannier J, and Chen J. 2005. Early Cambrian food chain: New evidence from fossil aggregates in the Maotianshan Shale biota, SW China. *Palaos*, 20: 3–26
- Vaquier-Sunyer R, Duarte C M. 2008. Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 15452–15457
- Vinther J, Stein M, Longrich N R, Harper D A T. 2014. A suspension-feeding anomalocarid from the Early Cambrian. *Nature*, 507: 496–499
- Wang J, Chen D, Yan D, Wei H, Xiang L. 2012. Evolution from an anoxic to oxic deep ocean during the Ediacaran-Cambrian transition and implications for bioradiation. *Chemical Geology*, 306–307: 129–138
- Wen H, Carignan J, Zhang Y, Fan H, Cloquet C, Liu S. 2011. Molybdenum isotopic records across the Precambrian-Cambrian boundary. *Geology*, 39: 775–778
- Wen H, Carignan J, Chu X, Fan H, Cloquet C, Huang J, Zhang Y, Chang H. 2014. Selenium isotopes trace anoxic and ferruginous seawater conditions in the early Cambrian. *Chemical Geology*, 390: 164–172.
- Wille M, Nagler T F, Lehmann B, Schroder S, Kramers J D. 2008. Hydrogen sulphide release to surface waters at the Precambrian/Cambrian boundary. *Nature*, 453: 767–769
- Xiao S H. 2014. Oxygen and early animal evolution. in: Holland H, Turekian K, (Eds.), *Treatise on Geochemistry (Second Edition)*. Elsevier, Ltd: 231–250
- Yang A, Zhu M, Zhang J, Li G. 2003. Early Cambrian eodiscoid trilobites of the Yangtze Platform and their stratigraphic implications. *Progress in Natural Science*, 13: 861–866
- Zhou C, Jiang S-Y. 2009. Palaeoceanographic redox environments for the lower Cambrian Hetang Formation in South China: Evidence from pyrite framboids, redox sensitive trace elements, and sponge biota occurrence. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 271: 279–286
- Zhu M, Zhang J, Steiner M, Yang A, Li G, Erdtmann B D. 2003. Sini-an-Cambrian stratigraphic framework for shallow- to deep-water environments of the Yangtze Platform: an integrated approach. *Progress in Natural Science*, 13: 951–960
- Zhu M Y, Babcock L E, Peng S C. 2006. Advances in Cambrian stratigraphy and paleontology: integrating correlation techniques, paleobiology, taphonomy and paleoenvironmental reconstruction. *Palaeoworld*, 15: 217–222
- 金承胜, 李超, 彭兴芳, 崔豪, 石炜, 张子虎, 罗根明, 谢树成. 2014. 华南寒武纪早期海洋化学的时空波动性. *中国科学: 地球科学*, 44(5): 851–863
- 李超, 程猛, 谢树成. 2015. 早期地球海洋的氧化还原分带. *中国科学: 地球科学*. 评审中
- 温汉捷, 张羽旭, 樊海峰, 胡瑞忠. 2010. 华南下寒武统地层的 Mo 同位素组成特征及其古海洋环境意义. *科学通报*, 55(2): 176–181
- 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(6): 1072–1086
- 殷鸿福, 宋海军. 2013. 古、中生代之交生物大灭绝与泛大陆聚合. *中国科学: 地球科学*, 43(10): 1539–1552
- 袁余洋, 蔡春芳, 汪天凯, 向雷, 贾连奇, 陈妍. 2014. 埃迪卡拉纪-寒武纪过渡时期下扬子深水盆地氧化还原性质: 来自浙西底本剖面铁组分及有机碳同位素的约束. *科学通报*, 59(23): 2278–2289
- 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*, 2014, 44(6): 1155–1170
- 朱茂炎. 2010. 动物的起源和寒武纪大爆发-来自中国的化石证据. *古生物学报*, 49(3): 269–287

(本文责任编辑: 刘莹)