中国科学: 地球科学 2021 年 第 51 卷 第 4 期: 487 ~ 506
SCIENTIA SINICA Terrae earthcn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS

综 述

氧循环与宜居地球

黄建平[1,2*], 刘晓岳[1], 何永胜[3], 沈树忠[4,5], 侯增谦[6], 李曙光[3], 李昶豫[1], 姚丽洁[1], 黄季平[1]

1. 兰州大学西部生态安全省部共建协同创新中心, 兰州 730000;
2. 中国科学院青藏高原地球科学卓越创新中心, 北京 100101;
3. 中国地质大学(北京)地质过程与矿产资源国家重点实验室, 北京 100083;
4. 南京大学地球科学与工程学院, 南京 210023;
5. 中国科学院南京地质古生物研究所生物演化与环境卓越创新中心, 南京 210008;
6. 国家自然科学基金委员会, 北京 100085
* 通讯作者, E-mail: hjp@lzu.edu.cn

收稿日期: 2020-12-16; 收修改稿日期: 2021-01-15; 接受日期: 2021-02-24; 网络版发表日期: 2021-03-12
国家自然科学基金项目(批准号: 41888101, 41521004, 41991231)和高等学校学科创新引智计划项目(批准号: B13045)共同资助

摘要 氧是影响地球宜居性的重要因素, 其与复杂生命体的形成和演化有着千丝万缕的联系. 研究全球氧循环有助于我们了解地球系统的演化过程, 剖析地质历史时期地球宜居性的形成, 从而帮助我们预估地球系统的未来变化. 近几十年来, 氧循环的研究在地质学、地球化学、地球生物学、海洋科学和大气科学等领域取得了重大进展, 这丰富了我们对地球系统的认识. 然而, 这一系列的研究工作都是在各自领域独自开展的, 由此导致我们对氧循环这一关键科学问题的理解较为片面, 对地球科学各个圈层之间的相互作用缺乏完整的认识. 本文提出了地球系统五大圈层相互耦合的理论框架, 阐明了氧循环在地球系统科学中起到的纽带作用, 全面总结了多时间尺度上氧循环的研究, 特别关注了大氧化事件、大灭绝事件以及大气氧含量和物种进化之间的潜在联系. 深入理解地质历史时期氧循环与生物多样性之间可能的联系, 对探索地球宜居性的历史演化和未来具有深远的意义. 自从进入人类世以来, 地球系统在人类活动的强迫下已逐渐偏离其既定轨迹, 氧循环也因此产生了强烈的响应. 我们认为如果不及早干预, 人类活动对氧循环的干扰可能会大大降低地球的宜居性.

关键词 氧循环, 宜居地球, 物种大灭绝, 人类世

1 引言

地球是目前已知的唯一拥有多种生物体和高度文明的行星. 氧是地壳中丰度最高的元素, 也是地球大气中丰度第二高的元素. 在地质历史上, 大气与海洋中氧气(O_2)水平的长期演变与复杂生命的出现和发展密切相关(Berner等, 2007; Huey和Ward, 2005), 同时被广泛认为是动物进化的主要驱动力(Nursall, 1959; Reinhard

中文引用格式: 黄建平, 刘晓岳, 何永胜, 沈树忠, 侯增谦, 李曙光, 李昶豫, 姚丽洁, 黄季平. 2021. 氧循环与宜居地球. 中国科学: 地球科学, 51(4): 487–506, doi: 10.1360/N072020-0399
英文引用格式: Huang J, Liu X, He Y, Shen S, Hou Z, Li S, Li C, Yao L, Huang J. 2021. The oxygen cycle and a habitable Earth. Science China Earth Sciences, 64 (4): 511–528, http://doi.org/10.1007/s11430-020-9747-1

© 2021 《中国科学》杂志社

等, 2016). 在现代地球系统中, 除厌氧生物外几乎所有生命体的生存和发展都依赖于能够产生和维持环境氧含量的生产者. 因此, 富氧地球成为了绝大多数生物体生存和繁衍的必要条件.

然而, 自人类社会诞生以来, 人类活动逐渐将地球系统推离了既定的轨道. 最近全球范围内剧烈的环境变化以及广泛的沉积证据表明, 地球可能已经进入了一个由人类主导的新的地质时代——人类世(Lewis和Maslin, 2015). 值得注意的是, 人为因素所造成的地球环境的变化越来越广泛. 尽管在近一个世纪以来, 人类社会发展取得了非凡成就, 但与人类活动相关的环境扰动可能已经开启了一场正在进行的物种大灭绝(Barnosky等, 2011; Ceballos等, 2015). 森林砍伐和化石燃料燃烧使得大气中二氧化碳的浓度大大增加, 全球气候系统的稳定性遭到破坏, 这给全球粮食安全、水安全带来了威胁, 造成了部分脊椎动物种群灭绝(Barnosky等, 2011; Ceballos等, 2015, 2017). 同时, 我们呼吸的空气的化学组分也在悄然地发生改变. 自20世纪80年代末的观测资料表明, 地球大气中的O_2正在减少(Keeling和Shertz, 1992), 虽然目前氧气浓度下降的量级小到可以忽略不计, 但预测结果显示氧气浓度在未来100年会持续下滑(Huang等, 2018; Liu等, 2020). 与此同时, 观测资料和模式模拟均显示海洋中溶解氧也在不断下降, 海洋生物正在面临“缺氧”的危机. 越来越多的证据表明我们地球系统的氧循环正在逐渐失衡.

此外, 大气中氧气的悄然下降可能对人类和许多脊椎动物的生存构成威胁. 低氧水平的主要后果是低氧血症(血液中缺氧). 在商业航班中, 将环境氧气浓度降低至15%并持续1小时, 可使健康受试者的动脉血氧饱和度从(97±2)%降低至(86±3)%(Hobkirk等, 2013). 低氧血症可进一步导致组织缺氧, 从而影响人体舒适度、劳动效率(Wang等, 2019)和睡眠质量(de Aquino Lemos等, 2013). 暴露于低氧环境也可能导致精神功能受损和感知缺陷, 如辨色力缺失(Vingrys和Garner, 1987)、明显的反应迟钝(Dart等, 2017)等.

由于游离氧分子在生命生存演化中的重要性, 目前大量研究集中回答了下面几个问题: 地球系统中的生物地球化学循环是如何驱动大气氧升高的? 这些地球系统内部的物质循环的演化在宜居地球的形成过程中起到了怎样的作用? 在人类活动影响不断加剧的情况下, 这些演化将如何塑造地球未来的宜居性? 鉴于这些问题的科学重要性, 本文将首先概述全球氧循环及其与其他生物地球化学循环的联系. 随后, 回顾大气O_2在地质时间尺度上的长期演化, 重点讨论了大气O_2的演化及其与生物进化和灭绝的可能联系. 然后, 讨论了现代地球系统中氧循环的最新研究成果, 包括全球氧预算和多时间尺度的O_2变化. 最后, 总结了当今最新的研究成果, 并展望了氧循环研究的发展趋势.

2 地球系统中的氧循环

氧循环是地球系统科学的重要组分, 它是通过一系列的氧化还原反应完成的(Kasting和Canfield, 2012). 氧在元素周期表中的第6族, 最外层有6个电子. 为了使最外层的电子达到8个电子的稳定结构, 氧倾向于从其他元素或化合物中获得电子. 相对于大多数其他元素, 氧具有较高的电负性(鲍林标度: 氧3.44, 钪0.7, 氢2.20, 氮3.04), 这使得O_2成为一种常见的强氧化剂. 理论上说, 地球上任何可以被O_2氧化的物质均是全球氧循环的汇(如有机碳、硫化物、还原性矿物质等). 因此, 氧循环不可避免地与地球系统中的其他生物地球化学循环联系在一起, 这些过程涉及了生物圈、大气圈、水圈、岩石圈和人类圈之间的复杂相互作用(图1a). 要厘清地球系统各个圈层间复杂的化学、生物、物理关系, 需要系统地研究不同时间尺度和不同时期的全球氧循环.

2.1 氧循环和其他生物地球化学循环的联系

在氧循环与其他生物地球化学循环之间的联系中, 其与碳循环的联系最为重要, 因为这种联系是地球气候系统和生物系统的主要驱动力(Schimel, 1995). 二氧化碳(CO_2)是重要的温室气体, 也是光合作用(同时也是产生游离O_2的一种途径)合成有机物所需的原材料. 而O_2在有机物氧化过程中被消耗(呼吸或氧化风化, 是光合作用的逆过程). 在地质时间尺度上, 氧循环和碳循环也通过有机物的埋藏作用和风化作用(“地质”光合作用和“地质”呼吸作用, ‘geo’photosynthesis and ‘geo’respiration)直接耦合(couple)(Berner, 2004). 但碳循环和氧循环也不总是同步进行的, 它们也有各自独立过程(decouple): 如碳酸盐岩的埋藏(Hong等,

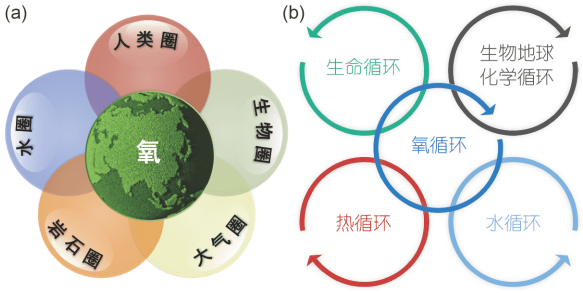

图 1　氧循环在地球系统科学中的地位(a)及其和其他生物地球化学循环的联系(b)

2020)和水的光解(Catling和Kasting, 2017). 在火星和金星中, 水光解产生的自由基对于稳定的CO_2浓度至关重要(Catling和Kasting, 2017). 尽管碳氧循环之间存在紧密的联系, 但也有研究发现大气中的O_2和CO_2浓度并不总是协同变化的. 更新世的冰芯记录显示, 过去80万年中, O_2分压(pO_2)下降的同时, CO_2分压(pCO_2)却没有明显变化. 这一现象可以用依赖于pCO_2硅酸盐风化反馈机制来解释, 这种反馈机制在百万年尺度上稳定了pCO_2(Stolper等, 2016).

除了碳循环外, 硫循环也与氧循环紧密相连(Petsch, 2014a). 岩石与地球表面之间的硫循环(化合价从–2到+6不等)也可以在地质时间尺度上显著影响大气中的O_2. 火山活动产生的硫通常以低价态存在, 如硫化氢(H_2S)或二氧化硫(SO_2), 并成为O_2的汇. 还原性硫化物的氧化风化将消耗O_2, 并导致海洋中硫酸盐的积累. 硫酸盐还原菌可以在不消耗氧气的情况下代谢有机物, 产生还原性硫化物(通常为黄铁矿, FeS_2). 如果FeS_2以未反应的状态被埋藏在沉积物中, 它就不会被大气中的O_2所氧化. 因此, 黄铁矿的埋藏成为了大气中O_2的另一个源, 其在地质历史时间尺度上可能导致O_2在大气中累积. 当硫在大气中被氧化时, 还原性硫化物的风化将消耗O_2. 反之, 硫的氧化物的风化将导致大气中O_2的升高(Ciborowski和Kerr, 2016). 沉积物氧化还原循环中硫、碳、氧的相互作用除了能影响大气pO_2之外, 也在海洋酸碱化学中起着重要作用(Reinhard和Fischer, 2019).

2.2　氧循环与地球系统中圈层的相互作用

全球氧循环中的主要过程也表现在地球系统的其他圈层中(既包括生物圈, 也包括非生物圈). 光合作用是一个典型的例子: 光合作用是一种生物过程, 涉及位于食物链底部的初级生产者(如植物和藻类). 初级生产者吸收太阳光能量, 利用CO_2和水(H_2O)形成碳水化合物(CH_2O)和O_2. 虽然这个过程十分简单, 但它与水文循环(如储水等)和热循环(如温度变化等)中的其他基本过程以及这些过程之间的相互作用和反馈有着密切的联系. 对于热循环来说, O_2产生过程(即光合作用)通常伴随着冷却, 而O_2消耗过程(呼吸、燃烧等)通常会释放热量. 当来自太阳的光能加热地球表面时, 光合作用导致一部分光能以碳水化合物的形式存储为化学能. 此外, 在植被茂密的地区, 植物的蒸散可以减少感热通量, 增加潜热通量, 也能达到一定的冷却效果(Huang等, 2016, 2017). 这也解释了下面这个有趣的现象: 尽管在植被茂密、水资源充沛的湿润区, 人类活动排放了绝大部分CO_2, 但地球上增温最为显著的地区出现在植被稀疏、储水量低的干旱区(Huang等, 2017). 在上述过程中, 氧循环和水循环之间的桥梁是通过蒸散作用搭建的, 蒸散作用只能在有植被情况下发生. 相反, 当氧气在呼吸和燃烧过程中被消耗时, 存储在碳水化合物和化石燃料中的一部分化学能将会以热的形式释放到大气中(Chen等, 2016). 此过程也释放了包括CO_2在内的温室气体(Greenhouse gases, GHGs), 这些气体也会影响地气系统的辐射收支平衡, 引起全球变暖. 因此, 我们可以说储水增加和冷却效应与O_2的产生有关, 而水土流失和温室效应与O_2的消耗有关. 此外, pO_2的变化会影响大气的质量和密度, 可以直接改变地气系统的辐射平衡(Poulsen等, 2015). 大气中O_2含量增加, 可减少表面短波辐射强迫, 从而起到冷却效果, 反之亦然. 不过, 大气O_2水平变化也会引起地球系统中一系列的反馈过程, 因此O_2浓度的升高不一定会导致全球地表温度下降(Poulsen等, 2015). 在工业化前的全新世气候条件下, 模拟结果表明O_2含量的增加也可能会导致全球地表升温. 尽管大气中的O_2增加会产生一定的冷却效果, 但温室气体压力变宽造成的升温效应也十分显著, 抵消了冷却效应, 最终造成升温. 此外, 有研究指出大气中O_2的增加也会引发动力学反馈, 改变海洋的经向热传输, 导致高纬度地区升温、低纬度地区降温(Wade等, 2019).

因此, 我们可以基于图1b中所示的五个循环(氧循环、生命循环、热循环、水循环和生物地球化学循环)之间复杂的线性和非线性相互作用, 建立一套动力学模型来模拟地球系统的演变(Chameides和Perdue, 1997).

3 大气中氧气的产生

3.1 大氧化事件(GOE)

地球历史时期的环境与当今大不相同, 尤其体现在地球表面的氧化状态. 已有的大量证据表明, 大气在2.45Ga(Ga=10^9年)之前一直处于缺氧状态, 而在2.3~2.4Ga间, 大气和表层海水中的O_2出现显著增加(Bekker等, 2004; Gumsley等, 2017), 这就是著名的大氧化事件(Great Oxidation Event, GOE; 图2a). 地质证据, 包括2.4Ga前的贫铁古土壤(Rye和Holland, 1998)以及保存的对氧化还原敏感的元素, 如晶质铀矿(UO_2)、黄铁矿(FeS_2)和菱铁矿($FeCO_3$), 都表明太古代大气是缺氧的(Rasmussen和Buick, 1999; Canfield, 2005; Burron等, 2018). 从地球化学的角度来看, 最有说服力的证据则是两种主要的硫同位素效应(质量分馏和非质量分馏效应, mass-dependent fractionation和mass-independent fractionation), 表明GOE之前的大气中氧气含量处于很低的水平(图2a). 如果火山硫物质被氧化, 则可能发生硫同位素的非质量分馏(S-MIF)(Pavlov和Kasting, 2002; Zahnle等, 2006). 沉积记录中S-MIF信号(较大的δ^{33}S和δ^{36}S异常)的产生和保存需要极低的大气O_2浓度(小于当前大气含氧水平的0.001%)(Farquhar等, 2000, 2001). 尽管对于GOE期间大气O_2增加的确切值还存在一定的争议, 但目前广泛接受的观点是: 沉积岩中异常硫同位素组成的消失和其他证据均表明, 大约在2.33Ga大气组分发生了明显的变化, O_2浓度达到或超过了当前大气含氧水平的 0.1~1%(图2a, Krissansen-Totton等, 2015; Luo等, 2016).

虽然我们在GOE发生的时间上已经达成了共识, 但是触发GOE的确切机制目前尚无定论. 多重因素, 如生态系统的演化、地球深部循环等, 可能都起到了重要的作用(Kasting, 2013; Lyons等, 2014; Catling和Kasting, 2017). 由于篇幅所限, 本文不会详细讨论所有的理论模型, 而是集中讨论O_2浓度升高和其他相关过程的内在机制的最新进展.

3.2 光合作用与氧气

目前的一个共识是, 产氧的光合作用($CO_2+H_2O\rightarrow CH_2O+O_2$)是地球表面上几乎所有游离$O_2$的来源. 因此, 在氧气浓度升高之前, 光合作用可能已经存在. 但是光合作用究竟是何时起源的, 目前尚无共识(Cardona, 2019; Kirschvink等, 2000). 一些研究表明, 产氧光合作用的起源时间就在GOE附近, 因此O_2的上升是直接由生态系统的演化所驱动的(Soo等, 2017). 同时, 越来越多的同位素证据和微量元素证据表明在GOE之前的一段时间里, 就有O_2浓度的微小上升, 因此部分研究认为产氧光合作用的起源至少可以追溯到3.0Ga(Rosing和Frei, 2004; Crowe等, 2013; Planavsky等, 2014). 不过, 无论光合作用是何时起源的, 生物体本身是无法改变全球环境的净氧化还原状态的, 因为每种生物氧化剂都将与还原剂反应(Catling和Zahnle, 2020). 因此, 只有当还原性物质被消耗, 或是从地球表面被孤立出来的时候, 大气中的氧气才得以积累(Kasting, 2013). 在没有有机物埋藏的情况下, 光合作用产生的氧气会在呼吸过程中被消耗(光合作用的逆过程), 因此大气中的氧最终没有净变化. 也就是说, 只有当产氧光合作用和有机碳埋藏两个过程同时存在并相互配合时, 大气中的氧气才会逐渐累积起来. 否则, 大气中的氧气不会有净的升高(Krissansen-Totton等, 2015). 在地质时间尺度上, 大气O_2的净来源通常被认为是有机碳埋藏. 增强有机碳埋藏会导致氧源通量增加, 最终提高大气中的氧气含量. 也有学者认为, 氧气浓度升高和氧汇通量的减少有关. 这些机制包括: 碳和硫相对于水(或氢)的再循环(Holland, 2009)、由于地幔氧化还原的演化而导致的火山气体氧化还原状态的变化(Bekker等, 2010)、海底火山转换为陆地火山(Kump和Barley, 2007)、氢逃逸和大陆氧化(Zahnle等, 2013)等.

3.3 固体地球的深部氧循环

有关GOE的开创性工作丰富了我们对地球系统的认识. 目前越来越多的学者认为, 固体地球演化能孤立或分离还原性物质, 在一定程度上推动了大气的氧化(Holland, 1985; Holland等, 1986; Hayes和Waldbauer, 2006; Kasting, 2013; Eguchi等, 2020), 这不仅是因为大气的大部分成分最终来源于地球深部的脱气作用, 还因为固体地球的演化和大气氧浓度的演化在时间上有一致性(Barley等, 2005; Kump和Barley, 2007; Campbell和Allen, 2008; Gaillard等, 2011; Keller和Schoene, 2012; Lee等, 2016; He等, 2019). 固体地球通过风化作用、蚀变作用、沉积作用、岩浆作用和俯冲作用与大气圈、水圈和生物圈联系在一起. 固体地球的缓冲作

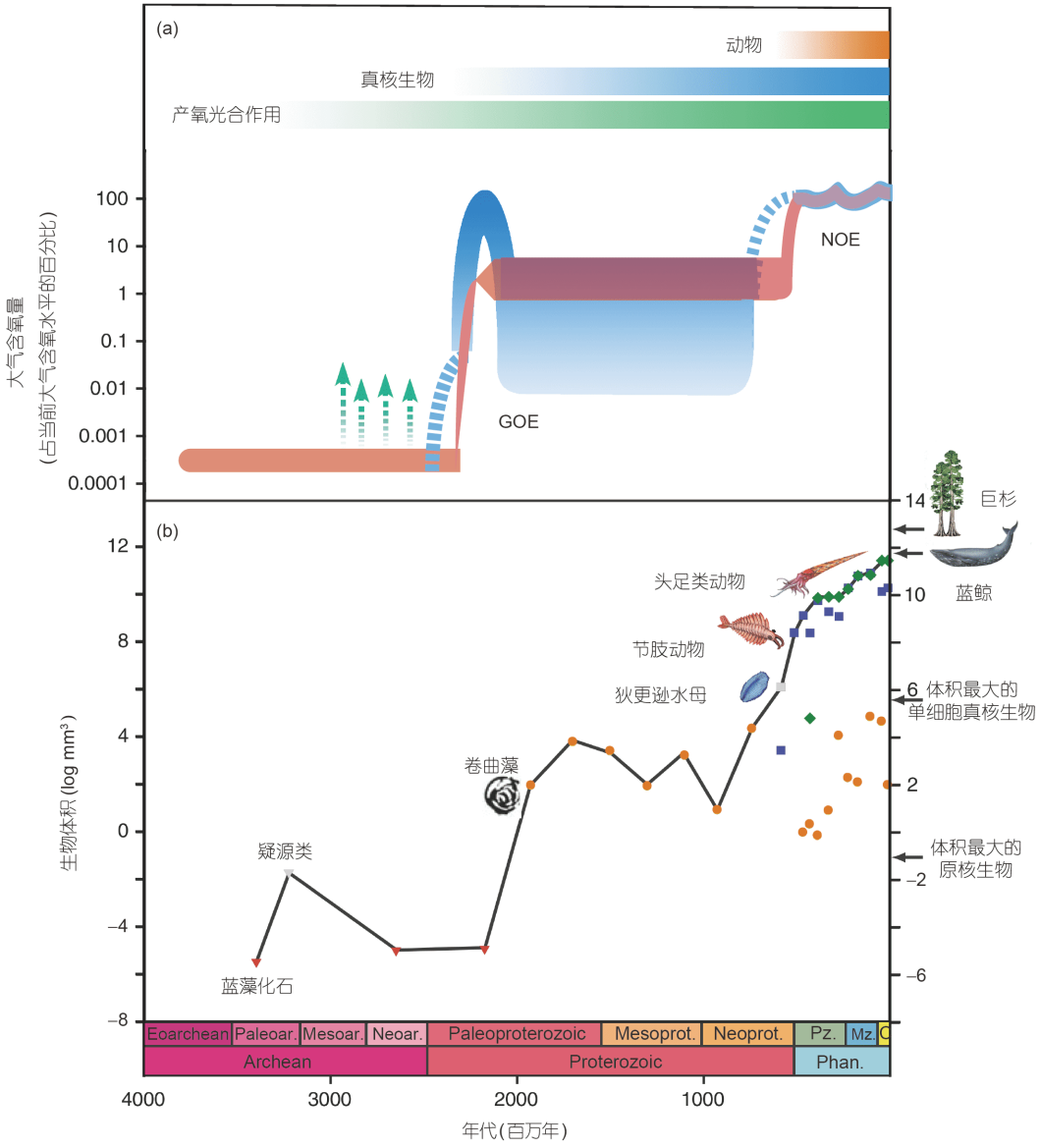

图 2　地质历史时期大气氧气浓度的变化(a)以及生物体最大尺寸的演化(b)

修改自Lyons等(2014)、Payne等(2011)和He等(2019)

用只有在与地球表面的非生物和生物循环进行复杂的相互作用之后才会发挥作用(Kasting, 2013; Laakso和Schrag, 2014). 如果大气的氧气可以在几百万年的时间内达到一个稳定状态(Laakso和Schrag, 2014), 固体地球对大气O_2的影响本质上应取决于通过火山作用和地质埋藏(如俯冲作用)从表层系统输入和回收的物质以及它们的通量(Petsch, 2014a). 尽管地球深部过程具有内在驱动力, 但许多研究仍强调了演化的固体地球对缓冲大气O_2的表层循环的直接影响. 已经有人提出, 超大陆形成过程中的地壳隆升可增强营养物质流入海洋的通量, 增加产氧光合作用和有机碳埋藏, 并最终导致O_2的上升(Colman等, 1997; Campbell和Allen, 2008). 可能在太古代和元古代之交, 大陆出现在海平面以上, 显著增加了火山排放的氧化还原状态, 从而降低了脱气压力(Gaillard等, 2011). 这种转变也可能伴随着大陆壳从超镁铁质向长英质的演化, 在风化和蚀变过程中氧汇也大大减少了(Lee等, 2016; Smit和Mezger, 2017). 作为地壳成分变化的结果, 产生还原剂物种的

关键营养物质通量会减少(例如, 用于甲烷生成的镍), 促进产氧光合作用的营养物通量则会增加(例如, 磷)(Konhauser等, 2009; Cox等, 2018). 所有这些过程都有助于大气中的O_2积累, 然而对各过程进行定量的评估是一件非常困难的事情, 我们目前很难区分其各自的作用.

如果地球表层系统可以不断地发生氧化还原反应, 那么地球深部氧循环就变得至关重要(Kasting等, 1993; Evans, 2012; Hu等, 2016; Duncan和Dasgupta, 2017; Mao等, 2017; He等, 2019). 地球深部氧循环是指氧通过岩浆作用和俯冲作用在固体地球与其表面之间形成多价元素循环(He等, 2019). 有学者认为当氢气(H_2)逃逸到太空, 地幔会逐渐被氧化, 这将促进大气的氧化(Kasting等, 1993; Catling, 2001). 但是有关地幔橄榄岩和超镁铁质到镁铁质火成岩的证据并不能支持这种早期观点, 这些证据表明至少从太古代早期开始, 地幔一直处于恒定的氧化还原状态(Li和Lee, 2004; Dauphas等, 2009; Aulbach和Viljoen, 2015). 随着地幔的冷却, 地幔和地壳的熔融方式在太古代和元古代之交发生了改变(Keller和Schoene, 2012). 例如, 地壳熔融深度的降低可能会使残余固相组分从富三价铁离子(Fe^{3+})和富石榴石-辉石转变为含较少的Fe^{3+}和富集橄榄石-辉石, 从而导致相关熔体组分的氧化还原态增加. 最近的研究提供了地幔氧逸度增加的证据(Nicklas等, 2019), 但长期以来我们一直认为上述转变是大气氧化的重要驱动力(Keller和Schoene, 2012). 随着太古代板块构造论的发展(Condie, 2018), 大气与固体地球之间的氧化还原交换开始受到岩浆作用输出与俯冲作用输入的平衡调节(Evans, 2012; Hu等, 2016; Mao等, 2017; Duncan和Dasgupta, 2017; He等, 2019). 最近, 基于实验和玄武岩的铁(Fe)同位素证据, 有学者提出了几种不同的深部氧循环途径. 模拟深部下地幔压力和温度的实验中发现了稳定的、具有黄铁矿结构的二氧化铁(FeO_2), 它被认为是由针铁矿和/或水向下循环至靠近核-幔边界而形成的(Hu等, 2016; Mao等, 2017), 随着还原剂H_2的逃逸, 深层地幔中积累的富FeO_2层发生部分熔融促进了地表和GOE的氧化(Hu等, 2016). 另一项创造性的实验表明, 大量有机碳可以在不脱碳的情况下继续俯冲, 从而与地表分离并被带入地幔深处, 成为大气氧的净源(Duncan和Dasgupta, 2017). 这些实验进展无疑会对未来的工作指明方向, 以评估深氧循环在长期调节大气O_2水平中的作用. 然而, 我们仍不清楚俯冲过程能将多少水分和有机碳带入地球深部, 以及它们是如何随着俯冲带的长期冷却而变化的. 最近, 在中国东部的新生代玄武岩中发现了具有重铁同位素组成的霞石岩浆组分, 这是由地幔中的再循环碳酸盐被部分还原成金刚石而形成的(He等, 2019). 研究表明, 金刚石中的$\delta^{13}C$成分是有机物俯冲的证据(Cartigny等, 2014). 这些玄武岩的起源说明了深部氧化剂到地表的一个净传输途径, 即埋藏于地表的碳酸盐进入深层地幔中形成金刚石, 氧化剂则通过碱性玄武岩岩浆优先释放到地表. 随着全球俯冲带的长期冷却和碱性岩浆作用的增强, 这一途径的效率很可能在太古代-元古代边界和元古代晚期增加了, 这为大气的氧化提供了另一种来自地球深部的驱动力(He等, 2019).

可以确定的是, 固体地球的演化至少部分地通过深部氧循环或对地表物质循环的关键因素的影响来调节大气中的氧气水平. 大气的氧化作用极大地改变了地表风化、蚀变和沉积过程的途径, 进而通过俯冲作用迅速影响了地球深部(Liu等, 2019). 大气层与固体地球之间的相互作用无疑是复杂的, 要更好地了解这些相互作用以及固体地球在大气氧化作用中的角色, 需要通过多学科合作和技术创新在多个方面取得进展: 推动从浅表俯冲带到核-幔边界的压力-温度条件实验、从细胞水平到全球视角的数十亿年历史的地质记录调查以及数值模拟.

3.4 地球大气的氧化和生物进化

有大量研究表明, O_2水平的升高与生物进化之间有着千丝万缕的联系(图2b). GOE事件是一个重要的生物学节点, 因为它的发生时间对我们推断产氧光合作用、有氧代谢(Raymond和Segrè, 2006)和矿物质(Hazen等, 2008)多样化的起源时间起到了约束与限制作用. 分子钟方法(molecular clock approach)的分析结果表明, 最早的真核生物(需要O_2才能进行生物合成反应)的出现时间早于2.31Ga, 与GOE的时间几乎同步(Gold等, 2017). 这一发现表明, 生物合成(biosynthesis)的发展与海洋和大气中游离氧的首次广泛出现密切相关.

大气和深海中游离氧的另一次显著升高事件被称为新元古代氧化事件(Neoproterozoic Oxidation Event,

NOE, 800~550Ma, 1Ma=1×10^{6}a). 这一时期, 大气中O_2浓度首次达到接近现代大气的水平, 使维持大型和复杂的多细胞生物的生存成为可能(Och和Shields-Zhou, 2012). 在NOE期间也出现了一些新的生物学和生态学策略, 首次出现了后生动物(Morris, 1993; Zhu等, 2019). 著名的寒武纪生物大爆发也出现在这个时期(Erwin等, 2011; Zhu和Li, 2017; Zhu等, 2017; Yang等, 2018; Erwin, 2020). 此外, 在古元古代中期(~1.9Ga)和新元古代-早古生代(600~450Ma)的化石记录中, 可以发现地球上生物体的体型大小发生了两次明显的跳跃(Payne等, 2009; Smith等, 2016). 这两次体型的跳跃大致与大气中O_2含量升高的时段高度吻合(同时或紧随其后). 在化石记录中, 也发现了翼展长达70cm的蜻蜓和长达1m的节肢动物(Clapham和Karr, 2012). 在地球化学模型被用来量化显生宙O_2变化之前的很长一段时间, 人们就已将化石中巨型昆虫的存在视为石炭纪高O_2含量的间接证据(Rutten, 1966). 这些结果表明, 大气中O_2的增加可能促进了更大体型生物体的演化, 大气中O_2的两次阶段性上升是生物进化的"起搏器"(Knoll和Nowak, 2017). 不过, 还有的研究认为两者的作用是相反的, 他们认为氧气的升高可能是动物所驱动的. 后生动物可以通过改变生物泵的性质, 从而在根本上改变现代海洋环境的氧化还原平衡(Butterfield, 2018; Cole等, 2020).

虽然NOE事件标志着深海的首次氧化, 但有证据表明在这段时间深海也经常出现周期性缺氧(Sahoo等, 2016). 直到古生代中期, 大气中O_2的另一次重大升高, 即古生代氧化事件(Paleozoic Oxygenation Event, POE), 才将O_2的水平提高到目前的水平, 深海地区氧含量也达到了较高的水平(Alcott等, 2019; Krause等, 2018). 陆地植物的演变显著增加了有机碳埋藏, 从而导致O_2升高(Lenton等, 2016). 许多生物地球化学模型的模拟结果也认为, 陆地植物的演变和多样化与O_2含量的大幅增加之间存在直接的关系(Bergman, 2004; Kump和Garrels, 1986). 但是, 目前我们尚不清楚具体在什么时候海表氧气浓度超过了维持一定生物多样性的最低要求(Shu, 2008; Shu等, 2010; Zhang和Shu, 2014).

3.5　地质时间尺度上大气氧气的源和汇

大气中的O_2是由植物、藻类和蓝细菌通过光合作用产生的. 而在地质时间尺度上, O_2在大气积累涉及一系列过程. 通常来讲, 在长时间尺度上O_2的源是有机碳和黄铁矿的埋藏. 在光合作用过程中, 有机碳是与O_2同时产生的. 因此, 植物的生长可以等同于O_2的积累. 不过, 当植物死亡后, 绝大部分的有机物最终会被细菌和真菌分解, 而这些分解过程也将会消耗前期光合作用所产生的O_2. 然而有少数的有机碳以不活泼的方式被埋藏在海水或淡水沉积物中, 并最终固化成岩石, 因此这些有机物无法与O_2发生反应(Petsch, 2014b), 而大气O_2的净来源之一, 正是这一部分尚未被氧化的有机物的埋藏. 大气中O_2的另一个重要来源是黄铁矿沉积. 通常, 黄铁矿是通过厌氧微生物过程产生的. 这一过程利用硫酸盐代谢有机物并产生硫化物(通常为FeS_2). 如果黄铁矿和上面的有机物一样, 以未氧化的形式埋藏在沉积物中, 则硫化物的埋藏也可视为大气O_2的源, 因为黄铁矿的形成也是依赖于有机碳的还原性的. 有研究认为, 在过去的几亿年里, 有机碳埋藏一直是大气中O_2的主要来源. 而在更遥远的过去, O_2可能更多的源于黄铁矿的埋藏(Olson等, 2019; Shields等, 2019).

在岩石循环中, 被埋藏的黄铁矿和有机碳在通过构造隆升带回到地表后, 又将会被重新氧化. 因此, 再氧化过程代表一个氧气的汇, 从而形成完整的氧循环. 大气O_2的另一个汇是还原性气体(主要来自地表火山和洋中热液喷发), 包括H_2、SO_2和H_2S. 现代地球系统的地质时间尺度上的O_2收支如图3所示.

4　大气氧含量下降与物种灭绝

随着时间的推移, 显生宙(Phanerozoic, (541.0±1.0~0)Ma)的地质和地球化学记录变得越来越丰富, 提供了更多的信息. 自从大化石记录出现以来, 发现显生宙有五次物种大灭绝: 奥陶纪-志留纪灭绝事件(~440Ma)、泥盆纪晚期灭绝事件(~367Ma)、二叠纪-三叠纪灭绝事件(~252Ma)、三叠纪-侏罗纪灭绝事件(~200Ma)和白垩纪-古近纪灭绝事件(66Ma). 此外, 化石记录中还发现了十几次规模较小的灭绝事件(Bambach, 2006). 其中两个最为严重的种群灭绝事件(二叠纪-三叠纪灭绝事件和白垩纪-古近纪灭绝事件)进一步将显生宙分为了古生代(Paleozoic)、中生代(Mesozoic)和新生代(Cenozoic)(图4).

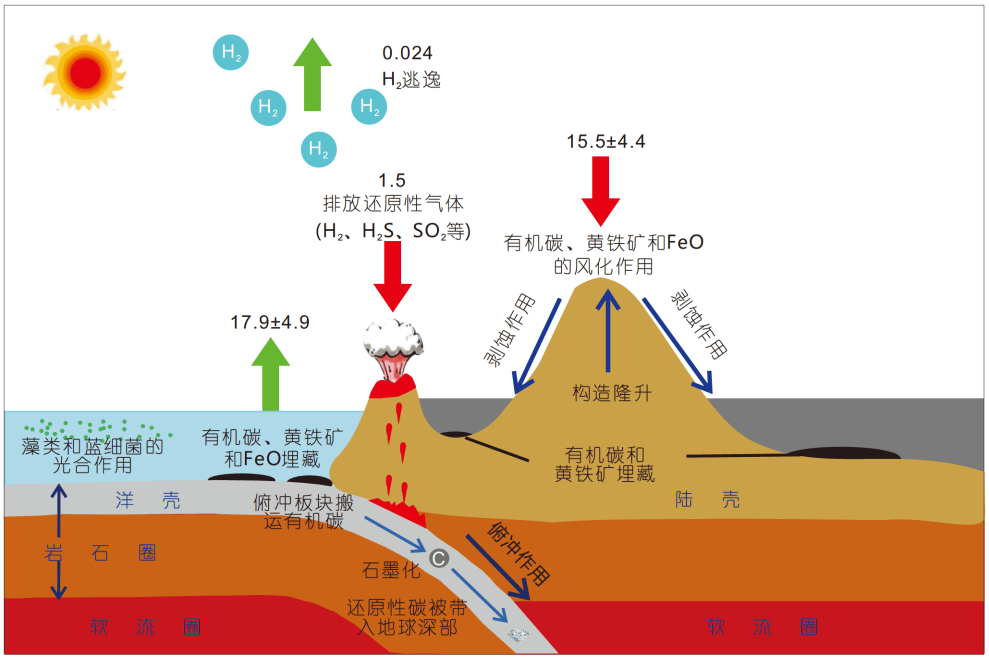

图 3　现代地球系统的地质时间尺度上的O_2收支

绿色和红色箭头分别代表氧的源和汇. 本图根据Duncan和Dasgupta (2017)的图4、Campbell 和 Allen(2008)的图2、Canfield (2005)的图7修改. 图中各个源和汇的数值来源于Kasting和Canfield (2012), 单位为10^{12}mol a^{-1}

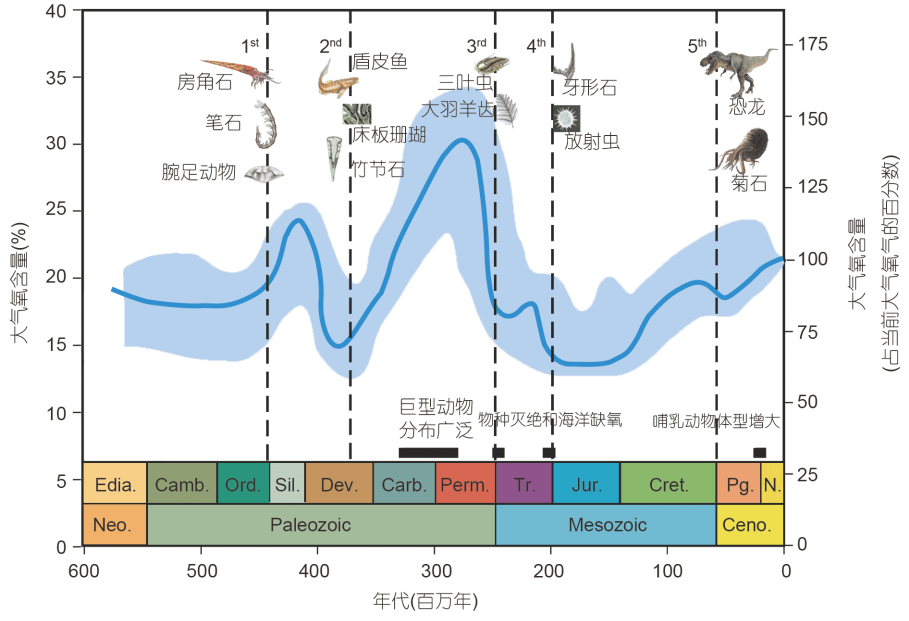

图 4　根据GEOCARB模型(Berner, 2006)重建的显生宙氧气含量

阴影区为95%置信区间, 黑色虚线标出了5次生物大灭绝的时间

4.1　二叠纪-三叠纪灭绝事件

二叠纪-三叠纪灭绝事件(the end-Permian mass extinction event, EPME)标志着古生代的结束, 被认为是所有有记录的物种灭绝事件中生物多样性损失最严重的一次(Kump, 2014). 最新研究表明, 在EPME期间, 有

81%的海洋物种灭绝(Fan等, 2020), 而陆地生态系统也遭受重创(Shen等, 2011). 二叠纪末期的物种大灭绝事件几乎是瞬时的, 有证据表明该灭绝仅持续了几千年(Bowring等, 1998; Jin等, 2000; Shen等, 2011; Burgess等, 2014; Shen等, 2019). 最近的一项年代学研究表明, 二叠纪-三叠纪灭绝事件最可能的触发因素是与西伯利亚地盾(Siberian Traps)形成有关的一次巨大火山事件(Burgess等, 2017), 它开始于EPME前约30Ma, 可能在生物多样性大幅下降之前就已经损害了一部分生态系统的功能和恢复力(Shen等, 2019). 这次火山喷发可能释放了大量的温室气体, 导致气温升高约10°C(Chen等, 2016; Joachimski等, 2012), 也引起了短期内酸雨的产生、大范围的海洋缺氧(Zhang等, 2018)和海洋酸化(Hinojosa等, 2012). 此外, EPME期间大气中O_2含量急剧下降(Berner, 2005)、气候变暖、海平面上升等环境变化也大大减少了陆地生物的栖息地(Huey和Ward, 2005). Krause等(2018)改进了GEOCARB模型以更好地重现显生宙氧气浓度变化. 在较新的模型中, 显生宙氧气的浓度虽有下降, 但幅度减小了很多. 不过, 可以肯定的是, 三叠纪早期陆地和海洋生态系统的突然崩溃以及持续的致死性高温, 使得生态系统直到灭绝发生后的8~9Ma(中三叠纪)才开始恢复(Sun等, 2012).

4.2　白垩纪-古近纪灭绝事件

另一个主要的灭绝事件是白垩纪-古近纪灭绝事件, 该灭绝事件标志着中生代和恐龙时代的终结. 这一次生物大灭绝事件是五大灭绝事件中研究最深入的(Bambach, 2006; Schulte等, 2010). 先前, Chicxulub撞击事件是被广泛认可的导火索(Alvarez等, 1980), 在K-P界限(白垩纪-古近纪)铱元素含量异常偏高, 且周围广泛分布了撞击碎片(Schulte等, 2009), 在尤卡坦半岛(Yucatan Peninsula)地表之下还发现了一个巨大的Chicxulub撞击坑(直径180~200km(Schulte等, 2010; Gulick等, 2019). 小行星撞击模型显示(DePalma等, 2019), 在这一次撞击的数小时内, 可能引发了大地震(12.6级)、巨大的全球性海啸和野火(Robertson等, 2004; Shonting和Ezrailson, 2017). 大量的粉尘和气溶胶被注入平流层, 持续数十年地减小了入射到地面的短波太阳辐射, 影响到地气系统的辐射收支平衡, 造成“撞击冬季”(Pierazzo等, 1998). 有机物燃烧过程中产生的烟尘吸收了短波辐射, 进一步导致到达地表的太阳光减弱, 从而抑制光合作用, 导致陆地和海洋的食物链崩溃(Kring, 2007). 这次撞击导致了过去100Ma最剧烈的气候变化(Overpeck和Cole, 2006). 撞击过后的数百年, 又发生了全球快速变暖. 据估计, Chicxulub小行星撞击导致了至少10^3Gt($1Gt=10^9t$)的CO_2在短时间内释放. 显著的海洋变暖降低了海水中气体溶解度和海洋通风过程(ocean ventilation). 过多地向海洋输入营养物质可能会增加水体中的氧气需求. 这些因素均会导致溶解氧的减少并引起大陆架缺氧(Vellekoop等, 2018). 然而, 最近的研究表明, 德干地盾(Deccan Traps)大量喷发(Renne等, 2015)引起的马斯特里赫特阶(Maastrichtian stage)(Archibald等, 2010)的气候不稳定可能是更为合理的灭绝原因(Schoene等, 2019; Sprain等, 2019). 对K-P界限生物多样性的研究表明, 恐龙和许多海洋有孔虫灭绝的持续时间较长, 这不太可能由瞬时的撞击事件来解释. 高精度年代学研究表明, 在灭绝发生前, 全球温度明显升高了约4°C, 这与德干地盾火山喷发高峰是一致的(Schoene等, 2019).

4.3　物种进化与灭绝

尽管针对地质历史记录的灭绝事件已经提出了各种触发因素和生理死亡机制(Knoll等, 2007), 但不幸的是, 这些假设都不是完美无缺的. 大量的地质学、地球化学和古生物学信息只有小部分被破译. 然而, 可以肯定的是, 几乎每一次生物大灭绝都伴随着与地球物理或天体物理扰动有关的行星环境的突然变化(戎嘉余和黄兵, 2014). 自从大气O_2的两阶段上升以来, 需氧代谢已经多样化并遍及整个显生宙. 因此, 由于其重要的生理作用, 过去约550Ma大气O_2的演变(图4)可能与物种进化和灭绝息息相关. 正如沈树忠和张华(2017)所述, 五次物种大灭绝中的四次(奥陶纪-志留纪灭绝事件、泥盆纪晚期灭绝事件、二叠纪-三叠纪灭绝事件和白垩纪-古近纪灭绝事件)与缺氧相关(尤其是海洋缺氧)(Xiang等, 2020; Zhang等, 2020a, 2020b; Vellekoop等, 2018).

从理论上讲, 大气中氧气的浓度会限制生物体的大小, 因为可用于伸展的身体表面积会限制O_2的吸收, 而体重则决定着O_2的需求(Bonner, 1988). 目前, 一些现代生理学实验研究了O_2含量的生理学效应, 发现O_2含量对动物的发育和进化有很强的影响, 而且对化石记录的分析也得到了类似的结论(Payne等, 2009,

2011). 在低氧条件下, 果蝇、蛇、鱼、大鼠、甚至人类的体型都会减小. 不过只有少数几项研究发现高氧与体型增加有关(Herman和Ingermann, 1996; Berner等, 2007; Zamudio等, 2007; Payne等, 2011). 海洋或大气环境中氧气含量的下降可能是导致二叠纪末期和三叠纪末期灭绝的主要原因. 不过, 最近也有人提出, 一系列的生物过程, 包括草食动物的出现, 可能会影响显生宙的地球表面的氧化还原状态. 陆生草食动物的演化和多样化可能扰乱了全球碳和磷的生物地球化学循环, 导致有机碳埋藏减少, 并导致了古生代末期的O_2下降(Laakso等, 2020).

5 现代地球系统的氧循环

5.1 大气氧气浓度下降和海洋脱氧

经过数十亿年的累积, 当前大气O_2的体积分数稳定在20.95%左右(Machta和Hughes, 1970). 在过去的几十年中, 虽然大气CO_2探测技术迅速发展, 但是以较高的精度探测大气O_2的变化依然是一个挑战. 由于O_2的背景浓度比CO_2的浓度高几个数量级(O_2为210000ppm, 1ppm=1μL/L), CO_2为400ppm, 因此探测大气中O_2的相对变化是十分困难的(Keeling和Manning, 2014). 目前, 世界上只有少数几个科研机构探测O_2变化, 其中就包括美国加州大学的Scripps Atmospheric Oxygen Program(http://scrippso2.ucsd.edu/). 该机构自20世纪80年代以来, 在全球多个站点设立了氧气浓度观测站, 自20世纪80年代后期以来的观测表明, 目前大气中的氧气水平持续下降(约4ppm a^{-1})(图5a), 主要是由于产氧和耗氧的不平衡. 虽然在未来几十年大气的氧气并不会出现严重的下降, 但是自20世纪中叶以来的海洋溶解氧下降已经对海洋生态系统的生产力和生物多样性构成严重威胁(图5b). 在过去的50年中, 缺氧海域的数量增长了四倍. 在局部地区, 海水中的O_2已经减少了约40%(Schmidtko等, 2017). 海洋中的溶解氧浓度受到一些物理和生物地球化学过程共同影响. 自养生物的光合作用、不饱和海水溶解大气O_2是海水中氧气的源; 而过饱和海水中的氧气释放、异养生物的呼吸作用、还原性物质的氧化则是海水中氧气的汇. 目前, 海洋脱氧主要归因于两个因素: (1) 海洋变暖; (2) 海水富营养化. 海洋变暖通过降低海水溶解度, 直接造成海洋脱氧; 另一方面, 洋流、混合以及海洋动物呼吸也会受到海洋增暖的影响, 从而间接的造成海洋脱氧(Oschlies 等, 2018). 人类活动向地表径流排放了大量的营养物质(主要是氮和磷), 这些物质最终汇入海洋之后, 造成沿海地区的富营养化, 这会引起大量的氧气消耗(Diaz和Rosenberg, 2008). 虽然O_2在海洋中的库存相对较少(仅为大气中氧气的0.6%), 但它们正在不断加速从海洋中逃离. Li等(2020)基于CMIP5(Coupled Model Intercomparison Project, Phase 5)的模拟结果, 诊断了海洋氧气收支平衡, 揭示了海水表面的海气通量在海洋脱氧中的重要作用. 海洋脱氧会影响海洋生态系统功能(Shepherd等, 2017)以及海洋生物的行为和生理状态(Prince和Goodyear, 2006; Seibel, 2011). 如果将无脊椎海洋动物暴露于缺氧的水体中, 它们的视力可能会大大降低(60~100%)(McCormick等, 2019). 海洋氧气的轻微变化可能直接影响生活在其生理极限附近的许多主要浮游动物的分布(Wishner等, 2018). 此外, 脱氧会对鱼类产生多种影响, 包括其生长、存活、繁殖等, 从而引起种群分布和食物链的扰动(Pörtnerand Peck, 2010). 受到全球变暖和海水富营养化的影响, 预计未来海洋脱氧将持续恶化(Shaffer等, 2009). CMIP5模拟结果显示, 在21世纪 RCP2.6(RCP8.5)情景下, 表层和深层海水的氧气均呈下降趋势, 降幅达(1.81±0.31)%和(3.45±0.44)%(Bopp等, 2013).

尽管氧下降会带来一系列的潜在威胁, 但目前针对氧循环的研究主要集中在利用氧气观测资料来约束全球碳预算(Keeling和Shertz, 1992; Keeling等, 1993; Battle等, 2006; Manning和Keeling, 2006; Quéré等, 2018). 目前, 我们对现代大气氧循环的理解还十分有限, 我们对耗氧和产氧的关键过程的参数还缺乏观测加以限制. 因此, 建立一个现代大气氧循环体系依然是具有挑战的.

5.2 现代地球系统的氧气收支

在现代大气中, 大气中O_2的主要来源是陆地和海洋生态系统的初级生产者, 而大气O_2的汇主要是包括自养和异养呼吸、野火、有机物质和矿物质的风化、火山气体的氧化、以及最为重要的人类活动(化石燃料的燃烧、工业活动等)(图5). 目前已经达成科学共识是: 化石燃料燃烧是引起当前O_2浓度下降的主要原因. Keeling等(1993)提出了一个简单的概念模型. 模型中给出了全球氧循环中短期和长期的源, 并量化了影响

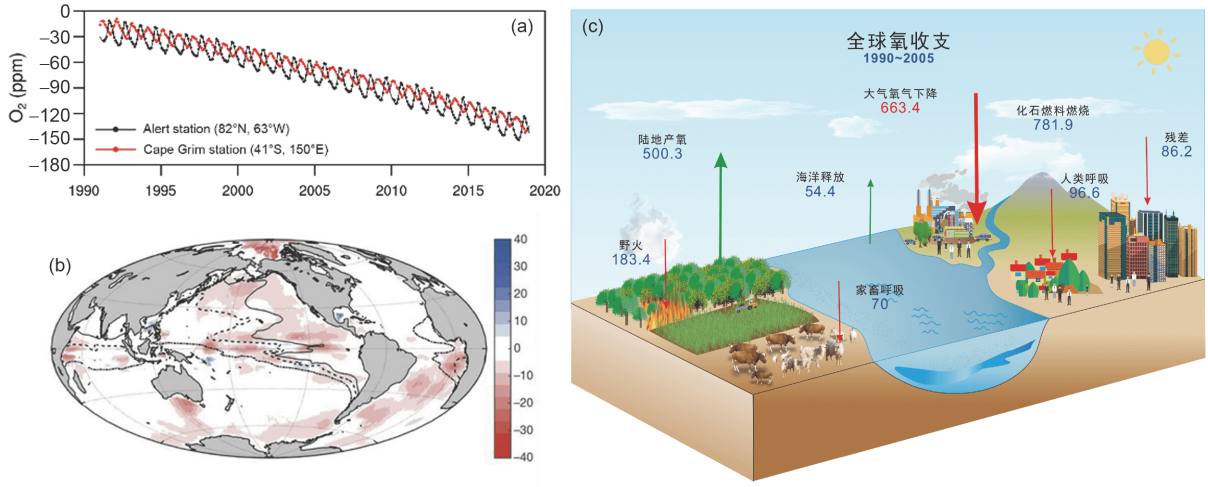

图 5　现代大气的氧循环

(a) Alert和Cape Grim观测站的氧气浓度时间序列; (b) 全球海洋氧气浓度变化 (单位: mol O_2 m^{-2} $decade^{-1}$)(Schmidtko等, 2017); (c) 1990~2005年全球氧气收支(Huang 等, 2018). 绿色箭头代表氧气的源; 红色箭头代表氧气的汇, 单位为10^{12} mol a^{-1}

大气O_2浓度的生物和物理过程. Huang等(2018)基于CMIP5模型定量估算了全球O_2收支(图5c), 指出1990~2005年的平均O_2消耗通量为36.22Gt O_2 a^{-1} (1131.9×10^{12}mol a^{-1}), 而同期来自陆地和海洋系统的氧气补偿为17.75Gt O_2 a^{-1}(554.7×1012mol a^{-1}). 氧气生产与消耗之间的不平衡导致过去一个世纪的氧气下降. Liu等(2020)量化了土地上的O_2通量, 并首次量化了1975年至2018年期间人类活动对全球O_2预算的影响. 东亚、印度、北美和欧洲地区化石燃料燃烧所消耗的氧气最多, 而非洲中部的耗氧主要是由野火引起的.

大气中的O_2不仅存在长期变化, 大气O_2中的短期波动(日尺度、季节尺度)也能够被高分辨率测量仪器很好的捕捉. 在南北半球中, O_2的增加主要出现在春季和夏季, 而减少主要出现在秋季和冬季. 而CO_2的季节变化则相反, 这反映了海气交换和生态系统固碳释氧是发生在同一时间尺度上的. Minejima等(2012)分析了日本Hateruma岛污染期的O_2浓度, 发现在来自中国、韩国和日本的混合污染物的影响下, O_2浓度降幅达10ppm. Lueker等(2001)发现, 观测站以东约70km出现森林大火时, O_2浓度下降了20ppm. 在美国马萨诸塞州中部的落叶林中, 大气O_2和CO_2的昼夜变化位相严格相反. 在2006年秋季时期, 每日O_2浓度最高(最低)出现在19:00(9:30)(Battle等, 2019). 同时, 也有研究发现大气中的O_2含量在空间上呈不均匀分布. 史培军等(2019)收集了青藏高原不同海拔高度的空气样本, 发现O_2浓度不仅与海拔高度相关, 还受地表植被覆盖率和天气条件影响.

5.3　未来氧循环预测

人类对全球环境的影响已变得日渐深远, 并逐渐使地球系统脱离其自然行为(Lenton等, 2008). 人类活动对地球的影响足以影响长期的地质过程, 并且已经在全球范围内留下了地层学信号. 鉴于此, 地质学家定义了一个新的地质时代——“人类世”. 人类世在功能和地层上都不同于全新世(Holocene)(Waters等, 2016). 虽然什么时候是“人类世”的开始, 目前还没有统一的标准, 学者们也提出了一些阈值, 包括: (1) 几千年前人类活动造成土地利用的变化和温室气体(CO_2和甲烷, CH_4)的排放(Laurance, 2019; Ruddiman, 2018); (2) 1610年前后的哥伦布交换(Colombian Exchange)(Lewis和Maslin, 2015); (3) 18世纪末期的工业革命(Crutzen, 2002); (4) 自20世纪中叶以来人口增长和能源消耗的“大加速”(Great Acceleration)(Steffen等, 2015). 但是人们达成了明确而广泛的共识: 即人类对全球环境的改造空前绝后, 这使我们逐渐走进第六次物种大灭绝. Ceballos等(2015)使用非常保守的假设来评估人为活动是否会导致大规模灭绝, 并得出结论, 在过去的几个世纪中, 生物多样性的减少异常迅速(对于脊椎动物而言, 目前的灭绝速度是本底灭绝速度的100

倍). Barnosky等(2011)发现, 当前生物多样性丧失的速度和程度与显生宙期间大规模灭绝相当. 如果我们人类能够团结一致, 及时采取行动, 我们可能有机会扭转生物多样性的下降和弥补已经丧失的生态系统功能. 但是随着时间的推移, 我们的机会将越来越渺茫. 有研究认为, 地球系统内的正反馈可能是潜在的触发因素. 并且当超过某个阈值时, 即使减少了人为排放, 地球系统也可能无法控制地向不稳定状态转移(Lenton等, 2008; Steffen等, 2018).

研究地质历史中类似的环境变化事件为我们预测人类对地球系统的影响提供了宝贵的信息. 科学家发现将当前的气候与历史模拟相匹配具有挑战性, 因为人类世的扰动幅度远大于过去的自然扰动. 例如, Paleocene-Eocene Thermal Maximum事件(PETM, ~56 Ma)中, 大量的碳被排放至大气, 全球升温幅度达5℃. 该事件被广泛认为最适用于预测未来的地质类似事件. Zeebe等(2016)认为PETM期间的最大碳释放速率限在1.1Gt a^{-1}以下. 而当前人类活动造成的碳释放速率(~10Gt a^{-1})在过去的66 Ma中是前所未有的. 因此, 受人类活动影响的地球未来轨迹很可能是不可预测的. Foster等(2017)的研究表明, 在RCP8.5情景下, 23世纪辐射强迫将达到过去420Ma中的最大值, 并且地球系统将出现不可预测的响应. 氧循环作为地球系统不可或缺的一部分, 其在未来的情景中会经历前所未有的变化吗? 有预测结果显示, 未来21世纪氧气浓度将持续下降. 在RCP8.5情景下, 本世纪末大气中O_2的下降率将达到100Gt a^{-1}, O_2浓度将从目前的20.946%下降到20.825%(Huang等, 2018).

图6给出了未来不同情景下O_2浓度预测. 在RCP8.5、RCP6.0和RCP4.5情景中, O_2浓度将最终稳定在20.61%、20.85%和20.90%. 但是, 在non-stop RCP情景中(化石燃料燃烧稳定在一定水平不下降), 则会发生持续的O_2下降. 在non-stop RCP8.5中, 氧气浓度在26世纪将降至20.0%以下, 并在29世纪初达到19.5%, 可能威胁到地球上部分生物体的生存. 根据现有的大气O_2记录, Livina等(2015)使用临界点分析来预测未来的O_2浓度, 发现如果不采取任何措施, O_2的减少将在5000至10000年内对人类健康造成威胁. Martin等(2017)预测, 如果不受任何保护, 人类可能只能继续生存3600年. 这些预测表明, 在给定的时间范围内, 大气中的氧气浓度与化石燃料的累积消耗密切相关. 人类活动对氧循环的影响终将严重威胁我们星球的宜居性. 需要指出, 化石燃料是一种有限的资源. 这些资源的储量并不是固定值, 而是随着时间变化的. 由于我们认识的限制, 地球上化石燃料储量的估算目前还具有较大的不确定性(Bauer等, 2016; IPCC, 2014). Ronger等(2012)估计化石燃料资源的总碳含量在8543~13469Gt C之间. 在这种估计下, 假设所有可用的化石燃料的完全燃烧, 将会消耗28383~47046Gt的O_2, 这将导致O_2浓度从目前的20.946%减小到20.45~20.11%. 如果我们在耗尽地球上所有资源之前找到化石燃料的替代品(生物能源, 风能, 太阳能等), 我们仍有机会将大气中的氧气稳定在相对健康的水平. 大气中O_2浓度的未来变化在很大程度上取决于我们人类活动的走向.

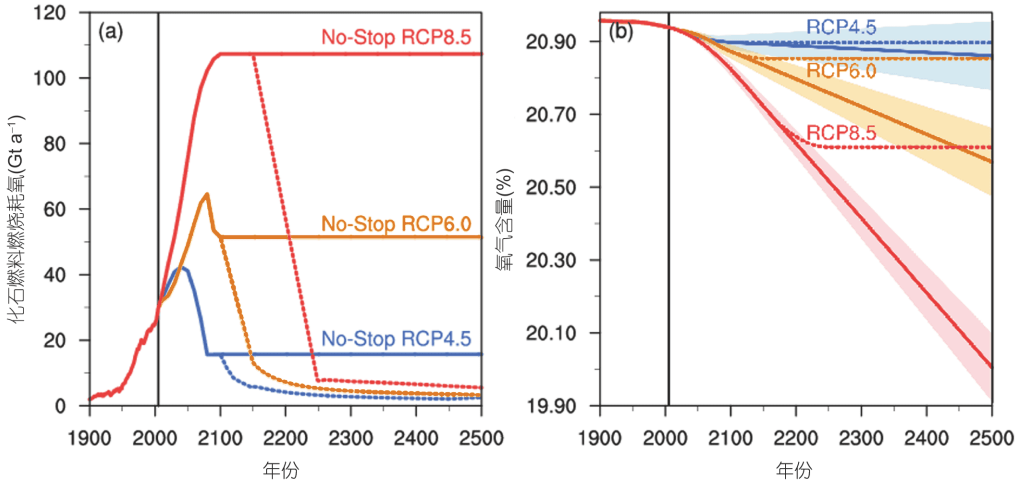

图 6　不同情景下氧化石燃料对氧气的消耗(a)及来不同情景下氧气浓度预测(b)

6　总结和讨论

氧气循环研究跨越了非常长的时间尺度(日尺度~大于百万年尺度). 在相应的时间尺度中, 不同时间尺度的氧循环主导着大气O_2浓度的变化. 不过, 目前长时间尺度和短时间尺度的氧循环过程的时间界限还没有明确, 不同时间尺度过程之间的复杂相互作用尚不清楚. 氧气循环中的短时间尺度过程是否会触发长时间尺度过程的突变? 氧气循环的长时间尺度变化是否存在一个"临界点", 越过这个"临界点"后是否会引起一系列剧烈的环境变化? 生态系统是否来得及适应这些变化? 对不同时间尺度氧循环过程的研究, 不仅对于理解地球系统的历史至关重要, 更有助于我们预测地球的未来. 地球系统是一个高度非线性的强耦合系统, 其中较小的扰动可能会引起一系列剧烈的变化. 虽然夸大初始条件对系统的敏感性是不合适的, 但是我们不能忽视非线性过程及其复杂关系的客观存在. 为了解决上面的科学问题, 我们可在比较长的时间尺度上考虑氧循环的快过程和慢过程, 而不是独立地研究各个过程. 此外, 还需促进地球科学(地质学、海洋科学、大气科学、古生物学等)和社会科学的各子学科之间的交叉融合, 以揭示主导地球系统运行轨迹和内在机制, 从而预测人类活动对地球系统的影响.

除了在氧循环研究方面进行广泛的学科交叉融合, 世界各国还需要通力合作, 在氧气含量下降至威胁健康的水平之前扭转局势. 在生物圈2号试验(Biosphere 2)中, 在试验开始的前16个月中O_2浓度的急剧减少, 从大约21%降至14%. 这种浓度下降足以引起各类健康问题. 该试验中, 光合作用的速率未能平衡有氧呼吸速率(特别是土壤中有机物的微生物氧化)(Severinghaus等, 1994). 在自然环境中, 人类活动对氧气产生和消耗也有可能潜在地引起氧气浓度的变化. 生物圈2号试验告诉我们, 维持O_2水平需要增加氧源, 减少氧汇.

综上所述, 应采取多种措施来维护和促进当地的生态功能, 应将重点集中在人口稠密的城市地区以及沙漠化风险高的干旱或半干旱地区. 植被稀疏、生物多样性低是这些区域的共同特征. 因此, 这些区域的固碳释氧的能力有限, 储存和补充地下水和地表径流的能力较低. 增加植被覆盖率和植被多样性(促进O_2的产生)是避免水土流失和恢复当地生态系统功能的有效措施. 在城市地区, 城市绿化能产生大量的O_2(Nowak等, 2007). 此外, 城市绿化还能缓解城市的热岛效应、减小空气污染. 在世界上沙漠化风险高的地区(尤其是沙漠和干旱区的边缘, 这些地区几乎没有产氧气能力), 为了防止荒漠化进一步扩张, 一些国家已经进行了大规模的植树造林. 在中国, 虽然"三北"防护林的建设存在一定的争议, 但在过去的几十年中, 有效地遏制了荒漠化扩张, 扩大了森林面积(Chen等, 2019). 最近, 为了增强生态适应力, 在撒哈拉沙漠附近也提出了类似的植树造林计划(Goffner等, 2019).

减少与人类活动有关的氧气消耗也很重要. 大气O_2的最大汇和大气CO_2的最大的源是燃烧化石燃料(Huang等, 2018; Liu等, 2020). 因此, 应优先研发可再生燃料, 包括碳中性生物燃料(不产生温室气体净排放), 以及碳负性生物燃料(能减少大气温室气体). 使用这些燃料不会减少大气中的O_2含量. 此外, 发达地区应向欠发达地区提供必要的技术援助, 以减少国与国之间、国家内部地区与地区之间的不平等, 从而能在国际上有效地推广和应用污染控制和节能技术.

我们一直认为, 我们所呼吸的O_2是取之不尽用之不竭的, 但是地球大气和海洋中O_2浓度积累到当今的水平经历了数十亿年的时间. 地球是宇宙中唯一已知的宜居星球(Hu等, 2011; Hu和Ding, 2011年), 它的未来走向取决于我们在随后几十年中采取的行动. 如果我们放任当前的生物多样性减少和O_2浓度下降, 那么灾难性后果可能是不可逆的. 这些灾害在我们人类的时间尺度上几乎是永久的(Ceballos等, 2015), 因为修复地球使它变成原本的样子, 可能需要数百万年.

参考文献

戎嘉余, 黄兵. 2014. 生物大灭绝研究三十年. 中国科学: 地球科学, 44: 377–404

沈树忠, 张华. 2017. 什么引起五次生物大灭绝? 科学通报, 62: 1119–1135

史培军, 陈彦强, 张安宇, 何研, 高妙妮, 杨静, 毛睿, 吴吉东, 叶涛, 效存德, 徐柏青. 2019. 青藏高原大气氧含量影响因素及其贡献率分析. 科学通报, 64: 715–724

Alcott L J, Mills B J W, Poulton S W. 2019. Stepwise Earth oxygenation is an inherent property of global biogeochemical cycling. Science, 366: 1333–1337

Alvarez L W, Alvarez W, Asaro F, Michel H V. 1980. Extraterrestrial cause for the cretaceous-tertiary extinction. Science, 208: 1095–1108

Archibald J D, Clemens W A, Padian K, Rowe T, Macleod N, Barrett P M, Gale A, Holroyd P, Sues H D, Arens N C, Horner J R, Wilson G P, Goodwin M B, Brochu C A, Lofgren D L, Hurlbert S H, Hartman J H, Eberth D A, Wignall P B, Currie P J, Weil A, Prasad G V R, Dingus L, Courtillot V, Milner A, Milner A, Bajpai S, Ward D J, Sahni A. 2010. Cretaceous extinctions: Multiple causes. Science, 328: 973

Aulbach S, Viljoen K S. 2015. Eclogite xenoliths from the Lace kimberlite, Kaapvaal craton: From convecting mantle source to palaeo-ocean floor and back. Earth Planet Sci Lett, 431: 274–286

Bambach R K. 2006. Phanerozoic biodiversity mass extinctions. Annu Rev Earth Planet Sci, 34: 127–155

Barley M, Bekker A, Krapez B. 2005. Late Archean to Early Paleoproterozoic global tectonics, environmental change and the rise of atmospheric oxygen. Earth Planet Sci Lett, 238: 156–171

Barnosky A D, Matzke N, Tomiya S, Wogan GOU, 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, doi: 10.1038/nature09678

Battle M, Fletcher S M, Bender M L, Keeling R F, Manning A C, Gruber N, Tans P P, Hendricks M B, Ho D T, Simonds C, Mika R, Paplawsky B. 2006. Atmospheric potential oxygen: New observations and their implications for some atmospheric and oceanic models. Global Biogeochem Cycles, 20: 1–15, doi: 10.1029/2005GB002534

Battle M O, Munger J W, Conley M, Sofen E, Perry R, Hart R, Davis Z, Scheckman J, Woogerd J, Graeter K, Seekins S, David S, Carpenter J. 2019. Atmospheric measurements of the terrestrial $O_2:CO_2$ exchange ratio of a midlatitude forest. Atmos Chem Phys, 19: 8687–8701

Bauer N, Hilaire J, Brecha R J, Edmonds J, Jiang K, Kriegler E, Rogner H H, Sferra F. 2016. Assessing global fossil fuel availability in a scenario framework. Energy, 111: 580–592

Bekker A, Holland H D, Wang P L, Rumble Iii D, Stein H J, Hannah J L, Coetzee L L, Beukes N J. 2004. Dating the rise of atmospheric oxygen. Nature, 427: 117–120

Bekker A, Slack J F, Planavsky N, Krapez B, Hofmann A, Konhauser K O, Rouxel O J. 2010. Iron formation: The sedimentary product of a complex interplay among mantle, tectonic, oceanic, and biospheric processes. Economic Geol, 105: 467–508

Bergman N M. 2004. COPSE: A new model of biogeochemical cycling over phanerozoic time. Am J Sci, 304: 397–437

Berner R A. 2004. The Phanerozoic Carbon Cycle: CO_2 and O_2. New York: Oxford University Press. 72–123

Berner R A. 2005. The carbon and sulfur cycles and atmospheric oxygen from middle Permian to middle Triassic. GeoChim CosmoChim Acta, 69: 3211–3217

Berner R A. 2006. GEOCARBSULF: A combined model for Phanerozoic atmospheric O_2 and CO_2. GeoChim CosmoChim Acta, 70: 5653–5664

Berner R A, Vandenbrooks J M, Ward P D. 2007. Evolution: Oxygen and evolution. Science, 316: 557–558

Bonner J T. 1988. The Evolution of Complexity by Means of Natural Selection. Princeton: Princeton University Press. 61–97

Bopp L, Resplandy L, Orr J C, Doney S C, Dunne J P, Gehlen M, Halloran P, Heinze C, Ilyina T, Séférian R, Tjiputra J, Vichi M. 2013. Multiple stressors of ocean ecosystems in the 21st century: Projections with CMIP5 models. Biogeosciences, 10: 6225–6245

Bowring S A, Erwin D H, Jin Y G, Martin M W, Davidek K, Wang W. 1998. U/Pb Zircon geochronology and tempo of the end-permian mass extinction. Science, 280: 1039–1045

Keller C B, Schoene B. 2012. Statistical geochemistry reveals disruption in secular lithospheric evolution about 2.5 Gyr ago. Nature, 485: 490–493

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

Burgess S D, Muirhead J D, Bowring S A. 2017. Initial pulse of Siberian Traps sills as the trigger of the end-Permian mass extinction. Nat Commun, 8: 1–64

Burron I, da Costa G, Sharpe R., Fayek M, Gauert C, Hofmann A. 2018. 3.2 Ga detrital uraninite in the Witwatersrand Basin, South Africa: Evidence of a reducing Archean atmosphere. Geology, 46: 295–298, doi: 10.1130/G39957.1

Butterfield N J. 2018. Oxygen, animals and aquatic bioturbation: An updated account. Geobiology, 16: 3–16

Campbell I H, Allen C M. 2008. Formation of supercontinents linked to increases in atmospheric oxygen. Nat Geosci, 1: 554–558

Canfield D E. 2005. the early history of atmospheric oxygen: Homage to Robert M Garrels. Annu Rev Earth Planet Sci, 33: 1–36

Cardona T. 2019. Thinking twice about the evolution of photosynthesis. Open Biol, 9: 180246

Cartigny P, Palot M, Thomassot E, Harris J W. 2014. Diamond formation: A stable isotope perspective. Annu Rev Earth Planet Sci, 42: 699–732

Catling D C, Kasting J F. 2017. Long-term climate evolution. In: Atmospheric Evolution on Inhabited and Lifeless Worlds. Cambridge: Cambridge University Press. 299–326

Catling D C, Zahnle K J. 2020. The Archean atmosphere. Sci Adv, 6: eaax1420

Catling D C, Zahnle K J, McKay C P. 2001. Biogenic methane, hydrogen escape, and the irreversible oxidation of early earth.

Science, 293: 839–843
Ceballos G, Ehrlich P R, Barnosky A D, García A, Pringle R M, Palmer T M. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. Sci Adv, 1: e1400253
Ceballos G, Ehrlich P R, Dirzo R. 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. Proc Natl Acad Sci USA, 114: E6089–E6096
Chameides W L, Perdue E M. 1997. Biogeochemical Cycles: A Computer-Interactive Study of Earth System Science and Global Change. New York: Oxford University Press
Chen B, Dong L, Liu X, Shi G Y, Chen L, Nakajima T, Habib A. 2016. Exploring the possible effect of anthropogenic heat release due to global energy consumption upon global climate: A climate model study. Int J Climatol, 36: 4790–4796
Chen C, Park T, Wang X, Piao S, Xu B, Chaturvedi R K, Fuchs R, Brovkin V, Ciais P, Fensholt R, Tømmervik H, Bala G, Zhu Z, Nemani R R, Myneni R B. 2019. China and India lead in greening of the world through land-use management. Nat Sustain, 2: 122–129
Chen J, Shen S, Li X, Xu Y, Joachimski M M, Bowring S A, Erwin D H, Yuan D, Chen B, Zhang H, Wang Y, Cao C, Zheng Q, 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
Ciborowski T J R, Kerr AC. 2016. Did mantle plume magmatism help trigger the Great Oxidation Event? Lithos, 246-247: 128–133, doi: 10.1016/j.lithos.2015.12.017
Clapham M E, Karr J A. 2012. Environmental and biotic controls on the evolutionary history of insect body size. Proc Natl Acad Sci USA, 109: 10927–10930
Cole D B, Mills D B, Erwin D H, Sperling E A, Porter S M, Reinhard C T, Planavsky N J. 2020. On the co-evolution of surface oxygen levels and animals. Geobiology, 18: 260–281
Colman A S, Mackenzie F T, Holland H D, Van Cappellen P, Ingall E D. 1997. Redox stabilization of the atmosphere and oceans and marine productivity. Science, 275: 406–408
Condie K C. 2018. A planet in transition: The onset of plate tectonics on Earth between 3 and 2 Ga? Geosci Front, 9: 51–60, doi: 10.1016/j.gsf.2016.09.001
Cox G M, Lyons T W, Mitchell R N, Hasterok D, Gard M. 2018. Linking the rise of atmospheric oxygen to growth in the continental phosphorus inventory. Earth Planet Sci Lett, 489: 28–36
Crowe S A, Døssing L N, Beukes N J, Bau M, Kruger S J, Frei R, Canfield D E. 2013. Atmospheric oxygenation three billion years ago. Nature, 501: 535–538
Crutzen P J. 2002. Geology of mankind. Nature, 415: 23
Dart T, Gallo M, Beer J, Fischer J, Morgan T, Pilmanis A. 2017. Hyperoxia and hypoxic hypoxia effects on simple and choice reaction times. Aerospace Med Human Performance, 88: 1073–1080
Dauphas N, Craddock P R, Asimow P D, Bennett V C, Nutman A P, Ohnenstetter D. 2009. Iron isotopes may reveal the redox conditions of mantle melting from Archean to Present. Earth Planet Sci Lett, 288: 255–267
de Aquino Lemos V, dos Santos R V T, Lira F S, Rodrigues B, Tufik S, de Mello M T. 2013. Can high altitude influence cytokines and sleep? Mediators Inflamm, 2013: 1–8, doi: 10.1155/2013/279365
DePalma R A, Smit J, Burnham D A, Kuiper K, Manning P L, Oleinik A, Larson P, Maurrasse F J, Vellekoop J, Richards M A, Gurche L, Alvarez W. 2019. A seismically induced onshore surge deposit at the KPg boundary, North Dakota. Proc Natl Acad Sci USA, 116: 8190–8199
Diaz R J, Rosenberg R. 2008. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. Science, 321: 926–929
Duncan M S, Dasgupta R. 2017. Rise of Earth's atmospheric oxygen controlled by efficient subduction of organic carbon. Nat Geosci, 10: 387–392
Eguchi J, Seales J, Dasgupta R. 2020. Great Oxidation and Lomagundi events linked by deep cycling and enhanced degassing of carbon. Nat Geosci, 13: 71–76
Erwin D H. 2020. The origin of animal body plans: A view from fossil evidence and the regulatory genome. Development, 147: dev182899
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
Evans K A. 2012. The redox budget of subduction zones. Earth-Sci Rev, 113: 11–32
Fan J X, Shen S Z, Erwin D H, Sadler P M, MacLeod N, Cheng Q M, Hou X D, Yang J, Wang X D, Wang Y, Zhang H, Chen X, Li G X, Zhang Y C, Shi Y K, Yuan D X, Chen Q, Zhang L N, Li C, Zhao Y Y. 2020. A high-resolution summary of Cambrian to Early Triassic marine invertebrate biodiversity. Science, 367: 272–277
Farquhar J, Bao H, Thiemens M. 2000. Atmospheric influence of Earth's earliest sulfur cycle. Science, 289: 756–758
Farquhar J, Savarino J, Airieau S, Thiemens M H. 2001. Observation of wavelength-sensitive mass-independent sulfur isotope effects during SO_2 photolysis: Implications for the early atmosphere. J Geophys Res, 106: 32829–32839
Foster G L, Royer D L, Lunt D J. 2017. Future climate forcing potentially without precedent in the last 420 million years. Nat Commun, 8: 14845
Gaillard F, Scaillet B, Arndt N T. 2011. Atmospheric oxygenation

caused by a change in volcanic degassing pressure. Nature, 478: 229–232

Goffner D, Sinare H, Gordon L J. 2019. The Great Green Wall for the Sahara and the Sahel Initiative as an opportunity to enhance resilience in Sahelian landscapes and livelihoods. Reg Environ Change, 19: 1417–1428

Gold D A, Caron A, Fournier G P, Summons R E. 2017. Paleoproterozoic sterol biosynthesis and the rise of oxygen. Nature, 543: 420–423

Gulick S P S, Bralower T J, Ormö J, Hall B, Grice K, Schaefer B, Lyons S, Freeman K H, Morgan J V, Artemieva N, Kaskes P, de Graaff S J, Whalen M T, Collins G S, Tikoo S M, Verhagen C, Christeson G L, Claeys P, Coolen M J L, Goderis S, Goto K, Grieve R A F, McCall N, Osinski G R, Rae A S P, Riller U, Smit J, Vajda V, Wittmann A. 2019. The first day of the Cenozoic. Proc Natl Acad Sci USA, 116: 19342–19351

Gumsley A P, Chamberlain K R, Bleeker W, Söderlund U, de Kock M O, Larsson E R, Bekker A. 2017. Timing and tempo of the Great Oxidation Event. Proc Natl Acad Sci USA, 114: 1811–1816

Hayes J M, Waldbauer J R. 2006. The carbon cycle and associated redox processes through time, Phil Trans R Soc B. Royal Society, 351: 931–950, doi: 10.1098/rstb.2006.1840

Hazen R M, Papineau D, Bleeker W, Downs R T, Ferry J M, McCoy T J, Sverjensky D A, Yang H. 2008. Mineral evolution. Am Miner, 93: 1693–1720

He Y, Meng X, Ke S, Wu H, Zhu C, Teng F Z, Hoefs J, Huang J, Yang W, Xu L, Hou Z, Ren Z Y, Li S. 2019. A nephelinitic component with unusual δ^{56}Fe in Cenozoic basalts from eastern China and its implications for deep oxygen cycle. Earth Planet Sci Lett, 512: 175–183

Herman J K, Ingermann R L. 1996. Effects of hypoxia and hyperoxia on oxygen-transfer properties of the blood of a viviparous snake. J Exp Biol, 199: 2061–2070

Hinojosa J L, Brown S T, Chen J, DePaolo D J, Paytan A, Shen S, Payne J L. 2012. Evidence for end-Permian ocean acidification from calcium isotopes in biogenic apatite. Geology, 40: 743–746

Hobkirk J P, Damy T, Walters M, Bennett A, Smith S J, Ingle L, Clark A L, Cleland J G F. 2013. Effects of reducing inspired oxygen concentration for one hour in patients with chronic heart failure: Implications for air travel. Eur J Heart Failure, 15: 505–510

Holland H D. 1985. The chemical evolution of the atmosphere and oceans. Geol Mag, 122: 404–405

Holland H D. 2009. Why the atmosphere became oxygenated: A proposal. GeoChim CosmoChim Acta, 73: 5241–5255

Holland H D, Lazar B, McCaffrey M. 1986. Evolution of the atmosphere and oceans. Nature, 320: 27–33

Hong L, Xu Y G, Zhang L, Wang Y, Ma L. 2020. Recycled carbonate-induced oxidization of the convective mantle beneath Jiaodong, Eastern China. Lithos, 366–367: 105544, doi: 10.1016/j.lithos.2020.105544

Hu Q, Kim D Y, Yang W, Yang L, Meng Y, Zhang L, Mao H K. 2016. FeO_2 and FeOOH under deep lower-mantle conditions and Earth's oxygen-hydrogen cycles. Nature, 534: 241–244

Hu Y, Ding F. 2011. Radiative constraints on the habitability of exoplanets Gliese 581c and Gliese 581d. Astron Astrophys, 526: A135

Hu Y, Yang J, Ding F, Peltier W R. 2011. Model-dependence of the CO_2 threshold for melting the hard Snowball Earth. Clim Past, 7: 17–25

Huang J, Yu H, Dai A, Wei Y, Kang L. 2017. Drylands face potential threat under 2°C global warming target. Nat Clim Change, 7: 417–422

Huang J, Yu H, Guan X, Wang G, Guo R. 2016. Accelerated dryland expansion under climate change. Nat Clim Change, 6: 166–171

Huang J, Huang J, Liu X, Li C, Ding L, Yu H. 2018. The global oxygen budget and its future projection. Sci Bull, 63: 1180–1186

Huey R B, Ward P D. 2005. Hypoxia, global warming, and terrestrial late permian extinctions. Science, 308: 398–401

IPCC. 2014. AR5 - Working Group 3, Mitigation of Climate Change—Contribution of Working Group III. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 524

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

Kasting J F. 2013. What caused the rise of atmospheric O_2? Chem Geol, 362: 13–25, doi: /10.1016/j.chemgeo.2013.05.039

Kasting J F, Ackerman T P, Series N, Jan N. 1993. Earth's Early Atmosphere: Response. Science, 235: 2341–2343

Kasting J F, Canfield D E. 2012. The Global Oxygen Cycle. In: Fundamentals of Geobiology. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK. 93–104. https://doi.org/10.1002/9781118280874.ch7

Keeling R F, Manning A C. 2014. Studies of recent changes in atmospheric O_2 Content. In: Holland H D, Turekian K K, eds. Treatise on Geochemistry. Elsevier. 385–404. https://doi.org/10.1016/B978-0-08-095975-7.00420-4

Keeling R F, Najjar R P, Bender M L, Tans P P. 1993. What atmospheric oxygen measurements can tell us about the global carbon cycle. Glob Biogeochem Cycle, 7: 37–67

Keeling R F, Shertz S R. 1992. Seasonal and interannual variations in

atmospheric oxygen and implications for the global carbon cycle. Nature, 358: 723–727

Kirschvink J L, Gaidos E J, Bertani L E, Beukes N J, Gutzmer J, Maepa L N, Steinberger R E. 2000. Paleoproterozoic snowball Earth: Extreme climatic and geochemical global change and its biological consequences. Proc Natl Acad Sci USA, 97: 1400–1405

Knoll A H, Bambach R K, Payne J L, Pruss S, Fischer W W. 2007. Paleophysiology and end-Permian mass extinction. Earth Planet Sci Lett, 256: 295–313

Knoll A H, Nowak M A. 2017. The timetable of evolution. Sci Adv, 3: e1603076

Konhauser K O, Pecoits E, Lalonde S V, Papineau D, Nisbet E G, Barley M E, Arndt N T, Zahnle K, Kamber B S. 2009. Oceanic nickel depletion and a methanogen famine before the Great Oxidation Event. Nature, 458: 750–753

Krause A J, Mills B J W, Zhang S, Planavsky N J, Lenton T M, Poulton S W. 2018. Stepwise oxygenation of the Paleozoic atmosphere. Nat Commun, 9: 1–10, doi: 10.1038/s41467-018-06383-y

Kring D A. 2007. The Chicxulub impact event and its environmental consequences at the Cretaceous-Tertiary boundary. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 255: 4–21

Krissansen-Totton J, Buick R, Catling D C. 2015. A statistical analysis of the carbon isotope record from the Archean to phanerozoic and implications for the rise of oxygen. Am J Sci, 315: 275–316

Kump L R. 2014. The Geochemistry of Mass Extinction. In: Holland H D, Turekian K K, eds. Treatise on Geochemistry. Elsevier. 269–280. https://doi.org/10.1016/B978-0-08-095975-7.01313-9

Kump L R, Barley M E. 2007. Increased subaerial volcanism and the rise of atmospheric oxygen 2.5 billion years ago. Nature, 448: 1033–1036

Kump L R, Garrels R M. 1986. Modeling atmospheric O_2 in the global sedimentary redox cycle. Am J Sci, 286: 337–360

Laakso T A, Schrag D P. 2014. Regulation of atmospheric oxygen during the Proterozoic. Earth Planet Sci Lett, 388: 81–91

Laakso T A, Strauss J V, Peterson K J. 2020. Herbivory and its effect on Phanerozoic oxygen concentrations. Geology, 48: 410–414

Laurance W F. 2019. The Anthropocene. Curr Biol, 29: R953–R954

Lee C T A, Yeung L Y, McKenzie N R, Yokoyama Y, Ozaki K, Lenardic A. 2016. Two-step rise of atmospheric oxygen linked to the growth of continents. Nat Geosci, 9: 417–424

Lee H, Muirhead J D, Fischer T P, Ebinger C J, Kattenhorn S A, Sharp Z D, Kianji G. 2016. Massive and prolonged deep carbon emissions associated with continental rifting. Nat Geosci, 9: 145–149

Lenton T M, Dahl T W, Daines S J, Mills B J W, Ozaki K, Saltzman M R, Porada P. 2016. Earliest land plants created modern levels of atmospheric oxygen. Proc Natl Acad Sci USA, 113: 9704–9709

Lenton T M, Held H, Kriegler E, Hall J W, Lucht W, Rahmstorf S, Schellnhuber H J. 2008. Tipping elements in the Earth's climate system. Proc Natl Acad Sci USA, 105: 1786–1793

Lewis S L, Maslin M A. 2015. Defining the anthropocene. Nature, 519: 171–180

Li C, Huang J, Ding L, Liu X, Yu H, Huang J. 2020. Increasing escape of oxygen from oceans under climate change. Geophys Res Lett, 47: 1–8, doi: 10.1029/2019GL086345

Li Z X A, Lee C T A. 2004. The constancy of upper mantle fO_2 through time inferred from V/Sc ratios in basalts. Earth Planet Sci Lett, 228: 483–493, doi: 10.1016/j.epsl.2004.10.006

Liu H, Zartman R E, Ireland T R, Sun W D. 2019. Global atmospheric oxygen variations recorded by Th/U systematics of igneous rocks. Proc Natl Acad Sci USA, 116: 18854–18859

Liu X, Huang J, Huang J, Li C, Ding L, Meng W. 2020. Estimation of gridded atmospheric oxygen consumption from 1975 to 2018. J Meteorol Res, 34: 646–658

Livina V N, Vaz Martins T M, Forbes A B. 2015. Tipping point analysis of atmospheric oxygen concentration. Chaos, 25: 036403, doi: 10.1063/1.4907185

Lueker T J, Keeling R F, Dubey M K. 2001. The oxygen to carbon dioxide ratios observed in emissions from a wildfire in northern California. Geophys Res Lett, 28: 2413–2416

Luo G, Ono S, Beukes N J, Wang D T, Xie S, Summons R E. 2016. Rapid oxygenation of Earth's atmosphere 2.33 billion years ago. Sci Adv, 2: e1600134

Lyons T W, Reinhard C T, Planavsky N J. 2014. The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere. Nature, 506: 307–315

Machta L, Hughes E. 1970. Atmospheric oxygen in 1967 to 1970. Science, 168: 1582–1584

Manning A, Keeling R F. 2006. Global oceanic and land biotic carbon sinks from the Scripps atmospheric oxygen flask sampling network. Tellus B-Chem Phys Meteorol, 58: 95–116, doi: 10.1111/j.1600-0889.2006.00175.x

Mao H K, Hu Q, Yang L, Liu J, Kim D Y, Meng Y, Zhang L, Prakapenka V B, Yang W, Mao W L. 2017. When water meets iron at Earth's core-mantle boundary. Natl Sci Rev, 4: 870–878

Martin D, McKenna H, Livina V. 2017. The human physiological impact of global deoxygenation. J Physiol Sci, 67: 97–106

McCormick L R, Levin L A, Oesch N W. 2019. Vision is highly sensitive to oxygen availability in marine invertebrate larvae. J Exp Biol, 222: 1–11, doi: 10.1242/jeb.200899

Minejima C, Kubo M, Tohjima Y, Yamagishi H, Koyama Y, Maksyutov S, Kita K, Mukai H. 2012. Analysis of $\Delta O_2/\Delta CO_2$ ratios for the pollution events observed at Hateruma Island, Japan. Atmos Chem Phys, 12: 2713–2723

Morris S C. 1993. The fossil record and the early evolution of the Metazoa. Nature, 361: 219–225

Nicklas R W, Puchtel I S, Ash R D, Piccoli P M, Hanski E, Nisbet E G, Waterton P, Pearson D G, Anbar A D. 2019. Secular mantle oxidation across the Archean-Proterozoic boundary: Evidence from V partitioning in komatiites and picrites. GeoChim CosmoChim Acta, 250: 49–75

Nowak D J, Hoehn R, Crane D E. 2007. Oxygen production by urban trees in the United States. Arboric Urban For, 33: 220–226

Nursall J R. 1959. Oxygen as a Prerequisite to the Origin of the Metazoa. Nature, 183: 1170–1172

Och L M, Shields-Zhou G A. 2012. The Neoproterozoic oxygenation event: Environmental perturbations and biogeochemical cycling. Earth-Sci Rev, 110: 26–57

Olson S L, Ostrander C M, Gregory D D, Roy M, Anbar A D, Lyons T W. 2019. Volcanically modulated pyrite burial and ocean–atmosphere oxidation. Earth Planet Sci Lett, 506: 417–427

Oschlies A, Brandt P, Stramma L, Schmidtko S. 2018. Drivers and mechanisms of ocean deoxygenation. Nat Geosci, 11: 467–473

Overpeck J T, Cole J E. 2006. Abrupt change in earth's climate system. Annu Rev Environ Resour, 31: 1–31

Pavlov A A, Kasting J F. 2002. Mass-independent fractionation of sulfur isotopes in archean sediments: Strong evidence for an anoxic archean atmosphere. Astrobiology, 2: 27–41

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, Smith F A, Stempien J A, Wang S C. 2009. Two-phase increase in the maximum size of life over 3.5 billion years reflects biological innovation and environmental opportunity. Proc Natl Acad Sci USA, 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, Smith F A, Spaeth P, Stempien J A, Wang S C. 2011. The evolutionary consequences of oxygenic photosynthesis: A body size perspective. Photosynth Res, 107: 37–57

Petsch S T. 2014a. The Global Oxygen Cycle. In: Holland H D, Turekian K K, eds. Treatise on Geochemistry. Elsevier. 437–473, doi: 10.1016/B978-0-08-095975-7.00811-1

Petsch S T. 2014b. Weathering of Organic Carbon. In: Holland H D, Turekian K K, eds. Treatise on Geochemistry. Elsevier. 217–238, doi: 10.1016/B978-0-08-095975-7.01013-5

Pierazzo E, Kring D A, Melosh H J. 1998. Hydrocode simulation of the Chicxulub impact event and the production of climatically active gases. J Geophys Res, 103: 28607–28625

Planavsky N J, Asael D, Hofmann A, Reinhard C T, Lalonde S V, Knudsen A, Wang X, Ossa Ossa F, Pecoits E, Smith A J B, Beukes N J, Bekker A, Johnson T M, Konhauser K O, Lyons T W, Rouxel O J. 2014. Evidence for oxygenic photosynthesis half a billion years before the Great Oxidation Event. Nat Geosci, 7: 283–286

Pörtner H O, Peck M A. 2010. Climate change effects on fishes and fisheries: Towards a cause-and-effect understanding. J Fish Biol, 77: 1745–1779

Poulsen C J, Tabor C, White J D. 2015. Long-term climate forcing by atmospheric oxygen concentrations. Science, 348: 1238–1241

Prince E D, Goodyear C P. 2006. Hypoxia-based habitat compression of tropical pelagic fishes. Fisheries Oceanogr, 15: 451–464

Quéré C, Andrew R, Friedlingstein P, Sitch S, Hauck J, Pongratz J, Pickers P, Ivar Korsbakken J, Peters G, Canadell J, Arneth A, Arora V, Barbero L, Bastos A, Bopp L, Ciais P, Chini L, Ciais P, Doney S, Gkritzalis T, Goll D, Harris I, Haverd V, Hoffman F, Hoppema M, Houghton R, Hurtt G, Ilyina T, Jain A, Johannessen T, Jones C, Kato E, Keeling R, Klein Goldewijk K, Landschützer P, Lefèvre N, Lienert S, Liu Z, Lombardozzi D, Metzl N, Munro D, Nabel J, Nakaoka S I, Neill C, Olsen A, Ono T, Patra P, Peregon A, Peters W, Peylin P, Pfeil B, Pierrot D, Poulter B, Rehder G, Resplandy L, Robertson E, Rocher M, Rödenbeck C, Schuster U, Skjelvan I, Séférian R, Skjelvan I, Steinhoff T, Sutton A, Tans P, Tian H, Tilbrook B, Tubiello F, Van Der Laan-Luijkx I, Van Der Werf G, Viovy N, Walker A, Wiltshire A, Wright R, Zaehle S, Zheng B. 2018. Global Carbon Budget 2018. Earth Syst Sci Data, 10: 2141–2194, doi: 10.5194/essd-10-2141-2018

Rasmussen B, Buick R. 1999. Redox state of the Archean atmosphere: Evidence from detrital heavy minerals in ca. 3250–2750 Ma sandstones from the Pilbara Craton, Australia. Geology, 27: 115–118

Raymond J, Segrè D. 2006. The effect of oxygen on biochemical networks and the evolution of complex life. Science, 311: 1764–1767

Reinhard C T, Fischer W W. 2019. Mechanistic links between the sedimentary redox cycle and marine acid-base chemistry. Geochem Geophys Geosyst, 20: 5968–5978

Reinhard C T, Planavsky N J, Olson S L, Lyons T W, Erwin D H. 2016. Earth's oxygen cycle and the evolution of animal life. Proc Natl Acad Sci, 113: 8933–8938, doi: 10.1073/pnas.1521544113

Renne P R, Sprain C J, Richards M A, Self S, Vanderkluysen L, Pande K. 2015. State shift in Deccan volcanism at the Cretaceous-Paleogene boundary, possibly induced by impact. Science, 350: 76–78

Robertson D S, McKenna M C, Toon O B, Hope S, Lillegraven J A. 2004. Survival in the first hours of the Cenozoic. Geo Soc Am Bull, 116: 760

Rogner H H, Aguilera R F, Archer C L, Bertani R, Bhattacharya S C, Dusseault M B, Gagnon L, Haberl H, Hoogwijk M, Johnson A, Rogner M L, Wagner H, Yakushev V, Arent D J, Bryden I, Krausmann F, Odell P, Schillings C, Shafiei A, 2012. Chapter 7 -

Energy resources and potentials. In: Team G E A W, ed. Global Energy Assessment—Toward a Sustainable Future. Cambridge University Press and IIASA. 423–512, doi: 10.13140/RG.2.1.3049.8724

Rosing M T, Frei R. 2004. U-rich Archaean sea-floor sediments from Greenland—Indications of >3700 Ma oxygenic photosynthesis. Earth Planet Sci Lett, 217: 237–244

Ruddiman W F. 2018. Three flaws in defining a formal 'Anthropocene'. Prog Phys Geography-Earth Environ, 42: 451–461

Rutten M G. 1966. Geologic data on atmospheric history. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 2: 47–57

Rye R, Holland H D. 1998. Paleosols and the evolution of atmospheric oxygen: A critical review. Am J Sci, 298: 621–672, doi: 10.2475/ajs.298.8.621

Sahoo S K, Planavsky N J, Jiang G, Kendall B, Owens J D, Wang X, Shi X, Anbar A D, Lyons T W. 2016. Oceanic oxygenation events in the anoxic Ediacaran ocean. Geobiology, 14: 457–468

Schimel D S. 1995. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. Glob Change Biol, 1: 77–91

Schmidtko S, Stramma L, Visbeck M. 2017. Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades. Nature, 542: 335–339

Schoene B, Eddy M P, Samperton K M, Keller C B, Keller G, Adatte T, Khadri S F R. 2019. U-Pb constraints on pulsed eruption of the Deccan Traps across the end-Cretaceous mass extinction. Science, 363: 862–866

Schulte P, Alegret L, Arenillas I, Arz J A, Barton P J, Bown P R, Bralower T J, Christeson G L, Claeys P, Cockell C S, Collins G S, Deutsch A, Goldin T J, Goto K, Grajales-Nishimura J M, Grieve R A F, Gulick S P S, Johnson K R, Kiessling W, Koeberl C, Kring D A, MacLeod K G, Matsui T, Melosh J, Montanari A, Morgan J V, Neal C R, Nichols D J, Norris R D, Pierazzo E, Ravizza G, Rebolledo-Vieyra M, Reimold W U, Robin E, Salge T, Speijer R P, Sweet A R, Urrutia-Fucugauchi J, Vajda V, Whalen M T, Willumsen P S. 2010. The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. Science, 327: 1214–1218

Schulte P, Deutsch A, Salge T, Berndt J, Kontny A, MacLeod K G, Neuser R D, Krumm S. 2009. A dual-layer Chicxulub ejecta sequence with shocked carbonates from the Cretaceous-Paleogene (K-Pg) boundary, Demerara Rise, western Atlantic. GeoChim CosmoChim Acta, 73: 1180–1204

Seibel B A. 2011. Critical oxygen levels and metabolic suppression in oceanic oxygen minimum zones. J Exp Biol, 214: 326–336

Severinghaus J P, Broecker W S, Dempster W F, MacCallum T, Wahlen M. 1994. Oxygen loss in biosphere 2. Eos Trans AGU, 75: 33–37

Shaffer G, Olsen S M, Pedersen J O P. 2009. Long-term ocean oxygen depletion in response to carbon dioxide emissions from fossil fuels. Nat Geosci, 2: 105–109

Shen S, Crowley J L, Wang Y, Bowring S A, Erwin D H, Sadler P M, Cao C, Rothman D H, Henderson C M, Ramezani J, Zhang H, Shen Y, Wang X, Wang W, Mu L, Li W, Tang Y, Liu X, Liu L, Zeng Y, Jiang Y, Jin Y. 2011. Calibrating the end-permian mass extinction. Science, 334: 1367–1372

Shen S Z, Ramezani J, Chen J, Cao C Q, Erwin D H, Zhang H, Xiang L, Schoepfer S D, Henderson C M, Zheng Q F, Bowring S A, Wang Y, Li X H, Wang X D, Yuan D X, Zhang Y C, Mu L, Wang J, Wu Y S. 2019. A sudden end-Permian mass extinction in South China. GSA Bull, 131: 205–223

Shepherd J G, Brewer P G, Oschlies A, Watson A J. 2017. Ocean ventilation and deoxygenation in a warming world: Introduction and overview. Philos Trans R Soc A Math Phys Eng Sci, 375: 2102, doi: 10.1098/rsta.2017.0240

Shields G A, Mills B J W, Zhu M, Raub T D, Daines S J, Lenton T M. 2019. Unique Neoproterozoic carbon isotope excursions sustained by coupled evaporite dissolution and pyrite burial. Nat Geosci, 10: 823–827, doi: 10.1038/s41561-019-0434-3

Shonting D, Ezrailson C. 2017. A Scenario for the Chicxulub Impact and Energies. In: Chicxulub: The Impact and Tsunami. Springer International Publishing, Cham. 43–68, doi: 10.1007/978-3-319-39487-9_3

Shu D G, Conway Morris S, Zhang Z F, Han J. 2010. The earliest history of the deuterostomes: The importance of the Chengjiang Fossil-Lagerstätte. Proc R Soc B, 277: 165–174

Shu D. 2008. Cambrian explosion: Birth of tree of animals. Gondwana Res, 14: 219–240

Smit M A, Mezger K. 2017. Earth's early O_2 cycle suppressed by primitive continents. Nat Geosci, 10: 788–792

Smith F A, Payne J L, Heim N A, Balk M A, Finnegan S, Kowalewski M, Lyons S K, McClain C R, McShea D W, Novack-Gottshall P M, Anich P S, Wang S C. 2016. Body size evolution across the geozoic. Annu Rev Earth Planet Sci, 44: 523–553

Soo R M, Hemp J, Parks D H, Fischer W W, Hugenholtz P. 2017. On the origins of oxygenic photosynthesis and aerobic respiration in Cyanobacteria. Science, 355: 1436–1440

Sprain C J, Renne P R, Vanderkluysen L, Pande K, Self S, Mittal T. 2019. The eruptive tempo of Deccan volcanism in relation to the Cretaceous-Paleogene boundary. Science, 363: 866–870

Steffen W, Broadgate W, Deutsch L, Gaffney O, Ludwig C. 2015. The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. Anthr Rev, 2: 81–98, doi: 10.1177/2053019614564785

Steffen W, Rockström J, Richardson K, Lenton T M, Folke C,

Liverman D, Summerhayes C P, Barnosky A D, Cornell S E, Crucifix M, Donges J F, Fetzer I, Lade S J, Scheffer M, Winkelmann R, Schellnhuber H J. 2018. Trajectories of the earth system in the anthropocene. Proc Natl Acad Sci USA, 115: 8252–8259

Stolper D A, Bender M L, Dreyfus G B, Yan Y, Higgins J A. 2016. A Pleistocene ice core record of atmospheric O_2 concentrations. Science, 353: 1427–1430

Sun Y, 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

Vellekoop J, Woelders L, van Helmond N A G M, Galeotti S, Smit J, Slomp C P, Brinkhuis H, Claeys P, Speijer R P. 2018. Shelf hypoxia in response to global warming after the Cretaceous-Paleogene boundary impact. Geology, 46: 683–686

Vingrys A J, Garner L F. 1987. The effect of a moderate level of hypoxia on human color vision. Doc Ophthalmol, 66: 171–185

Wade D C, Abraham N L, Farnsworth A, Valdes P J, Bragg F, Archibald A T. 2019. Simulating the climate response to atmospheric oxygen variability in the Phanerozoic: A focus on the Holocene, Cretaceous and Permian. Clim Past, 15: 1463–1483

Wang M, Yan G, Yu L, Xie W, Dai Y. 2019. Effects of different artificial oxygen-supply systems on migrants' physical and psychological reactions in high-altitude tunnel construction. Building Environ, 149: 458–467

Waters C N, Zalasiewicz J, Summerhayes C, Barnosky A D, Poirier C, Gałuszka A, Cearreta A, Edgeworth M, Ellis E C, Ellis M, Jeandel C, Leinfelder R, McNeill J R, Richter D B, Steffen W, Syvitski J, Vidas D, Wagreich M, Williams M, Zhisheng A, Grinevald J, Odada E, Oreskes N, Wolfe A P. 2016. The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene. Science, 351: aad2622

Wishner K F, Seibel B A, Roman C, Deutsch C, Outram D, Shaw C T, Birk M A, Mislan K A S, Adams T J, Moore D, Riley S. 2018. Ocean deoxygenation and zooplankton: Very small oxygen differences matter. Sci Adv, 4: 1–9, doi: 10.1126/sciadv.aau5180

Xiang L, Zhang H, Schoepfer S D, Cao C, Zheng Q, Yuan D, Cai Y, Shen S. 2020. Oceanic redox evolution around the end-Permian mass extinction at Meishan, South China. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, 544: 109626

Yang D, Guo X, Xie T, Luo X. 2018. Reactive oxygen species may play an essential role in driving biological evolution: The Cambrian Explosion as an example. J Environ Sci, 63: 218–226

Zahnle K, Claire M, Catling D. 2006. The loss of mass-independent fractionation in sulfur due to a Palaeoproterozoic collapse of atmospheric methane. In: Geobiology. John Wiley & Sons, Ltd. 271–283 doi: 10.1111/j.1472-4669.2006.00085.x

Zahnle K J, Catling D C, Claire M W. 2013. The rise of oxygen and the hydrogen hourglass. Chem Geol, 362: 26–34

Zamudio S, Postigo L, Illsley N P, Rodriguez C, Heredia G, Brimacombe M, Echalar L, Torricos T, Tellez W, Maldonado I, Balanza E, Alvarez T, Ameller J, Vargas E. 2007. Maternal oxygen delivery is not related to altitude- and ancestry-associated differences in human fetal growth. J Physiol, 582: 883–895

Zeebe R E, Ridgwell A, Zachos J C. 2016. Anthropogenic carbon release rate unprecedented during the past 66 million years. Nat Geosci, 9: 325–329

Zhang F, Dahl T W, Lenton T M, Luo G, Shen S, Algeo T J, Planavsky N, Liu J, Cui Y, Qie W, Romaniello S J, Anbar A D. 2020a. Extensive marine anoxia associated with the Late Devonian Hangenberg Crisis. Earth Planet Sci Lett, 533: 115976

Zhang F, Romaniello S J, Algeo T J, Lau K V, Clapham M E, Richoz S, Herrmann A D, Smith H, Horacek M, Anbar A D. 2018. Multiple episodes of extensive marine anoxia linked to global warming and continental weathering following the latest Permian mass extinction. Sci Adv, 4: e1602921

Zhang F, Shen S, Cui Y, Lenton T M, Dahl T W, Zhang H, Zheng Q, Wang W, Krainer K, Anbar A D. 2020b. Two distinct episodes of marine anoxia during the Permian-Triassic crisis evidenced by uranium isotopes in marine dolostones. GeoChim CosmoChim Acta, 287: 165–179

Zhang X L, Shu D G. 2014. Causes and consequences of the Cambrian explosion. Sci China Earth Sci, 57: 930–942

Zhang X, Shu D, Han J, Zhang Z, Liu J, Fu D. 2014. Triggers for the Cambrian explosion: Hypotheses and problems. Gondwana Res, 25: 896–909

Zhu M, Li X H. 2017. Introduction: from snowball Earth to the Cambrian explosion—Evidence from China. Geol Mag, 154: 1187–1192

Zhu M, Zhuravlev A Y, Wood R A, Zhao F, Sukhov S S. 2017. A deep root for the Cambrian explosion: Implications of new bio- and chemostratigraphy from the Siberian Platform. Geology, 45: 459–462

Zhu M, Yang A, Yuan J, Li G, Zhang J, Zhao F, Ahn S Y, Miao L. 2019. Cambrian integrative stratigraphy and timescale of China. Sci China Earth Sci, 62: 25–60

(责任编委: 张宏昇)