



早三叠世海洋硝酸盐长期匮乏抑制生态系统复苏与重建

马右任, 葛朝霞, 沈佳恒*

北京大学地球与空间科学学院, 北京 100871

* 通讯作者, E-mail: jiahengshen@pku.edu.cn

收稿日期: 2025-04-09; 收修改稿日期: 2025-06-18; 接受日期: 2025-06-24; 网络版发表日期: 2025-07-28

国家自然科学基金项目(42220104003、42488201)资助

摘要 早三叠世作为显生宙最大规模生物灭绝事件的关键复苏期, 经历了生态系统从极端环境到逐步恢复的过程. 为了重建其生物与环境演化历史, 已有研究对该时期的氮循环进行了探讨. 然而, 这些研究主要基于氮同位素的定性分析, 未能定量揭示早三叠世海洋硝酸盐的演化过程. 本研究在前人工作的基础上, 整合了早三叠世全球氮同位素数据, 并引入箱式模型定量计算海洋硝酸盐可利用性的变化. 研究结果表明, 华南地区硝酸盐同化埋藏通量比例经历3次阶段性变化: 二叠纪-三叠纪界线至斯密斯亚阶-斯帕斯亚阶界线处于较低值(约0.06, 第I阶段), 随后增加至约0.2(第II阶段), 斯帕斯亚阶后期又减小至约0.09(第III阶段). 通过环境指标对比发现, 温度变化影响海洋分层程度、上升流强度和氧化还原状态, 控制了硝酸盐同化埋藏通量比例的阶段性演变. 华南地区与其他地区硝酸盐可利用性存在较大差异. 斯密斯亚阶-斯帕斯亚阶界线之前, 差异源于硝酸盐储库规模的不同; 而该界线之后, 可能源于降温对不同地区海洋环境影响程度的差异. 早三叠世海洋硝酸盐的长期匮乏导致原核生物主导初级生产群落, 这种低生产力状态与铵盐对动物的毒性共同延迟了该时期生态系统的复苏与重建.

关键词 早三叠世, 氮同位素, 硝酸盐循环, 海洋缺氧, 生态系统复苏

1 引言

古、中生代之交(约252Ma)作为地球生物与环境的重大历史转折期, 记录了显生宙最大规模的生物集群灭绝及其后异常缓慢的生态系统重构与复苏, 是理解地球系统演化与生物多样性演变的关键窗口之一(童金南和殷鸿福, 2009; Chen和Benton, 2012; 戎嘉余和黄冰, 2014; 沈树忠和张华, 2017). 早三叠世(251.902~247.28Ma)是二叠纪末大灭绝后生物复苏的

重要时期, 这一时期环境和生物表现出显著的独特性(图1; 童金南等, 2019). 基于牙形石氧同位素重建的海洋表层温度表明, 低纬度的华南地区处于30℃以上的热室气候中(Sun等, 2012), 晚斯密斯出现极热事件, 随后发生显著的降温(Zhao等, 2020; Du等, 2022). 海洋环境长期呈现分层和缺氧状态(Saito等, 2013; Song等, 2013; Tian等, 2014; Huang等, 2017; Wu等, 2024), 并伴随多次短暂的海洋酸化事件(Song等, 2021; Ye等, 2023). 有机质碳同位素和碳酸岩碳同位素记录分别揭

中文引用格式: 马右任, 葛朝霞, 沈佳恒. 2025. 早三叠世海洋硝酸盐长期匮乏抑制生态系统复苏与重建. 中国科学: 地球科学, 55(9): 3164–3179, doi: [10.1360/SSTe-2025-0087](https://doi.org/10.1360/SSTe-2025-0087)

英文引用格式: Ma Y, Ge Z, Shen J. 2025. Prolonged nitrate depletion delayed marine ecosystem recovery after the end-Permian mass extinction. Science China Earth Sciences, 68(9): 3035–3049, <https://doi.org/10.1007/s11430-025-1629-8>

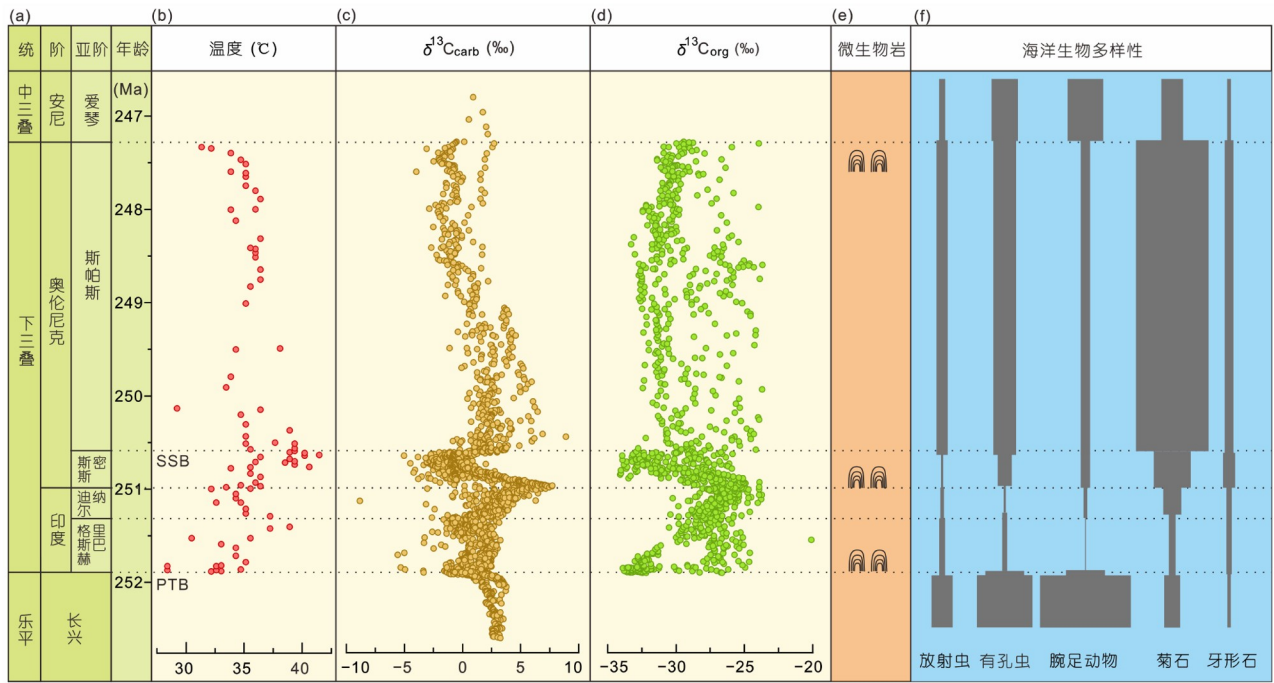


图 1 早三叠世年代地层、温度、碳循环与生物演化事件

(a) 早三叠世地层框架与绝对年龄(童金南等, 2019); (b) 基于牙形石氧同位素重建的华南地区海洋表层温度(Sun等, 2012); (c) 全岩无机碳同位素变化特征($\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$), 数据来自Payne等(2004)、Zhang等(2018, 2019, 2020)、Sun等(2019)、Zhao等(2020)、Du等(2021, 2023, 2024)和Li等(2022); (d) 全岩有机碳同位素变化特征($\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$), 数据来自Grasby等(2013, 2020)、Meyer等(2013)、Du等(2021, 2023, 2024)、Blattmann等(2024)和Zhu等(2025); (e) 微生物岩沉积记录(Chen和Benton, 2012); (f) 海洋生物多样性演化特征(Chen和Benton, 2012). 温度数据见补充材料表S1

示了三次正偏和四次负偏的碳循环扰动事件(Song等, 2013; Du等, 2021, 2023). 海洋部分无脊椎动物(如有孔虫和双壳类)体型缩小(Wade和Twitchett, 2009; Metcalfe等, 2011; Chen等, 2013), 生物遗迹规模和复杂性下降(Chen等, 2011), 初级生产群落主要由原核生物主导(Saito等, 2016; Du等, 2021). 后生物礁系统逐渐消失, 取而代之的是微生物岩的广泛沉积(Chen和Benton, 2012). 陆地环境表现为持续的高温 and 干旱(Sun等, 2012; Romano等, 2013; 张华等, 2024; 郑伟等, 2024), 风化作用增强(Algeo等, 2011; Song等, 2015; 张华等, 2024). 植被种群数量显著减少(Chen和Benton, 2012; Xu等, 2022; 张华等, 2024; 郑伟等, 2024), 煤炭埋藏中断, 出现“成煤间断期”(Chen和Benton, 2012; Xu等, 2022; 张华等, 2024), 四足动物群向高纬度地区迁移(Sun等, 2012; Allen等, 2020; Zhang等, 2022).

氮元素是生物的基本组成元素之一, 对生命活动具有至关重要的作用. 海洋氮循环包含多个生物地球

化学过程, 每个过程均具有特征的氮同位素分馏效应, 这些同位素信号能够被保存在海洋沉积物中(图2a; Sigman和Casciotti, 2001; Galbraith等, 2008; Gruber, 2008; 朱艳宸等, 2020; 王东升等, 2023). 通过分析地质历史时期海洋沉积物中有机质的氮同位素组成, 可为对应时期的海洋营养水平及氮循环模式提供重要见解. 在不同硝酸盐可利用性的条件下, 海洋氮循环过程会表现出明显的差异, 从而导致沉积物中氮同位素值的变化. 较高的氮同位素值通常指示海洋中硝酸盐可利用性较高, 能够维持反硝化作用; 而接近0‰的氮同位素值则可能指示硝酸盐耗尽和强烈的固氮作用(Kang等, 2023). 因此, 氮同位素已成为重建地质历史时期海洋氮循环过程的关键指标, 同时为特定时期内的环境变化及生物地球化学过程提供重要约束.

近年来, 众多学者对早三叠世氮同位素展开了系列研究. 研究结果表明, 早三叠世氮同位素值整体较低且表现出显著波动, 不同地区之间的演化特征也存

在明显差异(图3; Grasby等, 2016, 2020; Sun等, 2019; Du等, 2021, 2023, 2024; Blattmann等, 2024). 对该时期氮同位素变化的解释为: 较低的氮同位素值可能与硝酸盐耗尽引起的固氮作用增强有关, 而较高的氮同位素值则反映了硝酸盐补充导致的反硝化作用(Grasby等, 2016, 2020; Sun等, 2019; Du等, 2021, 2023, 2024). 这些变化受到温度等环境因素的共同调控. 尽管现有研究指出早三叠世氮循环过程与硝酸盐可利用性密切相关, 但尚未提供定量的硝酸盐可利用性数据, 这为深入理解该时期氮循环及其对生物的影响带来了挑战. 此外, 不同地区氮循环差异的成因仍存在不确定性, 其潜在驱动机制尚需系统探讨.

因此, 本研究整合全球早三叠世氮同位素数据, 采用现代统计模拟方法Bootstrap对不同地区的氮同位素值进行分析, 计算均值估计值及其68%置信区间. 随后, 基于氮循环箱式模型(box model)重建该时期海洋硝酸盐可利用性变化时空演化特征, 并结合前人研究成果, 进一步探讨这些变化的成因及其对早三叠世生物复苏的潜在影响.

2 研究方法

2.1 现代海洋氮循环过程

海洋中生物可利用的氮主要以硝酸盐和铵的形式存在, 其中硝酸盐是透光带的主要营养氮源. 现代海洋的氮循环主要围绕硝酸盐和铵展开, 包括氮的输入、输出以及内部循环过程(图2a). 海洋氮输入的主要途径为固氮作用, 是指固氮生物将大气中的氮气转化为生物可利用的氮(如铵离子 NH_4^+), 其氮同位素分馏效应约为 -1‰ (Sigman和Casciotti, 2001; Galbraith等, 2008; 朱艳宸等, 2020; 王东升等, 2023). 次要途径为大气沉降与河流输入, 其氮同位素组成变化范围较广, Sigman和Casciotti(2001)指出工业化前大气沉降的平均氮同位素值约为 0‰ , 河流输入的平均氮同位素值约为 4‰ .

海洋氮输出的主要途径包括反硝化作用和厌氧氨氧化作用, 两者均需在缺氧条件下进行(图2a). 反硝化作用通过一系列反应将硝酸盐最终转化为氮气, 根据发生场所的不同, 可分为水柱反硝化作用和沉积反硝化作用. 水柱反硝化作用发生在缺氧水柱中, 其氮同位素分馏效应约为 25‰ ; 而沉积反硝化作用发生在沉

积物孔隙水中, 由于硝酸盐被完全消耗, 其氮同位素分馏效应约为 0‰ (Sigman和Casciotti, 2001; Galbraith等, 2008; Algeo等, 2014; Hutchins和Capone, 2022). 此外, 亚硝酸盐会与铵发生厌氧氨氧化, 产生氮气, 该过程的氮同位素分馏效应与水柱反硝化作用接近(Sigman和Casciotti, 2001; Galbraith等, 2008; Hutchins和Capone, 2022; Stüeken等, 2024).

海洋氮内部循环的主要途径包括再矿化过程和同化吸收(图2a). 同化吸收是生物将溶解态无机氮转化为有机氮的过程(Sigman和Casciotti, 2001; Galbraith等, 2008; 朱艳宸等, 2020; 王东升等, 2023). 而再矿化作用是将沉降的有机氮重新转化为溶解态无机氮, 其中包括氨化和硝化作用. 氨化作用将有机氮转化为铵, 该过程的氮同位素分馏效应为 0‰ (Sigman和Casciotti, 2001; Galbraith等, 2008). 硝化作用将铵转化为硝酸盐, 该过程实际上包含了两个反应, 这两个反应的总氮同位素分馏效应为 0‰ (Sigman和Casciotti, 2001; Galbraith等, 2008; Hutchins和Capone, 2022; Stüeken等, 2024).

2.2 早三叠世氮同位素数据集

本文基于已有研究, 系统收集与整理了早三叠世十一个剖面的氮同位素数据(图3), 包括: 中国南方的甲戌(图3a-1; Sun等, 2019)、上岗(图3a-2; Du等, 2024)、丫山(图3a-3; Du等, 2024)、巢湖(图3a-4; Du等, 2021)、峡口(图3a-5; Sun等, 2019)和关刀(图3a-6; Du等, 2023); 挪威Spitsbergen的Stensiöfjellet(图3b-8; Blattmann等, 2024)、Vindodden(图3b-9; Sun等, 2019)和Festningen(图3b-11; Grasby等, 2020); 加拿大北部的Sverdrup Basin(图3b-10; Grasby等, 2016); 印度北部的Spiti(图3c-13; Du等, 2021). 根据古地理位置, 这些剖面可分为三个区域, 分别为华南地区(图3a)、泛大陆西北地区(图3b)和印度北部地区(图3c). 华南地区位于古特提斯洋东部的低纬度区域, 主要由扬子地台、扬子北缘盆地、南盘江盆地、华夏古陆和康滇古陆组成(Du等, 2021, 2023). 华南地区有六个剖面的氮同位素数据, 其中巢湖和丫山位于扬子北缘盆地, 上岗、关刀及甲戌位于南盘江盆地, 峡口位于中扬子地台北缘. 巢湖和关刀剖面的沉积记录覆盖了整个早三叠世, 峡口剖面从二叠纪-三叠纪界线(Permian-Triassic Boundary, PTB)延续至斯密斯亚阶-斯帕斯亚阶界线(Smithian-

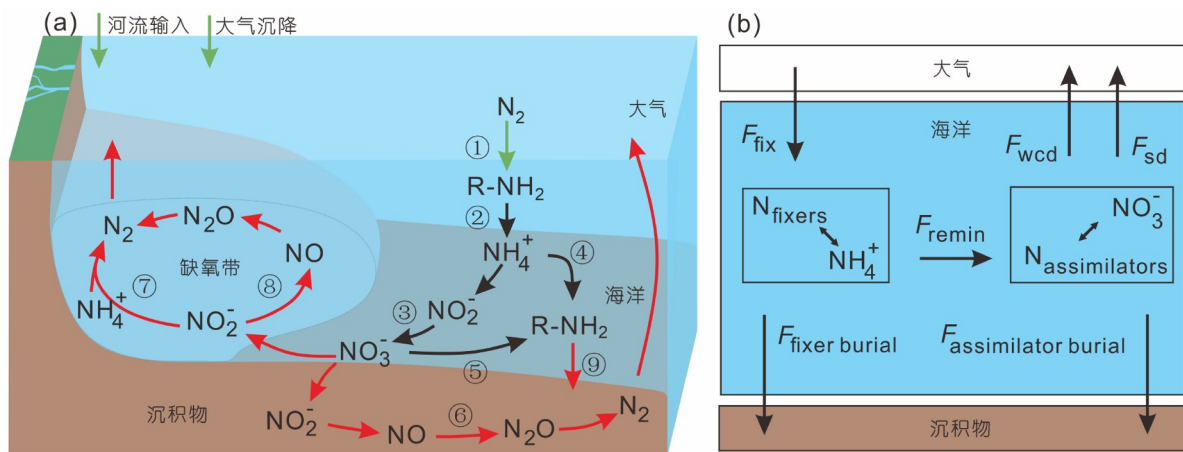


图2 现代海洋氮循环模式与简化后的氮循环箱式模型

(a) 现代海洋氮循环模式. 图中编号对应的氮循环过程如下: ① 固氮作用; ② 氨化作用; ③ 硝化作用; ④ 铵同化; ⑤ 硝酸盐同化; ⑥ 沉积反硝化作用; ⑦ 厌氧氨氧化; ⑧ 水柱反硝化作用; ⑨ 沉降埋藏. 绿色箭头表示海洋氮的输入, 红色箭头表示海洋氮的输出, 黑色箭头表示海洋内部氮循环过程. (b) 氮循环箱式模型, 修改自Kang等(2023). 该模型将海洋中的氮分为两个整体储库: 固氮生物-铵储库(N_{fixers} /ammonium, 代表固氮生物主导的铵盐部分)与硝酸盐同化生物-硝酸盐储库($N_{\text{assimilators}}$ /nitrate, 代表供硝酸盐同化生物主导的硝酸盐部分). 对于整体海洋来说, 输入通量为固氮作用通量(F_{fix}), 输出通量主要包括两部分, 水柱反硝化通量(F_{wcd})与沉积反硝化通量(F_{sd}). 少量固氮作用与硝酸盐同化产生的有机物会进入沉积物被埋藏($F_{\text{fixer_burial}}$ 与 $F_{\text{assimilator_burial}}$). 氮通过再矿化作用(F_{remin})由固氮生物-铵储库进入硝酸盐同化生物-硝酸盐储库

Spathian Boundary, SSB)之前, 而丫山、上岗和甲戎剖面仅包含SSB前后的部分时间段(Sun等, 2019; Du等, 2021, 2023, 2024). 泛大陆西北地区位于泛大洋东北部的中纬度区域, 共有四个剖面的氮同位素数据, 分别为Vindodden、Stensiöfjellet、Festningen与Sverdrup Basin. 这四个剖面在早三叠世均位于泛大陆西北部的被动大陆边缘, 沉积环境为海洋斜坡至远端陆架(Grasby等, 2016, 2020; Sun等, 2019; Blattmann等, 2024). Festningen和Sverdrup Basin剖面的沉积记录覆盖了整个早三叠世, 而Vindodden和Stensiöfjellet剖面仅包含SSB前后的部分时间段(Grasby等, 2016, 2020; Sun等, 2019; Blattmann等, 2024). 印度北部地区位于新特提斯洋南部的中纬度区域, 仅有Spiti一个剖面的氮同位素研究, 其沉积记录从PTB延续SSB(Du等, 2021). 此外, 本文还收集了早三叠世华南地区基于牙形石氧同位素重建的海洋表层温度(Sun等, 2012).

按所在区域分组后, 对氮同位素数据定年. 本研究所用的年龄框架引自童金南等(2019), 采用线性插值对深度-年龄进行转换, 年龄锚点如下: 二叠纪-三叠纪界线年龄为251.902Ma, 格里斯巴赫亚阶-迪纳尔亚阶界线年龄为251.3Ma, 印度阶-奥伦尼克阶界线年龄为251.0Ma, 史密斯亚阶-斯帕斯亚阶界线年龄为

250.6Ma, 早三叠世-中三叠世界线年龄为247.28Ma. 随后, 采用Bootstrap方法对不同区域的年龄-氮同位素数据集进行计算, 重复计算次数为10000次, 基于Bootstrap分布的分位数构建均值估计值及其68%置信区间. 本研究认为, 这些均值估计值能够反映各区域氮同位素的整体演化趋势, 后续的硝酸盐可利用性计算基于此结果进行(图3). 华南地区的温度数据也采用同样的处理方法, 具体结果如后文所示.

2.3 早三叠世氮循环箱式模型

本研究通过海洋氮循环稳态箱式模型(Steady-state box model)结合全球氮同位素数据集, 定量重建早三叠世海洋硝酸盐可利用性的时空演化特征. 本研究所用箱式模型参考了Kang等(2023), 模型组成见图2b. 该模型将海洋中的氮分为两个整体储库: 固氮生物-铵储库(N_{fixers} /ammonium, 代表固氮生物主导的铵盐部分)与硝酸盐同化生物-硝酸盐储库($N_{\text{assimilators}}$ /nitrate, 代表供硝酸盐同化生物主导的硝酸盐部分). 对于固氮生物-铵储库, 其输入通量为固氮作用(F_{fix}), 输出通量大部分通过再矿化作用(F_{remin})为另一个储库提供硝酸盐, 未被再矿化的小部分通过沉降直接进入沉积物被埋藏($F_{\text{fixer_burial}}$). 由此得到公式(1)和(2):

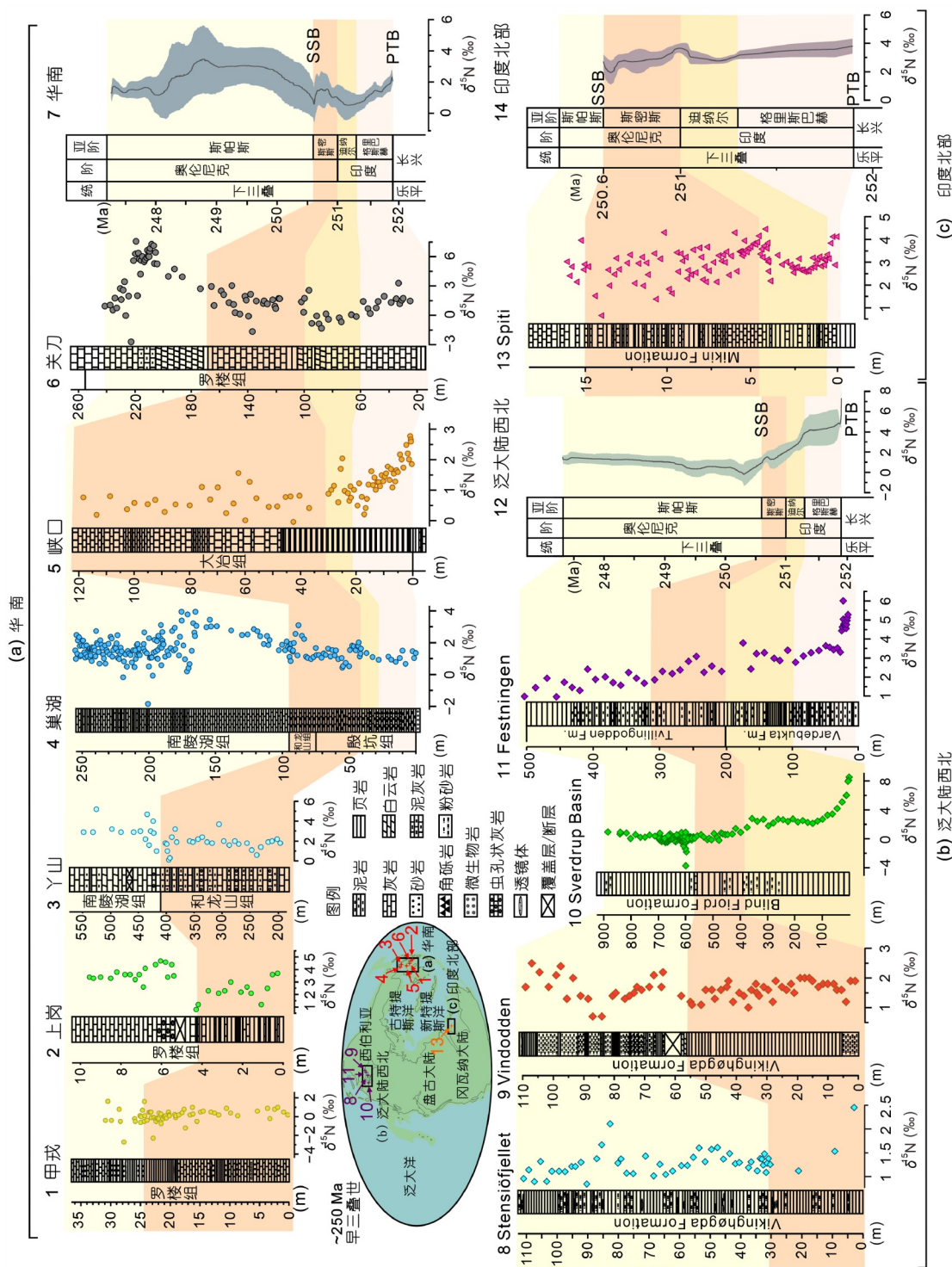


图3 全球早三叠世全岩氮同位素($\delta^{15}\text{N}$)时空变化特征

早三叠世华南地区(a)、泛大陆西北地区(b)与印度北部地区(c)全岩氮同位素($\delta^{15}\text{N}$)数据集。剖面编号对应其在早三叠世古地理图中的位置: 1-6号剖面位于华南, 8-11号剖面位于泛大陆西北, 13号位于印度北部。编号7、12和14表示各地区氮同位素数据汇总后, 采用Bootstrap方法得到的均值估计值(黑线)及其68%置信区间(阴影)。剖面数据来源见正文。图中自下而上四种颜色分别代表格里斯巴赫亚阶、迪纳尔亚阶、斯密斯亚阶与斯帕斯亚阶。早三叠世古地理图取自Lyu等(2019)。缩写: Fm.-Formation。所有数据见补充材料表S2~S5

$$F_{\text{fix}} = F_{\text{remin}} + F_{\text{fixer_burial}}, \quad (1)$$

$$F_{\text{fix}} \times (\delta^{15}\text{N}_{\text{atmo}} + \varepsilon_{\text{fix}}) = F_{\text{remin}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{ammonium}} + F_{\text{fixer_burial}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{ammonium}}, \quad (2)$$

其中, $\delta^{15}\text{N}_{\text{atmo}}$ 为大气氮同位素值, ε_{fix} 为固氮作用的氮同位素分馏效应, $\delta^{15}\text{N}_{\text{ammonium}}$ 为固氮生物-铵储库的同位素值。

对于硝酸盐同化生物-硝酸盐储库, 其输入通量为 F_{remin} , 输出通量主要包括两部分, 水柱反硝化通量 (F_{wcd}) 与沉积反硝化通量 (F_{sd}), 以及少量硝酸盐同化产生的有机物会进入沉积物被埋藏 ($F_{\text{assimilator_burial}}$)。由此得到公式(3)和(4):

$$F_{\text{remin}} = F_{\text{wcd}} + F_{\text{sd}} + F_{\text{assimilator_burial}}, \quad (3)$$

$$F_{\text{remin}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{ammonium}} = F_{\text{wcd}} \times (\delta^{15}\text{N}_{\text{nitrate}} + \varepsilon_{\text{wcd}}) + F_{\text{sd}} \times (\delta^{15}\text{N}_{\text{nitrate}} + \varepsilon_{\text{sd}}) + F_{\text{assimilator_burial}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{nitrate}}, \quad (4)$$

其中, $\delta^{15}\text{N}_{\text{nitrate}}$ 为硝酸盐同化生物-硝酸盐储库的氮同位素, ε_{wcd} 为水柱反硝化作用的氮同位素分馏效应, ε_{sd} 为沉积反硝化作用的氮同位素分馏效应。

通过对公式(1)~(4)求解, 得到固氮生物-铵储库的同位素值:

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{ammonium}} = \delta^{15}\text{N}_{\text{atmo}} + \varepsilon_{\text{fix}}, \quad (5)$$

硝酸盐同化生物-硝酸盐储库的同位素值:

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{nitrate}} = \delta^{15}\text{N}_{\text{ammonium}} - (F_{\text{wcd}} \times \varepsilon_{\text{wcd}} + F_{\text{sd}} \times \varepsilon_{\text{sd}}) / F_{\text{remin}}. \quad (6)$$

为定量评估海洋硝酸盐丰度, 定义 $f_{\text{assimilator}}$ (硝酸盐同化埋藏通量比例, 以下简称为硝酸盐占比) 为总有机物埋藏中硝酸盐同化埋藏通量占比(公式(7)), 作为海洋硝酸盐可利用性的量化指标。

$$f_{\text{assimilator}} = F_{\text{assimilator_burial}} / (F_{\text{assimilator_burial}} + F_{\text{fixer_burial}}), \quad (7)$$

硝酸盐同化埋藏通量与反硝化作用强度成反比, 得到公式(8):

$$F_{\text{assimilator_burial}} \propto 1 / (F_{\text{wcd}} + F_{\text{sd}}). \quad (8)$$

沉积物氮同位素值 ($\delta^{15}\text{N}_{\text{sed}}$) 取决于两个端元氮库同位素信号的共同贡献, 得到公式(9):

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{sed}} = f_{\text{assimilator}} \times \delta^{15}\text{N}_{\text{nitrate}} + (1 - f_{\text{assimilator}}) \times \delta^{15}\text{N}_{\text{ammonium}}. \quad (9)$$

基于公式(5)~(9)构建的沉积物氮同位素与硝酸盐占比关系, 对早三叠世氮同位素数据进行反演, 进而重建不同古地理区域的硝酸盐可利用性。为评估该关系的置信水平, 采用蒙特卡罗方法: 通过10000次采样模拟, 计算获得沉积物氮同位素的中位估计值, 并基于分位数法确定其68%(1 σ)和95%(2 σ)置信区间。其中, 固定参数包括: 总埋藏通量 $F_{\text{total_burial}} = 25 \text{ Tg a}^{-1}$ (Kang等, 2023), 沉积反硝化作用的氮同位素分馏效应 $\varepsilon_{\text{sd}} = 0\text{‰}$, 固氮作用通量 $F_{\text{fix}} = 205 \text{ Tg a}^{-1}$ (Kang等, 2023)。随机参数包含两个: 服从均匀分布的固氮作用氮同位素分馏效应 $\varepsilon_{\text{fix}} = -2\text{‰} \sim 1\text{‰}$, 以及服从均匀分布的水柱反硝化作用氮同位素分馏效应 $\varepsilon_{\text{wcd}} = 22\text{‰} \sim 30\text{‰}$ 。模型所用各参数的取值及其来源详见附录(表A1)。

3 结果

3.1 早三叠世氮同位素演化特征

早三叠世各地区氮同位素均值估计值的演化特征见图3a-7、图3b-12和图3c-14。华南地区氮同位素值演化特征为PTB至SSB在1‰附近波动, 波动幅度约为1‰; SSB后先正偏至约4‰, 随后负偏至约2‰(图3a-7)。泛大陆西北地区氮同位素值演化特征为PTB至SSB由约8‰迅速负偏至约5‰, 随后缓慢负偏至约1‰; SSB后在1‰附近波动, 波动幅度约为1‰(图3b-12)。印度北部地区氮同位素值演化特征为PTB至SSB由约4‰负偏至约2‰, 期间伴随约1‰的波动(图3c-14)。

沉积相因素可能导致同一区域不同剖面间氮同位素值的差异, 其中古水深可能是重要影响因素之一。例如, 在斯帕斯亚阶中期, 由于华南地区关刀剖面水深较浅, 硝酸盐供应较多, 因此呈现较高的氮同位素值(Du等, 2024)。这些差异反映了沉积环境的自然差别, 并非异常值。对剔除相关剖面前后的地区均值估计值进行对比, 结果表明差异不显著。鉴于本文旨在探讨区域尺度氮循环的演化特征, 数据收集需尽可能涵盖区域内不同水深和沉积环境类型的剖面, 因而保留全部剖面数据有助于增强结果的代表性。此外, 岩性对氮同位素具有一定的指示意义。例如, Du等(2024)对华南地区上岗剖面的研究发现, 黑色页岩的氮同位素值普

遍低于同时期的碳酸盐岩; SSB后, 泛大陆西北地区以页岩为主的Sverdrup Basin剖面氮同位素值较低, 其余粉砂质含量较高的剖面氮同位素值较高(Grasby等, 2016, 2020; Sun等, 2019; Blattmann等, 2024). 总的来说, 页岩成分较多的剖面常表现出较低的氮同位素值, 而富含碳酸盐或粉砂质成分的剖面氮同位素值相对较高. 这可能与页岩多形成于缺氧环境, 硝酸盐供应受限有关.

3.2 氮循环箱式模型计算结果

如图4e所示, 沉积物氮同位素值与硝酸盐占比之间存在非线性关系. 随着硝酸盐占比的增加, 沉积物氮同位素值呈现先升高后降低的演化特征. 当硝酸盐占比为0时, 沉积物氮同位素值为 $-0.4‰$; 硝酸盐占比约为0.48时沉积物氮同位素值达到峰值($5.7‰$); 硝酸盐占比为1时, 沉积物氮同位素值降至 $-0.7‰$. 此外, 本研究针对蒙特卡罗模拟中的两项关键同位素分馏参数 ϵ_{fix} 和 ϵ_{wcd} 实施敏感性分析. 结果表明, $\delta^{15}\text{N}_{\text{sed}}$ 的变动主要受 $f_{\text{assimilator}}$ 控制, 对 ϵ_{fix} 和 ϵ_{wcd} 的不确定性均呈低敏感度, 证明了模型结果在当前参数空间内的稳健性. 相关分析过程与结果详见附件.

对早三叠世氮同位素记录进行反演得到硝酸盐占比如图4b~4d所示. 结合前人对早三叠世环境的研究, 硝酸盐占比的取值区间选择为0~0.48, 具体内容详见讨论部分4.1. 结果显示, 华南地区硝酸盐占比演化特征为PTB至SSB在0.06附近波动; SSB后先逐渐增加至约0.2, 之后减小至约0.09(图4b). 泛大陆西北地区硝酸盐占比演化特征为PTB至SSB先由0.48快速减小至约0.3, 之后逐渐减小至约0.06; SSB后在0.06附近波动(图4c). 印度北部地区硝酸盐占比演化特征为PTB至SSB由约0.22减小至约0.11(图4d).

4 讨论

4.1 氮循环模型简化过程与海洋硝酸盐可利用性约束

本研究所用的海洋氮循环稳态箱式模型参考了Kang等(2023), 主要聚焦于长期(百万年尺度)海洋氮循环的主导机制, 对现代海洋氮循环进行了简化(图2b). 首先, 大气沉降和河流输入未被纳入模型计算. 本文旨在探讨早三叠世约5myr时间尺度上氮循环对环境

变化的响应, 重点关注其长期演化过程. 在该时间尺度下, 大气沉降与河流输入对氮循环的贡献相对较小, 其长期影响可忽略不计. 类似长时间尺度的建模中, 亦视二者为可忽略因素, 不影响最终结果(Algeo等, 2014; Kipp等, 2018; Kang等, 2023). 为进一步验证该简化设定的合理性, 本文补充开展了包含大气沉降与河流输入的模型计算, 结果表明模拟输出无显著变化, 支持模型结构简化的合理性(详见附件). 其次, 模型不考虑硝酸盐异化还原为铵, 因其属于海洋内部循环过程, 未改变氮的总体输入和输出, 且其氮同位素分馏效应与水柱反硝化作用相似(Stüeken等, 2016, 2024; Hutchins和Capone, 2022; Kang等, 2023). 最后, 模型不区分水柱反硝化作用和厌氧氨氧化, 因二者氮同位素分馏效应相似, 且厌氧氨氧化通量存在较大的不确定性, 缺乏可靠约束(Algeo等, 2014; Devol, 2015; Kipp等, 2018; Kang等, 2023).

模型中氮循环通量参数的设定基于以下假设. 首先, 早三叠世沉积反硝化通量设定为现代沉积反硝化通量, 海洋表层沉积物的缺氧条件不受水柱氧化还原状态的影响, 沉积反硝化通量较为稳定, 硝酸盐同化生物-硝酸盐储库的氮同位素值实际是由水柱反硝化通量与沉积反硝化通量的比值决定. 在极端缺氧条件下, 强烈的反硝化作用可能导致硝酸盐完全耗尽, 此时沉积反硝化通量将下降. 由于硝酸盐完全耗尽, 水柱反硝化作用氮同位素分馏效应减弱, 硝酸盐同化生物-硝酸盐储库氮同位素值会接近零, 并且对两种反硝化通量的比值不敏感, 该模型未能模拟此情况(Kang等, 2023). 其次, 模型假设早三叠世总埋藏通量与现代总埋藏通量(25Tg a^{-1})相当, 考虑到模型目的是推导海洋硝酸盐占比与沉积物氮同位素的关系, 而非绝对通量估算, 总埋藏量的取值对最终结果影响有限(Algeo等, 2014; Kipp等, 2018; Kang等, 2023). 最后, 模型将硝酸盐同化埋藏通量与总反硝化速率的关系简化为反比关系, 在缺氧条件下, 反硝化作用消耗硝酸盐, 从而降低硝酸盐同化埋藏通量(Kang等, 2023). 因此, 上述假设在本研究背景下具有合理性.

结合早三叠世环境特征, 本文对模型计算结果的取值范围进行了约束. 如图4e所示, 相同的氮同位素值可能对应两种不同的硝酸盐占比. 以现代海洋为例, 对应大洋平均氮同位素值($5‰$)的硝酸盐占比可能为0.3或0.7. 考虑到现代海洋整体处于氧化环境, 较高的

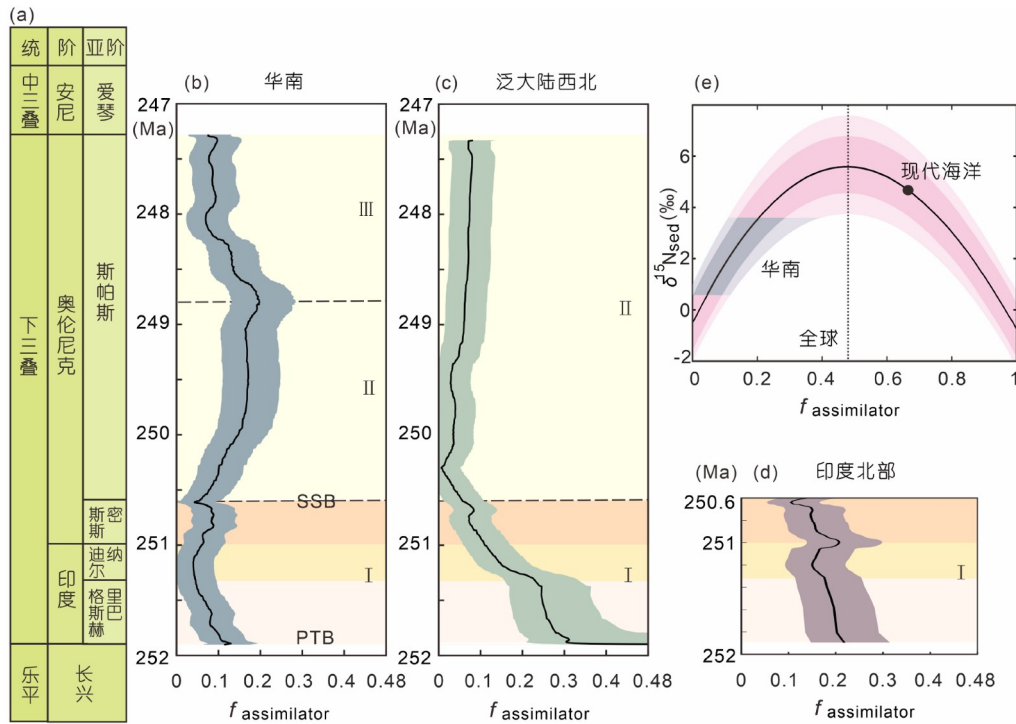


图 4 早三叠世海洋硝酸盐占比的时空演化特征

(a) 早三叠世地层框架与绝对年龄(童金南等, 2019); (b) 华南地区硝酸盐占比的变化(黑线)及其68%置信区间(阴影). 依据该趋势将其划分为三个阶段(I 、 II 和 III); (c) 泛大陆西北地区硝酸盐占比的变化(黑线)及68%置信区间(阴影). 依据该趋势将其划分为两个阶段(I 和 II); (d) 印度北部地区硝酸盐占比的变化(黑线)及68%置信区间(阴影). 该地区仅覆盖 I 阶段; (e) 蒙特卡罗模拟结果, 展示硝酸盐占比对沉积物氮同位素值的影响. 黑线代表中位估计值, 深和浅粉色阴影分别代表68%和95%置信区间. 黑点代表现代海洋硝酸盐占比(约0.7; Kang等, 2023), 灰色阴影区域代表早三叠世华南地区氮同位素值(0.6‰~3.6‰)及其对应的硝酸盐占比范围. 图中自下而上四种颜色分别代表格里斯巴赫亚阶、迪纳尔亚阶、斯密斯亚阶与斯帕斯亚阶. 所有数据见补充材料表S6

硝酸盐占比(0.7)更具合理性(Kang等, 2023). 在早三叠世, 已有证据表明该时期海洋长期处于分层和缺氧状态, 因而其硝酸盐占比应处于较低水平(Saito等, 2013; Tian等, 2014; Huang等, 2017). 综合判断, 早三叠世海洋硝酸盐占比的合理区间为0~0.48.

4.2 早三叠世海洋硝酸盐可利用性的时间演化机制

早三叠世为二叠纪末大灭绝后生物复苏的关键阶段, 期间环境条件复杂多变. 该时期经历了显著的温度波动, 上升流的停滞与恢复, 以及海洋缺氧与氧化过程的反复变化(图5c~5e; Sun等, 2012; Saito等, 2013; Tian等, 2014; Huang等, 2017). 这些环境波动与华南地区重建的硝酸盐占比阶段性变化相对应, 表现为初始的低值波动, 随后的升高, 以及后期的再次降低(图5b). 据此, 可将早三叠世硝酸盐占比的演化过程划分为三个阶段(图5b): 第 I 阶段对应格里斯巴赫亚阶至斯密斯

亚阶(251.902~250.6Ma), 第 II 阶段对应斯帕斯亚阶前半段(250.6~248.8Ma), 第 III 阶段对应斯帕斯亚阶后半段(248.8~247.28Ma). 值得注意的是, 早三叠世其他剖面的温度研究(如低纬度的意大利Lagonegro Basin和中纬度的巴基斯坦Nammal Gorge)表明, 尽管其温度绝对值与华南地区存在差异, 但对于本研究关注的SSB前后温度整体变化而言, 均呈现“先高后低”的一致趋势(Romano等, 2013; Trotter等, 2015; Goudemand等, 2019). 这表明华南地区的温度变化趋势具有良好的代表性, 可反映中低纬度地区的整体温度演化特征. 因此, 后续分析将以华南地区的温度变化趋势作为对比依据.

第 I 阶段华南地区处于热室状态. 牙形石氧同位素研究表明, 华南地区的表层海水温度(SST)从PTB附近的约32℃上升至SSB附近的约39℃(图5d; Sun等, 2012). 相比之下, 古新世-始新世极热事件(Paleocene-

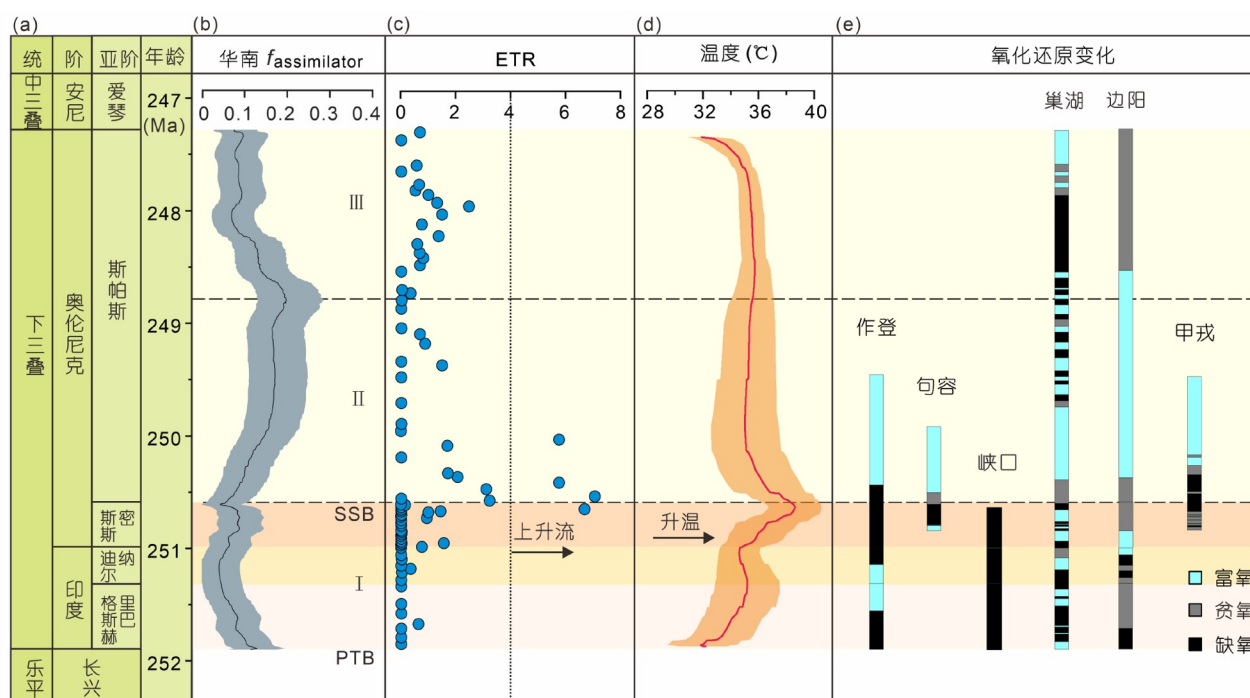


图 5 早三叠世华南地区的硝酸盐占比、上升流强度、温度与氧化还原变化

(a) 早三叠世地层框架与绝对年龄(童金南等, 2019); (b) 华南地区硝酸盐占比的变化(黑线)及其68%置信区间(阴影), 依据该趋势将其划分为三个阶段(I、II和III); (c) 上升流强度指标, 虚线右侧代表存在强烈上升流(Saito等, 2013); (d) 华南地区海洋表层温度的变化(红线)及其68%置信区间(阴影); (e) 海洋氧化还原条件的演化。数据来源: 作登(Wei等, 2015)、句容(Qiu等, 2019)、峡口(Fang等, 2021)、巢湖(Huang等, 2017)、边阳(Tian等, 2014)和甲戎(Sun等, 2015)。图中自下而上四种颜色分别代表格里斯巴赫亚阶、迪纳尔亚阶、斯密斯亚阶与斯帕斯亚阶。温度数据见补充材料表S7

Eocene Thermal Maximum, PETM)温度上升幅度仅为 5°C , 最高温度约为 34°C , 无论从升温幅度还是最高温度, 均低于第I阶段(Kump, 2018; Babila等, 2022)。该阶段的热室状态可能引发上升流停滞与海洋分层。近年来, 印度洋与太平洋等多个海域均观测到温度升高引发海洋分层加剧的现象(Gruber, 2011; Roxy等, 2016; Li等, 2020; Cai等, 2021; Peng等, 2022)。例如, Li等(2020)定量评估了全球0~2000m深的海洋层化变化, 结果显示, 过去60年全球海水层化程度显著增加5.3%, 其中温度上升为主导因素。高温和由此带来的水文循环加快, 海水表层淡化会导致表层海水密度降低, 抑制其与深层海水的混合, 导致海洋呈现分层状态(Bijma等, 2013; Schobben等, 2014; Cai等, 2021)。此外, 高温还会削弱风应力驱动的埃克曼输送, 进而导致上升流停滞(Winguth等, 2015; Grasby等, 2016)。Extended Tricyclic Terpane Ratio(ETR)被认为是衡量上升流强度的指标, $\text{ETR}>4$ 指示强烈上升流。现有研究据此指出, 第I阶段海洋上升流处于停滞状态(图5c; Saito

等, 2013)。此外, Song等(2013)指出, 当海洋分层和上升流停滞时, $\Delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ (浅层海水与深层海水溶解无机碳的碳同位素差值)增大, 反之亦然。现代开放海洋的 $\Delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ 约为3‰, 强烈分层的黑海 $\Delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ 约为7‰, 而第I阶段华南地区的 $\Delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ 介于3‰~8‰之间(Song等, 2013)。考虑到现代开放海洋 $\Delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ 在500~1000m快速增大, 而华南地区对应的深度范围仅为0~500m, 二者之间的差距实际上可能会更显著。这进一步佐证了第I阶段海洋分层和上升流停滞的结论。

海洋层化削弱海水通风能力; 高温亦会降低水体氧气的溶解度, 两者共同作用可能促进海洋缺氧的形成(Falkowski等, 2011; Gruber, 2011; Shepherd等, 2017; Breitburg等, 2018; Levin, 2018; Oschlies等, 2018)。现代研究表明, 全球气候变化引发的海洋升温与上层海洋分层加剧, 可能导致海洋溶解氧减少(Falkowski等, 2011; Shepherd等, 2017; Breitburg等, 2018; Levin, 2018; Oschlies等, 2018)。白垩纪大洋缺氧事件(Oceanic Anoxic Events, OAEs)中也出现了由全球变暖

驱动的海洋缺氧现象(Abraham等, 2023; Bauer等, 2024). 例如, 在OAE 1a期间, Ontong Java大火成岩省释放的二氧化碳引发温度升高, 导致约1Myr的持续性海洋缺氧. 即使在OAE 1a结束, 温度降低, 海洋恢复氧化之后, 由于地球系统仍处于温暖状态, 海洋仍出现轨道驱动的周期性缺氧(Bauer等, 2024). 在早三叠世, 华南地区多个剖面(巢湖和峡口等)的多种指标(草莓状黄铁矿和氧化还原敏感金属等)均表明第 I 阶段海洋处于长期缺氧状态(图5e; Tian等, 2014; Sun等, 2015; Wei等, 2015; Huang等, 2017; Qiu等, 2019; Fang等, 2021).

上述缺氧及海洋分层可能共同控制了第 I 阶段海洋中硝酸盐的低占比. 缺氧条件下, 反硝化作用增强, 消耗硝酸盐, 同时硝化作用受到抑制; 此外, 海洋分层与上升流停滞进一步限制了硝酸盐的运输, 这些因素共同导致海洋硝酸盐的可利用性较低(Saito等, 2013; Tian等, 2014; Huang等, 2017). 模型计算结果表明, 海洋硝酸盐占比在0.06附近波动, 对应氮同位素值在1‰波动. 相比之下, 现代海洋的硝酸盐占比约为0.7, 而新元古代拉伸纪早期缺氧海洋的硝酸盐占比约为0.11(Kang等, 2023). 在硝酸盐相对匮乏的情况下, 固氮作用可能成为海洋氮库的主要补给途径, 该过程产生的较低氮同位素组成可解释同时期沉积物普遍较低的氮同位素值. 固氮作用产生的铵逐渐积累, 并最终可能使铵成为海洋氮库的主要形式. Sun等(2019)提出, 早三叠世海洋氮库经历了由硝酸盐主导向铵主导的转变. 地质历史中, 类似海洋缺氧和分层条件下, 水体中铵含量增加并占据主导地位的现象亦有报道, 例如, OAE 2和PETM期间, 海洋缺氧, 导致氮库从硝酸盐主导转变为铵主导(Higgins等, 2012; Ruvalcaba Baroni等, 2014; Junium等, 2018; Naafs等, 2019). 在元古代缺氧海洋中, 较低的硝酸盐占比(0.11)限制了真核生物的崛起(Kang等, 2023).

第 II 阶段, 华南地区的海洋环境发生了显著变化. 华南地区的表层海水温度由SSB附近的约39℃下降至约35℃(图5d; Sun等, 2012). 温度降低使得表层海水密度增加, 增强了与深层水体的混合, 从而削弱了海洋分层. 第 II 阶段出现多个ETR>4的记录, 表明该阶段存在强烈的上升流(图5c; Saito等, 2013). Song等(2013)指出, 该阶段 $\Delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ 值由约6‰减小至约-2‰, 表明海洋分层减弱与上升流增强, 富含 ^{12}C 的深层水上涌, 导致碳同位素梯度翻转. 类似的降温驱动的上升流也发生

在二叠纪吴家坪阶-长兴阶界线, 并引发了碳循环的扰动与氧化还原条件的变化(Wei等, 2021). 水体混合促进了海洋通风, 温度下降提高了海水中氧气的溶解度, 两者共同作用有助于海洋氧化, 缓解缺氧状态. 这与第 II 阶段华南地区氧化还原指标的变化相符, 草莓状黄铁矿的缺失和氧化还原敏感金属含量的降低等均表明第 II 阶段海洋处于氧化环境(Tian等, 2014; Sun等, 2015; Wei等, 2015; Huang等, 2017; Qiu等, 2019).

随着海洋分层减弱和上升流增强, 深部海水中的硝酸盐得以向透光带输送; 在氧化环境下, 硝化作用增强, 同时反硝化作用受到抑制, 从而提升了海洋硝酸盐的可利用性. 模型计算结果显示, 海洋硝酸盐占比由约0.06增长至约0.2. 尽管该值仍低于现代海洋(0.7), 但相较于第 I 阶段已有显著提升, 可能对海洋初级生产力或氮循环过程产生重要影响. 类似地, 新元古代埃迪卡拉纪海洋的硝酸盐水平(0.16)虽仍低于现代, 但已较拉伸纪(0.11)增加约50%, 这一提升被认为足以促进真核生物的兴起(Kang等, 2023).

第 III 阶段华南地区海洋硝酸盐占比从约0.2减小到约0.09, 与此同时, 海洋环境也经历了剧烈的变化. ETR<4指示上升流处于停滞状态(图5c; Saito等, 2013). 该阶段 $\Delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ (约2‰)相比第 II 阶段(约-2‰)显著升高, 同时也高于相同深度范围(0~500m)的现代海洋 $\Delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ (约1‰). 这些结果表明第 III 阶段海洋分层增强, 上升流减弱并趋于停滞, 第 II 阶段的碳同位素梯度翻转过程已结束(Song等, 2013). 此外, Tian等(2014)与Huang等(2017)基于华南地区草莓状黄铁矿粒径分布及其平均值与标准差之间的关系推断, 第 III 阶段海洋整体处于缺氧环境. 此阶段的海洋环境恶化, 可能中断了第 II 阶段海洋硝酸盐占比增加的趋势, 使其再次减少至约0.09.

综上所述, 温度变化可能是早三叠世华南地区海洋硝酸盐可利用性变化的根本驱动因素, 通过调控海洋分层强度, 上升流状态及氧化还原条件, 控制该时期硝酸盐的可利用性.

4.3 早三叠世海洋硝酸盐可利用性的空间演化机制

早三叠世华南地区硝酸盐占比的演化特征与泛大陆西北及印度北部地区存在显著差异(图4). 其中印度北部的相关记录仅延续至SSB, 其硝酸盐占比的演化趋势与泛大陆西北地区相似, 均表现为自PTB至SSB

硝酸盐占比逐渐降低. 因此, 下文重点讨论华南地区与泛大陆西北地区的硝酸盐占比差异及其可能成因. 根据硝酸盐占比演化特征, 泛大陆西北地区的早三叠世整体可划分为两个阶段: 第 I 阶段(格里斯巴赫亚阶至斯密斯亚阶, 251.902~250.6Ma)与第 II 阶段(斯帕斯亚阶, 250.6~247.28Ma), 其中第 II 阶段对应华南地区第 II 和 III 阶段(图4b, 4c).

第 I 阶段初始时, 泛大陆西北地区硝酸盐占比由 0.48 快速减小至约 0.3, 之后逐渐减小至约 0.06; 而华南地区硝酸盐占比始终维持在 0.06 附近(图4b, 4c). 两地区演化趋势的主要差别在于初始值的高低, 前者显著高于后者, 可能反映出两地硝酸盐储库规模的差异.

这种差异可能受以下多种因素影响. 首先, 两地洋流性质存在差异. Sun等(2019)与Sun(2024)指出, 二叠纪泛大陆西北地区的洋流为寒流, 而华南地区为暖流; Beauchamp和Baud(2002)进一步证实, 泛大陆西北地区的洋流属寒流性质. 其次, 自晚二叠世起, 华南地区所在的特提斯洋与泛大洋之间的海道变浅, 这可能导致与泛大洋的水体交换减弱, 从而使得消耗的硝酸盐难以补充, 进一步使得硝酸盐储库减小; 相较之下, 泛大陆西北地区直接与泛大洋相连, 硝酸盐可持续得到补充(Grasby等, 2020; Wu等, 2024). 此外, 两个地区的上升流系统可能存在差异. 鉴于目前两个地区缺乏统一且连续的上升流强度指标的研究, 本文仅对上升流持续时间进行比较. Beauchamp和Baud(2002)根据生物成因的硅质沉积演化特征指出, PTB前泛大陆西北地区存在持续的上升流; 相比之下, Wei等(2021)、Yu等(2021)和Gong等(2025)基于 $\text{Co}_{\text{EF}} \times \text{Mn}_{\text{EF}}$ 与 Mo/TOC 等金属元素指标推测, PTB之前华南地区亦存在上升流, 但多次中断. 因此, 泛大陆西北地区长期受上升流影响, 有利于硝酸盐的积累, 形成较大的储库; 而华南地区因上升流间断且持续时间短, 硝酸盐累积受限. 因此, 洋流类型、构造及上升流系统的不同可能共同造成了两地硝酸盐储库规模的差异.

在第 I 阶段的缺氧环境下, 反硝化作用消耗硝酸盐, 导致进入第 II 阶段时两地区的硝酸盐占比均为约 0.06(Grasby等, 2013; Tian等, 2014; Wignall等, 2016; Huang等, 2017). 此后, 华南地区硝酸盐占比出现较大波动(先增加至约 0.2, 后减小至约 0.09); 而泛大陆西北地区始终维持在约 0.06 附近. 这可能与SSB时期降温对两地环境的差异性影响有关.

第 II 阶段初期, 随着温度降低, 华南地区恢复了氧化状态, 进而硝酸盐有所增加. 相比之下, 泛大陆西北地区仍维持缺氧状态. Grasby等(2013)根据较高的 Mo/Al 和黄铁矿形态铁含量($\text{Fe}_{\text{pyrite}}$, %)推断, 泛大陆西北地区第 II 阶段海洋处于缺氧环境. Wignall等(2016)通过氧化还原敏感金属含量的分析得出了相同的结论. 进而, 缺氧条件使得该地区硝酸盐含量未发生显著上升. 此外, SSB时期降温可能未能改变泛大陆西北地区在第 I 阶段时海洋所处的分层和上升流停滞的状态, 导致来自深层海洋和泛大洋的硝酸盐补充仍然受限. 因此, 华南地区硝酸盐出现增加, 而泛大陆西北地区长期保持低值. 导致SSB降温对两个地区影响存在差异的机制尚不清楚, 有待进一步研究深入探讨.

4.4 早三叠世海洋硝酸盐匮乏的生态效应

早三叠世海洋长期处于硝酸盐匮乏状态, 对二叠纪末大灭绝后的生物复苏进程产生显著影响. 当硝酸盐供应不足时, 固氮原核生物因固氮作用及较高的生物可利用氮吸收效率而占优; 硝酸盐供应充足时, 真核生物因更快的硝酸盐转运效率及将硝酸盐储存于液泡中的能力而占优(Kang等, 2023). 通过对华南地区巢湖剖面有机物的C/N比值和 $\Delta^{13}\text{C}_{\text{carb-org}}$ 值的分析, Du等(2021)表明早三叠世大部分时期初级生产群落以原核生物为主. 此外, 对 C_{21} 正烷基苯比率、 C_{30} 甾烷指数及2-甲基藿烷等生物标志化合物和微生物岩的研究也支持了上述结论(Kershaw等, 2012; Woods, 2014; Saito等, 2016). 华南地区原核生物主导初级生产群落的现象可能自更早时期便已出现. 上寺剖面的研究表明, 自二叠纪末大灭绝的第二幕开始, 海洋营养盐的缺乏使固氮原核生物取代真核藻类, 主导初级生产群落(Shen等, 2022).

在原核生物占主导地位的初级生产体系下, 海洋碳固定能力可能显著下降, 整体生产力维持在较低水平. 相比之下, 真核藻类通常具有更高的碳固定效率、更快的有机碳埋藏速率及更强的营养物质利用能力(Shen等, 2018; 谢树成等, 2022). 已有研究通过对总有机碳含量、有机碳积累速率与磷及生物成因钡的埋藏通量等指标进行估算, 指出华南地区的海洋初级生产力在晚二叠世大规模灭绝期间发生崩溃, 并且低生产力状态在早三叠世延续了较长时间(Algeo等, 2013; Shen等, 2015; Wei等, 2015). 这种低生产力可能产生

两方面影响: 一是延迟了早三叠世的生物恢复进程, 二是由于碳埋藏速率缓慢, 导致早三叠世华南地区长期处于高大气二氧化碳浓度状态, 从而延续了早三叠世长期的高温(Joachimski等, 2022).

除低硝酸盐限制初级生产群落结构外, 早三叠世海洋中的铵盐进一步延缓了生物复苏的步伐. 现代研究表明, 铵根对动物具有较强的毒性. 高浓度铵对珊瑚礁生态系统构成显著威胁, 并破坏无脊椎动物渗透调节功能, 引发离子失衡和生理障碍(Zhao等, 2021; Zhang等, 2023). 铵的积累会干扰生物的呼吸、代谢、免疫及神经功能, 进而破坏种群稳定性, 降低生态系统多样性(Romano和Zeng, 2013; Li等, 2023; Parvathy等, 2023; Zhang等, 2023). 因此, 铵不仅对个体生物的生存和健康构成威胁, 还可能削弱生态系统的稳定性, 并显著降低生物多样性(Zhang等, 2023; Edwards等, 2024). 在早三叠世, 大多数生物多样性复苏缓慢, 整体处于较低水平(图1f; Chen和Benton, 2012). 菊石所在的头足类是一个例外, Sun等(2019)指出头足类对铵具有较高的耐受性, 因此二叠纪末大灭绝后头足类的生物多样性迅速恢复(Brayard等, 2009; Chen和Benton, 2012; Sun等, 2019).

总的来说, 早三叠世海洋低硝酸盐环境一方面使得原核生物成为主要初级生产群落, 导致海洋生产力较低, 另一方面因铵盐的毒性加剧动物生存压力, 阻碍了种群的恢复, 并最终延迟了早三叠世生态系统的重建与复苏.

5 总结

本研究通过建立氮循环箱式模型, 定量重建了早三叠世全球硝酸盐可利用性变化, 并通过环境指标对比和地区对比, 得到了如下结论:

(1) 早三叠世华南地区硝酸盐可利用性(约0.06~0.2)始终显著低于现代海洋水平(约0.7). 环境指标对比结果显示, SSB之前, 温度由32℃上升至39℃, 引发海洋分层增强与上升流停滞, 导致海洋呈现缺氧状态, 硝酸盐可利用性保持在约0.06; SSB之后, 温度逐渐下降至约35℃, 导致海洋分层减弱, 上升流增强, 海洋得以恢复氧化状态, 硝酸盐可利用性升至约0.2; 随后, 海洋分层增强, 上升流减弱, 海洋再次进入缺氧状态, 硝酸盐可利用性下降至约0.09. 早三叠世华南地

区硝酸盐可利用性演化特征表明, 温度变化通过调控海洋分层状态, 上升流强度及氧化还原条件, 控制该时期硝酸盐可利用性变化.

(2) 地区对比结果显示, 早三叠世华南地区与泛大陆西北地区的硝酸盐可利用性演化存在显著差异. SSB之前, 差异主要受初始硝酸盐储库规模控制, 而初始硝酸盐储库规模受三种环境因素共同影响. 华南地区洋流类型为暖流, 与泛大洋联系较弱, 上升流间断; 而泛大陆西北地区为寒流, 与泛大洋联系紧密, 存在持续的上升流. 这些差异导致华南地区初始硝酸盐储库相对较小, 硝酸盐可利用性维持在约0.06; 而泛大陆西北地区初始硝酸盐储库规模较大, 硝酸盐可利用性由约0.48下降至约0.06. SSB之后, 差异可能源于不同地区海洋环境对降温的响应不同. 华南地区海洋分层减弱, 上升流增强, 恢复氧化状态, 硝酸盐可利用性上升至约0.2; 而泛大陆西北地区海洋强烈分层, 上升流停滞, 仍处于缺氧状态, 硝酸盐可利用性维持在较低水平(约0.06).

(3) 早三叠世低硝酸盐的环境下, 固氮原核生物主导初级生产群落, 导致海洋初级生产力较低; 同时铵盐对动物造成不利影响, 二者共同延缓了二叠纪末大灭绝后的生物复苏进程.

致谢 感谢编委和两位匿名审稿人的耐心审阅, 他们宝贵的意见和建议对提高本文质量具有重要作用. 感谢曾就读于美国弗吉尼亚理工大学的Junyao KANG博士的模型代码, 以及北京大学博士研究生肖力哲与叶泽航对本文的修改建议.

补充材料 本文的补充材料见网络版<http://earthcn.sci-china.com>. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

参考文献

- 戎嘉余, 黄冰. 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
- 童金南, 殷鸿福. 2009. 早三叠世生物与环境研究进展. 古生物学报, 48: 497–508
- 童金南, 楚道亮, 梁蕾, 舒文超, 宋海军, 宋婷, 宋虎跃, 吴玉祥. 2019. 中国三叠纪综合地层和时间框架. 中国科学: 地球科学, 49: 194–

226

王东升, 张金川, 刘飏, 郎岳, 李振, 全忠正, 牛嘉亮, 丁望. 2023. 海洋系统中氮的生物地球化学循环回顾与展望. *地球与环境*, 51: 465–481

谢树成, 焦念志, 罗根明, 李东东, 汪品先. 2022. 海洋生物碳泵的地质演化: 微生物的碳汇作用. *科学通报*, 67: 1715–1726

张华, 蔡垚峰, 角升林, 沈树忠. 2024. 二叠纪-三叠纪转折期升温事件与陆地生态系统. *第四纪研究*, 44: 1093–1107

郑伟, 和俊森, 邢智峰, 李姐, 齐永安, 万恩召, 张湘赞. 2024. 豫西地区早二叠世——早三叠世植物群演化及其古气候变化. *古地理学报*: 1–16

朱艳宸, 李丽, 王鹏, 贺娟, 贾国东. 2020. 海洋氮循环中稳定氮同位素变化与地质记录研究进展. *地球科学进展*, 35: 167–179

Abraham M A F, Naafs B D A, Lauretano V, Sgouridis F, Pancost R D. 2023. Warming drove the expansion of marine anoxia in the equatorial Atlantic during the Cenomanian leading up to Oceanic Anoxic Event 2. *Clim Past*, 19: 2569–2580

Algeo T J, Chen Z Q, Fraiser M L, Twitchett R J. 2011. Terrestrial-marine teleconnections in the collapse and rebuilding of Early Triassic marine ecosystems. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 308: 1–11

Algeo T J, Henderson C M, Tong J N, Feng Q L, Yin H F, Tyson R V. 2013. Plankton and productivity during the Permian-Triassic boundary crisis: An analysis of organic carbon fluxes. *Glob Planet Change*, 105: 52–67

Algeo T J, Meyers P A, Robinson R S, Rowe H, Jiang G Q. 2014. Icehouse-greenhouse variations in marine denitrification. *Biogeosciences*, 11: 1273–1295

Allen B J, Wignall P B, Hill D J, Saupe E E, Dunhill A M. 2020. The latitudinal diversity gradient of tetrapods across the Permo-Triassic mass extinction and recovery interval. *Proc R Soc B*, 287: 20201125

Babila T L, Penman D E, Standish C D, Doubrawa M, Bralower T J, Robinson M M, Self-Trail J M, Speijer R P, Stassen P, Foster G L, Zachos J C. 2022. Surface ocean warming and acidification driven by rapid carbon release precedes Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Sci Adv*, 8: eabg1025

Bauer K W, McKenzie N R, Cheung C T L, Gambacorta G, Bottini C, Nordsvan A R, Erba E, Crowe S A. 2024. A climate threshold for ocean deoxygenation during the Early Cretaceous. *Nature*, 633: 582–586

Beauchamp B, Baud A. 2002. Growth and demise of Permian biogenic chert along northwest Pangea: Evidence for end-Permian collapse of thermohaline circulation. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 184: 37–63

Bijma J, Pörtner H O, Yesson C, Rogers A D. 2013. Climate change and the oceans—What does the future hold? *Mar Pollut Bull*, 74: 495–

505

Blattmann F R, Schneebeili-Hermann E, Adatte T, Bucher H F R, Vêrard C, Hammer Ø, Luz Z A S, Vennemann T W. 2024. Palaeoenvironmental variability and carbon cycle perturbations during the Smithian-Spathian (Early Triassic) in Central Spitsbergen. *Lethaia*, 57: 1–14

Brayard A, Escarguel G, Bucher H, Brühwiler T. 2009. Smithian and Spathian (Early Triassic) ammonoid assemblages from terranes: Paleooceanographic and paleogeographic implications. *J Asian Earth Sci*, 36: 420–433

Breitbart D, Levin L A, Oshlies A, Grégoire M, Chavez F P, Conley D J, Garçon V, Gilbert D, Gutiérrez D, Isensee K, Jacinto G S, Limburg K E, Montes I, Naqvi S W A, Pitcher G C, Rabalais N N, Roman M R, Rose K A, Seibel B A, Telszewski M, Yasuhara M, Zhang J. 2018. Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science*, 359: eaam7240

Cai W J, Santoso A, Collins M, Dewitte B, Karamperidou C, Kug J S, Lengaigne M, McPhaden M J, Stuecker M F, Taschetto A S, Timmermann A, Wu L X, Yeh S W, Wang G J, Ng B, Jia F, Yang Y, Ying J, Zheng X T, Bayr T, Brown J R, Capotondi A, Cobb K M, Gan B, Geng T, Ham Y G, Jin F F, Jo H S, Li X C, Lin X P, McGregor S, Park J H, Stein K, Yang K, Zhang L, Zhong W X. 2021. Changing El Niño-Southern oscillation in a warming climate. *Nat Rev Earth Environ*, 2: 628–644

Chen Y L, Twitchett R J, Jiang H S, Richoz S, Lai X L, Yan C B, Sun Y D, Liu X D, Wang L N. 2013. Size variation of conodonts during the Smithian-Spathian (Early Triassic) global warming event. *Geology*, 41: 823–826

Chen Z Q, Benton M J. 2012. The timing and pattern of biotic recovery following the end-Permian mass extinction. *Nat Geosci*, 5: 375–383

Chen Z Q, Tong J N, Fraiser M L. 2011. Trace fossil evidence for restoration of marine ecosystems following the end-Permian mass extinction in the Lower Yangtze region, South China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 299: 449–474

Devol A H. 2015. Denitrification, anammox, and N₂ production in marine sediments. *Annu Rev Mar Sci*, 7: 403–423

Du Y, Song H Y, Tong J N, Algeo T J, Li Z, Song H J, Huang J D. 2021. Changes in productivity associated with algal-microbial shifts during the Early Triassic recovery of marine ecosystems. *GSA Bull*, 133: 362–378

Du Y, Song H Y, Algeo T J, Song H J, Tian L, Chu D L, Shi W, Li C, Tong J N. 2022. A massive magmatic degassing event drove the Late Smithian Thermal Maximum and Smithian-Spathian boundary mass extinction. *Glob Planet Change*, 215: 103878

Du Y, Song H Y, Grasby S E, Xing T, Song H J, Tian L, Chu D L, Wu Y Y, Dal Corso J, Algeo T J, Tong J. 2023. Recovery from

- persistent nutrient-N limitation following the Permian-Triassic mass extinction. *Earth Planet Sci Lett*, 602: 117944
- Du Y, Song H Y, Stüeken E E, Grasby S E, Song H J, Tian L, Chu D L, Dal Corso J, Li Z, Tong J N. 2024. Large nitrogen cycle perturbations during the Early Triassic hyperthermal. *Geochim Cosmochim Acta*, 382: 13–25
- Edwards T M, Puglis H J, Kent D B, Durán J L, Bradshaw L M, Farag A M. 2024. Ammonia and aquatic ecosystems—A review of global sources, biogeochemical cycling, and effects on fish. *Sci Total Environ*, 907: 167911
- Falkowski P G, Algeo T, Codispoti L, Deutsch C, Emerson S, Hales B, Huey R B, Jenkins W J, Kump L R, Levin L A, Lyons T W, Nelson N B, Schofield O S, Summons R, Talley L D, Thomas E, Whitney F, Pilcher C B. 2011. Ocean deoxygenation: Past, present, and future. *EoS Trans*, 92: 409–410
- Fang Z Y, He X Q, Zhang G J, Zhang X L, Shen Y N, Qin L P. 2021. Ocean redox changes from the latest Permian to Early Triassic recorded by chromium isotopes. *Earth Planet Sci Lett*, 570: 117050
- Galbraith E D, Sigman D M, Robinson R S, Pedersen T F, Capone D. 2008. Nitrogen in past marine environments. *Nitrogen Mar Environ*, 2: 1497–1535
- Gong Y, Li Y M, Yang P, Xiang M, Zhou Z, Zhang Z Q, Niu X, Yang X R. 2025. Enhanced continental weathering and intense upwelling drove the deposition of organic-rich shales in the Late Permian Dalong Formation, South China. *J Mar Sci Eng*, 13: 357
- Goudemand N, Romano C, Leu M, Bucher H, Trotter J A, Williams I S. 2019. Dynamic interplay between climate and marine biodiversity upheavals during the early Triassic Smithian–Spathian biotic crisis. *Earth-Sci Rev*, 195: 169–178
- Grasby S E, Beauchamp B, Embry A, Sanei H. 2013. Recurrent early triassic ocean anoxia. *Geology*, 41: 175–178
- Grasby S E, Beauchamp B, Knies J. 2016. Early Triassic productivity crises delayed recovery from world's worst mass extinction. *Geology*, 44: 779–782
- Grasby S E, Knies J, Beauchamp B, Bond D P G, Wignall P, Sun Y D. 2020. Global warming leads to Early Triassic nutrient stress across northern Pangea. *GSA Bull*, 132: 943–954
- Gruber N. 2008. The marine nitrogen cycle: Overview and challenges. In: Capone D G, Bronk D A, Mulholland M R, Carpenter E J, eds. *Nitrogen in the Marine Environment*, 2nd ed. San Diego: Academic Press. 2: 1–50
- Gruber N. 2011. Warming up, turning sour, losing breath: Ocean biogeochemistry under global change. *Phil Trans R Soc A*, 369: 1980–1996
- Higgins M B, Robinson R S, Husson J M, Carter S J, Pearson A. 2012. Dominant eukaryotic export production during ocean anoxic events reflects the importance of recycled NH_4^+ . *Proc Natl Acad Sci USA*, 109: 2269–2274
- Huang Y G, Chen Z Q, Wignall P B, Zhao L S. 2017. Latest Permian to Middle Triassic redox condition variations in ramp settings, South China: Pyrite framboid evidence. *GSA Bull*, 129: 229–243
- Hutchins D A, Capone D G. 2022. The marine nitrogen cycle: New developments and global change. *Nat Rev Microbiol*, 20: 401–414
- Joachimski M M, Müller J, Gallagher T M, Mathes G, Chu D L, Mouraviev F, Silantiev V, Sun Y D, Tong J N. 2022. Five million years of high atmospheric CO_2 in the aftermath of the Permian-Triassic mass extinction. *Geology*, 50: 650–654
- Junium C K, Dickson A J, Uveges B T. 2018. Perturbation to the nitrogen cycle during rapid Early Eocene global warming. *Nat Commun*, 9: 3186
- Kang J Y, Gill B, Reid R, Zhang F F, Xiao S. 2023. Nitrate limitation in early Neoproterozoic oceans delayed the ecological rise of eukaryotes. *Sci Adv*, 9: eade9647
- Kershaw S, Crasquin S, Li Y, Collin P Y, Forel M B, Mu X, Baud A, Wang Y, Xie S, Maurer F, Guo L. 2012. Microbialites and global environmental change across the Permian-Triassic boundary: A synthesis. *Geobiology*, 10: 25–47
- Kipp M A, Stüeken E E, Yun M, Bekker A, Buick R. 2018. Pervasive aerobic nitrogen cycling in the surface ocean across the Paleoproterozoic Era. *Earth Planet Sci Lett*, 500: 117–126
- Kump L R. 2018. Prolonged Late Permian-Early Triassic hyperthermal: Failure of climate regulation? *Phil Trans R Soc A*, 376: 20170078
- Levin L A. 2018. Manifestation, drivers, and emergence of open ocean deoxygenation. *Annu Rev Mar Sci*, 10: 229–260
- Li G C, Cheng L J, Zhu J, Trenberth K E, Mann M E, Abraham J P. 2020. Increasing ocean stratification over the past half-century. *Nat Clim Chang*, 10: 1116–1123
- Li H X, Dong H X S, Jiang H S, Wignall P B, Chen Y L, Zhang M H, Ouyang Z M, Wu X L, Wu B J, Zhang Z T, Lai X L. 2022. Integrated conodont biostratigraphy and $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ records from end Permian to Early Triassic at Yiwagou Section, Gansu Province, northwestern China and their implications. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 601: 111079
- Li Y, He Y J, Liu M, Uddin K B, Zhao Y J, Wang H J, Cui Y D, Wang H Z. 2023. Benthic macroinvertebrate assemblages in relation to high ammonia loading: A 5-year fertilization experiment in 5 subtropical ponds. *Environ Pollut*, 337: 122587
- Lyu Z Y, Zhang L, Algeo T J, Zhao L S, Chen Z Q, Li C, Ma B, Ye F H. 2019. Global-ocean circulation changes during the Smithian-Spathian transition inferred from carbon-sulfur cycle records. *Earth-Sci Rev*, 195: 114–132
- Metcalfe B, Twitchett R J, Price-Lloyd N. 2011. Changes in size and

- growth rate of ‘Lilliput’ animals in the earliest Triassic. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 308: 171–180
- Meyer K M, Yu M, Lehrmann D, van de Schootbrugge B, Payne J L. 2013. Constraints on Early Triassic carbon cycle dynamics from paired organic and inorganic carbon isotope records. *Earth Planet Sci Lett*, 361: 429–435
- Naafs B D A, Monteiro F M, Pearson A, Higgins M B, Pancost R D, Ridgwell A. 2019. Fundamentally different global marine nitrogen cycling in response to severe ocean deoxygenation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 116: 24979–24984
- Oschlies A, Brandt P, Stramma L, Schmidt S. 2018. Drivers and mechanisms of ocean deoxygenation. *Nat Geosci*, 11: 467–473
- Parvathy A J, Das B C, Jifriya M J, Varghese T, Pillai D, Rejish Kumar V J. 2023. Ammonia induced toxico-physiological responses in fish and management interventions. *Rev Aquaculture*, 15: 452–479
- Payne J L, Lehrmann D J, Wei J Y, Orchard M J, Schrag D P, Knoll A H. 2004. Large perturbations of the carbon cycle during recovery from the end-Permian extinction. *Science*, 305: 506–509
- Peng Q H, Xie S P, Wang D X, Huang R X, Chen G X, Shu Y Q, Shi J R, Liu W. 2022. Surface warming-induced global acceleration of upper ocean currents. *Sci Adv*, 8: eabj8394
- Qiu X C, Xu Y L, Chen Z Q, Benton M J, Wen W, Huang Y G, Wu S Q. 2019. The Early Triassic Jurong fish fauna, South China: Age, anatomy, taphonomy, and global correlation. *Glob Planet Change*, 180: 33–50
- Romano C, Goudemand N, Vennemann T W, Ware D, Schneebeli-Hermann E, Hochuli P A, Brühwiler T, Brinkmann W, Bucher H. 2013. Climatic and biotic upheavals following the end-Permian mass extinction. *Nat Geosci*, 6: 57–60
- Romano N, Zeng C S. 2013. Toxic effects of ammonia, nitrite, and nitrate to decapod crustaceans: A review on factors influencing their toxicity, physiological consequences, and coping mechanisms. *Rev Fisheries Sci*, 21: 1–21
- Roxy M K, Modi A, Murtugudde R, Valsala V, Panickal S, Prasanna Kumar S, Ravichandran M, Vichi M, Lévy M. 2016. A reduction in marine primary productivity driven by rapid warming over the tropical Indian Ocean. *Geophys Res Lett*, 43: 826–833
- Ruvalcaba Baroni I, Tsandev I, Slomp C P. 2014. Enhanced N_2 -fixation and NH_4^+ recycling during oceanic anoxic event 2 in the proto-North Atlantic. *Geochem Geophys Geosyst*, 15: 4064–4078
- Saito R, Kaiho K, Oba M, Takahashi S, Chen Z Q, Tong J N. 2013. A terrestrial vegetation turnover in the middle of the Early Triassic. *Glob Planet Change*, 105: 152–159
- Saito R, Kaiho K, Oba M, Tong J N, Chen Z Q, Takahashi S, Chen J, Tian L, Biswas R K. 2016. Secular changes in environmental stresses and eukaryotes during the Early Triassic to the early Middle Triassic. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 451: 35–45
- Schobben M, Joachimski M M, Korn D, Leda L, Korte C. 2014. Palaeotethys seawater temperature rise and an intensified hydrological cycle following the end-Permian mass extinction. *Gondwana Res*, 26: 675–683
- Shen J H, Pearson A, Henkes G A, Zhang Y G, Chen K F, Li D D, Wankel S D, Finney S C, Shen Y N. 2018. Improved efficiency of the biological pump as a trigger for the Late Ordovician glaciation. *Nat Geosci*, 11: 510–514
- Shen J H, Zhang Y G, Yang H, Xie S C, Pearson A. 2022. Early and late phases of the Permian-Triassic mass extinction marked by different atmospheric CO_2 regimes. *Nat Geosci*, 15: 839–844
- Shen J, Schoepfer S D, Feng Q L, Zhou L, Yu J X, Song H Y, Wei H Y, Algeo T J. 2015. Marine productivity changes during the end-Permian crisis and Early Triassic recovery. *Earth-Sci Rev*, 149: 136–162
- Shepherd J G, Brewer P G, Oschlies A, Watson A J. 2017. Ocean ventilation and deoxygenation in a warming world: Introduction and overview. *Phil Trans R Soc A*, 375: 20170240
- Sigman D M, Casciotti K. 2001. Nitrogen isotopes in the ocean. In: Steele J H, Thorpe S A, Turekian K K, eds. *Encyclopedia of Ocean Sciences*. London: Academic Press. 3: 1884–1894
- Song H J, Wignall P B, Tong J N, Song H Y, Chen J, Chu D L, Tian L, Luo M, Zong K Q, Chen Y L, Lai X L, Zhang K X, Wang H M. 2015. Integrated Sr isotope variations and global environmental changes through the Late Permian to early Late Triassic. *Earth Planet Sci Lett*, 424: 140–147
- Song H J, Song H Y, Tong J N, Gordon G W, Wignall P B, Tian L, Zheng W, Algeo T J, Liang L, Bai R Y, Wu K, Anbar A D. 2021. Conodont calcium isotopic evidence for multiple shelf acidification events during the Early Triassic. *Chem Geol*, 562: 120038
- Song H Y, Tong J N, Algeo T J, Horacek M, Qiu H, Song H J, Tian L, Chen Z Q. 2013. Large vertical $\delta^{13}C_{DIC}$ gradients in Early Triassic seas of the South China craton: Implications for oceanographic changes related to Siberian Traps volcanism. *Glob Planet Change*, 105: 7–20
- Stüeken E E, Kipp M A, Koehler M C, Buick R. 2016. The evolution of Earth’s biogeochemical nitrogen cycle. *Earth-Sci Rev*, 160: 220–239
- Stüeken E E, Pellerin A, Thomazo C, Johnson B W, Duncanson S, Schoepfer S D. 2024. Marine biogeochemical nitrogen cycling through Earth’s history. *Nat Rev Earth Environ*, 5: 732–747
- Sun Y D. 2024. Dynamics of nutrient cycles in the Permian-Triassic oceans. *Earth-Sci Rev*, 258: 104914
- Sun Y D, Joachimski M M, Wignall P B, Yan C B, Chen Y L, Jiang H S, Wang L N, Lai X L. 2012. Lethally hot temperatures during the

- Early Triassic greenhouse. *Science*, 338: 366–370
- Sun Y D, Wignall P B, Joachimski M M, Bond D P G, Grasby S E, Sun S, Yan C B, Wang L N, Chen Y L, Lai X L. 2015. High amplitude redox changes in the late Early Triassic of South China and the Smithian-Spathian extinction. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 427: 62–78
- Sun Y D, Zulla M J, Joachimski M M, Bond D P G, Wignall P B, Zhang Z T, Zhang M H. 2019. Ammonium ocean following the end-Permian mass extinction. *Earth Planet Sci Lett*, 518: 211–222
- Tian L, Tong J N, Algeo T J, Song H J, Song H Y, Chu D L, Shi L, Bottjer D J. 2014. Reconstruction of Early Triassic ocean redox conditions based on framboidal pyrite from the Nanpanjiang Basin, South China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 412: 68–79
- Trotter J A, Williams I S, Nicora A, Mazza M, Rigo M. 2015. Long-term cycles of Triassic climate change: A new $\delta^{18}\text{O}$ record from conodont apatite. *Earth Planet Sci Lett*, 415: 165–174
- Wade B S, Twitchett R J. 2009. Extinction, dwarfing and the Lilliput effect. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 284: 1–3
- Wei H Y, Shen J, Schoepfer S D, Krystyn L, Richoz S, Algeo T J. 2015. Environmental controls on marine ecosystem recovery following mass extinctions, with an example from the Early Triassic. *Earth-Sci Rev*, 149: 108–135
- Wei H Y, Tang W, Gu H, Fu X G, Zhang X. 2021. Chemostratigraphy and pyrite morphology across the Wuchiapingian-Changhsingian boundary in the Middle Yangtze Platform, South China. *Geol J*, 56: 6102–6116
- Wignall P B, Bond D P G, Sun Y D, Grasby S E, Beauchamp B, Joachimski M M, Blomeier D P G. 2016. Ultra-shallow-marine anoxia in an Early Triassic shallow-marine clastic ramp (Spitsbergen) and the suppression of benthic radiation. *Geol Mag*, 153: 316–331
- Winguth A M E, Shields C A, Winguth C. 2015. Transition into a hothouse world at the Permian-Triassic boundary—A model study. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 440: 316–327
- Woods A D. 2014. Assessing Early Triassic paleoceanographic conditions via unusual sedimentary fabrics and features. *Earth-Sci Rev*, 137: 6–18
- Wu Y Y, Pohl A, Tian L, Corso J D, Cui Y, Chu D L, Tong J N, Song H Y, Song H C, Song H J. 2024. Recurrent marine anoxia in the Paleotethys linked to constriction of seaways during the Early Triassic. *Earth Planet Sci Lett*, 643: 118882
- Xu Z, Hilton J, Yu J X, Wignall P B, Yin H F, Xue Q, Ran W J, Li H, Shen J, Meng F S. 2022. End Permian to Middle Triassic plant species richness and abundance patterns in South China: Coevolution of plants and the environment through the Permian-Triassic transition. *Earth-Sci Rev*, 232: 104136
- Ye F H, Zhao L S, Zhang L, Cui Y, Algeo T J, Chen Z Q, Lyu Z Y, Huang Y G, Bhat G M, Baud A. 2023. Calcium isotopes reveal shelf acidification on southern Neotethyan margin during the Smithian-Spathian boundary cooling event. *Glob Planet Change*, 227: 104138
- Yu Y M, Li P P, Guo R X, Zhao Y Z, Li S, Zou H Y. 2021. Upwelling-induced organic matter enrichment of the Upper Permian Dalong Formation in the Sichuan Basin, SW China and its paleoenvironmental implications. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 576: 110510
- Zhang F F, Algeo T J, Cui Y, Shen J, Song H Y, Sano H, Rowe H D, Anbar A D. 2019. Global-ocean redox variations across the Smithian-Spathian boundary linked to concurrent climatic and biotic changes. *Earth-Sci Rev*, 195: 147–168
- Zhang F F, Shen S, Cui Y, Lenton T M, Dahl T W, Zhang H, Zheng Q, Wang W, Krainer K, Anbar A D. 2020. 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 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 S H, Shen S Z, Erwin D H. 2022. Latitudinal diversity gradient dynamics during Carboniferous to Triassic icehouse and greenhouse climates. *Geology*, 50: 1166–1171
- Zhang T X, Li M R, Liu C, Wang S P, Yan Z G. 2023. A review of the toxic effects of ammonia on invertebrates in aquatic environments. *Environ Pollut*, 336: 122374
- Zhao H W, Yuan M L, Stokal M, Wu H C, Liu X H, Murk A T, Kroeze C, Osinga R. 2021. Impacts of nitrogen pollution on corals in the context of global climate change and potential strategies to conserve coral reefs. *Sci Total Environ*, 774: 145017
- Zhao H, Algeo T J, Liu Y H, Chen Z Q, Zhang L, Hu Z C, Li Z H. 2020. Lower Triassic carbonate $\delta^{238}\text{U}$ record demonstrates expanded oceanic anoxia during Smithian Thermal Maximum and improved ventilation during Smithian-Spathian boundary cooling event. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 539: 109393
- Zhu H, Zhang G J, Li M H, Cui Y W, Li D D, Sun L L, Schoepfer S D, Henderson C M, Shen Y N. 2025. $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ record from the Latest Permian to Middle Triassic in the middle paleo-latitude Western Canada Sedimentary Basin: Global correlation and environmental implications. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 662: 112741

(责任编委: 赵明宇)