

総説

堆積有機物に記録されたペルム紀/三畳紀境界の  
環境擾乱期における陸域生態系の荒廃\*

沢田 健\*\*

(2008年7月9日受付, 2008年9月20日受理)

Abstract

Organic geochemical records for devastation of terrestrial ecosystem in the environmental disturbance events of Permian-Triassic boundary (PTB) are reviewed. Paleontological and geological (sedimentological) investigations for terrestrial ecosystem and environment in PTB have provided information for collapse and devastation of ecosystem in the supercontinent (Pangea), such as dieback of woody vegetation, massive loss of rooted plant, repopulation of herbaceous lycopsid, proliferation of fungal remain, cease of peat formation, and increased mutagenesis of spore and pollen. Recent studies of biomarker and kerogen reported that remarkable abundances of aromatic furans in marine sedimentary sequence of PTB showed organic geochemical evidence of massive soil erosion due to destruction of terrestrial vegetation. Sedimentary aromatic furan is possibly derived from polysaccharide in soil, whereas aromatic furan is also known to be synthesized as secondary metabolite of extant lichen. Thus, source(s) of sedimentary aromatic furan is still controversial, and further examination is necessary.

1. はじめに

地質時代における陸域の環境変遷史や生態系の進化史は未だに不明瞭なことが多い。しかし、近年、地球史を通じて陸域生態系が幾度か地球規模の荒廃を経験したことがわかりつつある。やはり、顕生代でもっとも大規模な生物大量絶滅が起こったペルム紀/三畳紀 (P-T) 境界期 (2.51 億年前) において、陸域生態系が甚大な打撃を受けたと考えられている (Erwin, 1994; Looy et al., 2001; Vajda and McLoughlin, 2007)。また、白亜紀/古第三紀 (K-P) 境界期においても、P-T 境界期に比べると小規模で短期間ではあるが、地球規模に荒廃したようである (Vajda and McLoughlin, 2007)。しかし、その他の環境擾乱期や生物大量絶滅期で

は海洋生態系の縮小・荒廃は起こったが、陸域への影響は少なかったと見なされている (例えば、フラスニアン/ファメニアン (F-F) 境界: Streef et al., 2000, 白亜紀海洋無酸素事変: Heimhofer et al., 2004)。本稿では、P-T 境界期における地球史上最大級の陸域生態系の荒廃の復元について、最近の有機地球化学の研究に注目して紹介したい。なお、本稿は2007年有機地球化学会金沢シンポジウムの特別セッションにおいて、筆者が討論会で講演した内容をさらに詳述したものである。

2. P-T 境界期の環境擾乱

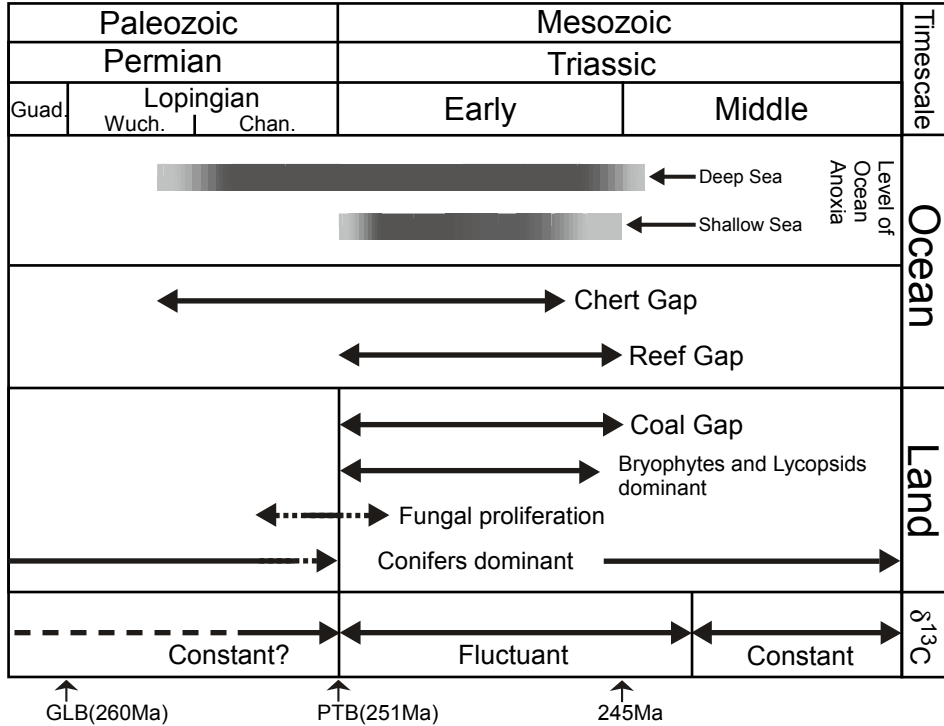
P-T 境界期の生物大量絶滅は、ペルム紀グアダールプ世 (Guadalupian) とロピンギ世 (Lopingian) の境界 (G-L 境界) 期から始まったことがわかっ

\*Devastation of terrestrial ecosystem recorded by sedimentary organic matter in the environmental disturbance events of Permian-Triassic boundary

\*\*北海道大学大学院理学研究院・自然史科学部門 〒060-0810 札幌市北区北10条西8丁目

Ken Sawada: Department of Natural History Sciences, Faculty of Science, Hokkaido University N10W8, Kita-ku, Sapporo 060-0810, Japan

mail: sawadak@ep.sci.hokudai.ac.jp, Tel: 011-706-2733, Fax: 011-746-0394



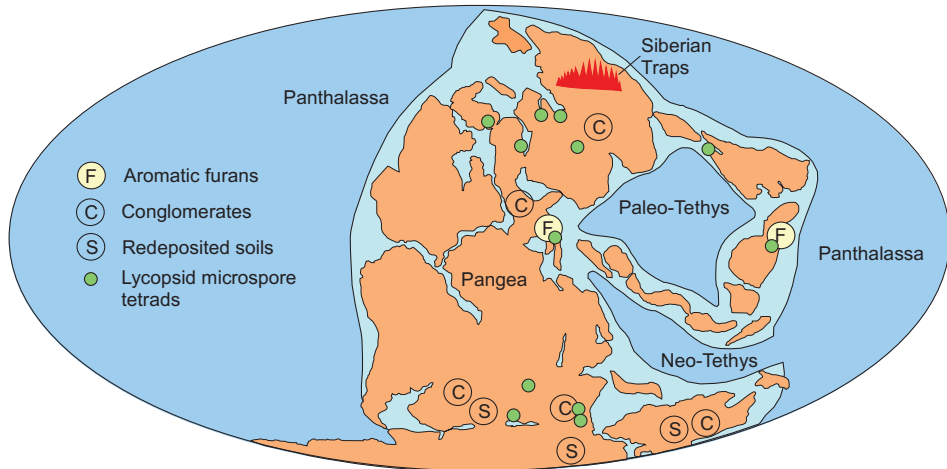
**Fig. 1.** Variations of marine environment and marine and terrestrial ecosystems from end-Permian to Early Triassic. Stages revealed from the variation of carbon isotope ratio ( $\delta^{13}\text{C}$ ) of sedimentary carbonate are also shown (Payne et al., 2004; Knoll et al., 2007). Sources of data: levels of ocean anoxia and timings of Superanoxia and Chert gap (Isozaki, 1997), timings of Reef gap and Coal gap (Knoll et al., 2007), paleo-floral data such as bryophytes, lycopsids, and conifers (Looy et al., 1999), and fungal proliferation (Visscher et al., 1996; Looy et al., 1999).

GLB: Guadalupian-Lopingian boundary, PTB: Permian-Triassic boundary, Guad.: Guadalupian, Wuch.: Wuchapingian, Chan.: Changhsingian.

ている (Stanley and Yang, 1994; Kaiho et al., 2005)。G-L 境界の絶滅期から三疊紀中期はじめまでの約 2000 万年という長期間、地球規模で環境・気候が不安定化した '暗黒時代' が続いた (Fig. 1)。つまり、P-T 境界は、一連のペルム紀後期 (ロピンギ世) ~ 三疊紀中期はじめの不安定環境の時代のなかでの、環境擾乱と生物大量絶滅の極相期である。日本とカナダにおける付加体中の深海性層状チャートの研究から、約 1500 万年にわたるチャートの無堆積期があったことが復元され、これが全海洋規模での海洋無酸素化 (Ocean Anoxia) の証拠とされている (Isozaki, 1997)。この深海チャート層の欠如はチャートギャップ (Chert Gap) とも呼ばれる (Knoll et al., 2007)。さらに、大気中の酸素濃度も P-T 境界で急激に減少したことが提唱さ

れていて (Berner, 2002)、海洋無酸素化と関連づけられるかもしれない。ただし、ペルム紀後期 ~ 三疊紀前期にわたる約 1500 万年もの長期間、海洋を無酸素状態で維持し続けるメカニズムはよくわかっていない。また、三疊紀前期において、サンゴ礁が形成されない時期が長く続くことが知られていて、サンゴ礁ギャップ (Reef Gap) と呼ばれる (Knoll et al., 2007; Fig. 1)。このことは海洋沿岸域の生態系の荒廃を示していると考えられている。

堆積物中の炭酸塩の炭素同位体比 ( $\delta^{13}\text{C}$  値) の変動記録でも、ペルム紀末期 ~ 三疊紀前期の長期間にわたって不安定な環境が継続したことが示されている (Payne et al., 2004; Fig. 1)。P-T 境界層における炭酸塩  $\delta^{13}\text{C}$  値の顕著な負のスパイクが確認されている (Bowring et al., 1998)。その後の三疊



**Fig. 2.** Global distributions of geochemical and geological evidences of catastrophic terrestrial devastation in end-Permian (Visscher et al., 2004; Sephton et al., 2005; Wang and Visscher, 2007). End-Permian paleogeography reconstruction is based on Scotese and Langford (1995) and Sephton et al.(2005).

紀前期の地層において $\delta^{13}\text{C}$ 値の正負ともに目立ったスパイクがいくつか現れ、変動し続ける。その変動要因についてはよくわかっていない。P-T境界で見られる $\delta^{13}\text{C}$ 値の負のスパイクは、海洋堆積物中のメタンハイドレートが急速に融解して大気へメタンが放出されたことを示す証拠と主張されてきた (Bernier, 2002)。しかし、 $\delta^{13}\text{C}$ の変動は三畳紀前期を通して長期間で起こっていることなので、地質学的には短時間スケールで起こるメタンの放出・蓄積サイクルでは、その変動の原因としては説明できないと最近では考えられている。最近、メタンハイドレートではなく石炭由来の熱分解メタンの放出を唱える研究者もいる (Knoll et al., 2007)。

P-T境界期には、当時の超大陸パンゲア (Pangea) において世界最大規模のシベリア洪水玄武岩 (Siberian Traps) や中国南部、インド北部の玄武岩が噴出した (Wignall, 2001 : Fig. 2)。これら洪水玄武岩による火成活動が、環境擾乱をもたらした原因・引き金のもっとも有力な候補と考えられている (Knoll et al., 2007)。洪水玄武岩に関連した火成活動の活発化は、大量の火山性ガスやエアロゾルを大気へと放出し、その影響で酸性雨、大気の高二酸化炭素条件による炭酸過剰 (hypercapnia) や急激な温暖化、またはエアロゾルの日射の遮断による急激な寒冷化を引き起こした

と考えられる。また、火山性ガスに有毒ガスが含まれているので中毒も発生する。これらが殺傷メカニズムとして働き、生物が大量絶滅したと考えられている。全海洋規模の無酸素化も、火成活動の活発化による気候・海洋条件の変化や温暖化による海水の酸素溶解度の低下の結果として起こった可能性が高い。P-T境界の極相時には海洋の無酸素水塊が有光層といった海洋表層まで達していたという (Grice et al., 2005)。P-T境界期の環境擾乱の原因・引き金や生物大量絶滅との関連についての詳細は、本特集号の海保 (2008) を参考にされたい。

### 3. P-T境界期の陸域生態系とその荒廃

#### 3.1 古生物学的証拠

P-T境界層における化石の研究によって、爬虫類と両生類の科の60%以上、昆虫種の30%以上、陸上脊椎動物の属の約70%が絶滅したとされている (海洋生物種は90%以上が失われている) (Erwin, 1994; Stanley and Yang, 1994)。陸上植物については、大量絶滅を示す直接的な証拠が得られていなかったが、ペルム紀末期～三畳紀前期に陸上植物相の目立った変化があったことが指摘されていた (Erwin, 1994)。近年の古植物学、とくに花粉・孢子化石の研究から、木本植物の森林植生が選択的に破壊され、草本質の小葉類 (ヒカゲノ

カズラ植物)の植生が木本植物に代わって陸域生態系の大部分を占めるようになったことがわかってきた (Looy et al., 1999; 2001)。ペルム紀末期までは針葉樹類が優勢な植生であったが、P-T 境界期において針葉樹類が失われ、コケ類と小葉類が優勢な植生に変わる (Looy et al., 1999; Fig. 1)。コケ類や小葉類は、森林などが破壊された後に分布域を広げるパイオニア的な役割を果たす植物といわれる。針葉樹類が優勢な植生は、三疊紀前期末くらいに復活したと考えられている (Looy et al., 1999; Fig. 1)。また、P-T 境界から三疊紀前期において、石炭が堆積しない石炭ギャップ (Coal Gap) があることが知られていて、それは前述したサンゴギャップとほとんど同じ時期にあたる (Knoll et al., 2007; Fig. 1)。石炭ギャップは泥炭が形成されなかったことを示していると考えられている (Retallack et al., 1996)。P-T 境界層の花粉学研究において、真菌の残渣物 (fungal remain) の化石が目立って観察されることも報告されている (Eshet et al., 1995; Visscher et al., 1996; Steiner et al., 2003)。これは死滅した植物体の大規模な微生物分解を反映していると解釈されている (Steiner et al., 2003)。さらに、世界各地の P-T 境界層から異常な形態をした花粉・胞子化石が見つまっている (Visscher et al., 2004; Foster and Afonin, 2005; Fig. 2)。具体的には、小葉類の四分子体の小胞子 (lycopsid microspore tetrad) の化石であり、これは突然変異種と解釈されている。花粉・胞子の突然変異は、極度の環境ストレスによって引き起こされた可能性がある。また、P-T 境界期において、オゾン層が破壊されて地表への紫外線の照射量が増加して、超大陸の広範囲の植生で突然変異が頻発したとも推察されている (Visscher et al., 2004)。この突然変異の頻発は、当時の陸域生態系の荒廃の深刻さを示す証拠であると考えられている。

### 3.2 地質学的証拠

P-T 境界期の超大陸において、侵食作用が活発化して陸上土壌の再堆積や礫岩の堆積が広く起こったことが、地質学 (堆積学) 的な研究から提示されている。Retallack (2005) では、現在の南極やオーストラリア、南アフリカに分布する P-T 境界の陸成層において、粘土岩の角礫が産出することを見出し、これが陸上土壌の侵食と再

堆積によって形成されたと報告した (Fig. 2)。また、世界各地の P-T 境界の陸成層で、網状河川システムの発達 (Newell et al., 1999; Ward et al., 2000; Michaelsen, 2002; Arche and López-Gómez, 2005) や礫の堆積 (Smith and Edwards, 1991; Retallack, 1999; Sarkar et al., 2003) の証拠が報告されている (Fig. 2)。これらの土壌の再堆積や礫岩の堆積は、超大陸における広範囲の陸上植生 (とくに、根をはる植物) の減衰・損失の結果として起こったと解釈されている。つまり、これら地質学的な記録も P-T 境界期における陸域生態系の荒廃を示している。

## 4. P-T 境界期の陸域生態系に関する有機地球化学の研究

### 4.1 ケロジェンの研究

最近になって、P-T 境界層の堆積岩中の堆積有機物 (ケロジェン) の有機地球化学研究から、古生物・地質学研究とは若干異なる、陸域生態系の大規模な荒廃の様子が提示されている。Sephton et al. (2005) は、イタリア北東部 Val Badia の P-T 境界の海成層から取り出したケロジェンの熱分解 GC/MS 分析を行ない、ジベンゾフラン (dibenzofuran) とそのアルキル置換体 (C<sub>1</sub>~C<sub>4</sub> のアルキルジベンゾフラン) が熱分解成分として P-T 境界層で目立って検出されることを発見した (Fig. 2)。彼らは、熱分解により生じるジベンゾフランは陸上植物や土壌の多糖類に由来すると解釈した。このことから、P-T 境界期に超大陸において陸上植生の被覆が極端に減り、その結果、陸上土壌の効率的な侵食が起こり大量に海洋へ流入したことを推察した。つまり、海成層中のジベンゾフランは陸上土壌の海洋への流入の証拠ということである。同様の結果は、P-T 境界の国際標準模式である中国南部、煤山 (Meishan) においても得られた (Wang and Visscher, 2007; Sawada et al., 2008; Fig. 2)。煤山でも P-T 境界期で顕著にケロジェンの熱分解成分としてジベンゾフランとそのアルキル置換体が検出された。Val Badia はペルム紀末期の古地理では古テチス海 (Paleo-Tethys) の西端にあたり、煤山は古テチス海の東端あるいは超大洋パンサラッサ (Panthalassa) に面するので (Fig. 2)、古テチス海の広範囲から超大洋の沿岸

域まで顕著な土壌流入があったことを示唆するものである。筆者らの研究 (Sawada et al., 2008) では、煤山の P-T 境界層のケロジェンを蛍光顕微鏡下で詳細に観察・記載を行ない、生物大量絶滅が起こった層準 (P-T 境界層準よりやや下位: Kaiho et al., 2006) を挟んで、木質植物由来と考えられる無蛍光不定形ケロジェン (NFA) の割合が顕著に増加することがわかった。また、生物大量絶滅の層準付近では、花粉・孢子や表皮 (クチクラ)、草本質植物の組織に由来すると考えられる蛍光不定形ケロジェン (FA) がまったく観察されず、その上位層準から FA が現れることもわかった。このことから、煤山における生物大量絶滅が起こった年代に、陸上植生、とくに木質植物からなる森林が大規模に破壊されて、それに由来する有機物が海底に堆積したことを推察した。

#### 4.2 バイオマーカーによる研究

P-T 境界層の堆積岩において多くのバイオマーカー研究が行われているが (例えば, Grice et al., 2005; Xie et al., 2005), 陸域に関する研究は最近になって 2, 3 報告されるようになった程度である。煤山やイタリアの P-T 境界層において、陸域生態系や陸上環境の研究が行われている (Watson et al., 2005; Wang and Visscher, 2007; Wang, 2007)。Wang and Visscher (2007) では、溶媒抽出 (遊離態) 成分としてもジベンゾフランとそのアルキル置換体が顕著に検出された。おそらく、ケロジェンの熱分解成分のジベンゾフランと同じ起源であろう。堆積岩の熱成熟によって、土壌を構成する糖類から生成したと考えられている。ただし、遊離態ジベンゾフランは P-T 境界層準や生物大量絶滅層準だけでなく、その上下の層準からも普通に検出される。また、陸上土壌に由来するフェノール化合物も検出している。やはり、これらの結果も陸上土壌の海洋への流出の証拠と捉えられている。Wang (2007) では、バクテリアバイオマーカーであるホパン (hopane) の化合物分布が通常ではないことに注目して、陸上土壌や泥炭に由来するホパノイドが海洋へ流入した可能性を述べている。とくにモレタン (moretane:  $17\beta$  (H),  $21\alpha$  (H) ホパン) の割合が顕著に高く、そのような傾向は酸性で貧栄養の泥炭環境や酸性湖沼で見られ

ることが知られていることから (Quirk et al., 1984; Uemura and Ishiwatari, 1995), 陸上からの供給物質の指標と推定している。このモレタンの割合 (モレタン/ホパン比) が生物大量絶滅層準をまたいで明らかに上昇することから、絶滅層準での陸上の森林や泥炭湿地の酸性化などの荒廃、その影響による土壌の海洋への流出が記録されていると考えられている。

#### 4.3 芳香族フランに関する解釈

今のところ、P-T 境界層の陸域生態系・環境に関する有機地球化学研究において、ジベンゾフランは鍵となる化合物である。これは溶媒抽出 (遊離態) 成分とケロジェンの熱分解成分ともに検出されている。また、ベンゾナフトフラン (benzonaphthofuran) やベンゾフラン (benzofuran) とそのアルキル置換体 ( $C_1$ ~ $C_4$  アルキルベンゾフラン) も同定されていて、まとめて「芳香族フラン類」が検出されているというべきであろう。P-T 境界層からのベンゾナフトフランの検出は Val Badia の溶媒抽出成分 (Sephton et al., 1999) と煤山のケロジェンの熱分解成分 (Sawada et al., 2008; Fig. 3), ベンゾフラン類の検出は煤山のケロジェンの熱分解成分 (Sawada et al., 2008) から行われている。これら芳香族フラン類の起源 (前駆物質) は前述したように陸上土壌中の多糖類、とくにセルロースであると解釈されているが (Sephton et al., 2005; Wang and Visscher, 2007), この解釈には議論が必要であると思われる。ペルム紀末に形成された土壌中の多糖類が続成変化して抵抗性をもったとはいえ、2.5 億年間も保存されてきたということは有機地球化学的には考えにくい。有機物含量の多い黒色頁岩ならば続成段階での分解を免れたということも考えられるが (ただし、多糖類のような易分解性化合物だとそれも難しいが), Val Badia, 煤山の P-T 境界層ともに熟成の進んだ石灰岩あるいは石灰質の泥岩から成り、黒色頁岩ではない。また、土壌の海洋への流出量が増加した理由で芳香族フランが増加したのならば、その増加スパイクはかなりの短期間しか続かないと考えられる。基本的には、起源となる生物の生産が増加するので、そのバイオマーカー量が増加するという考え方がわかりやすい。反対に、陸域生態

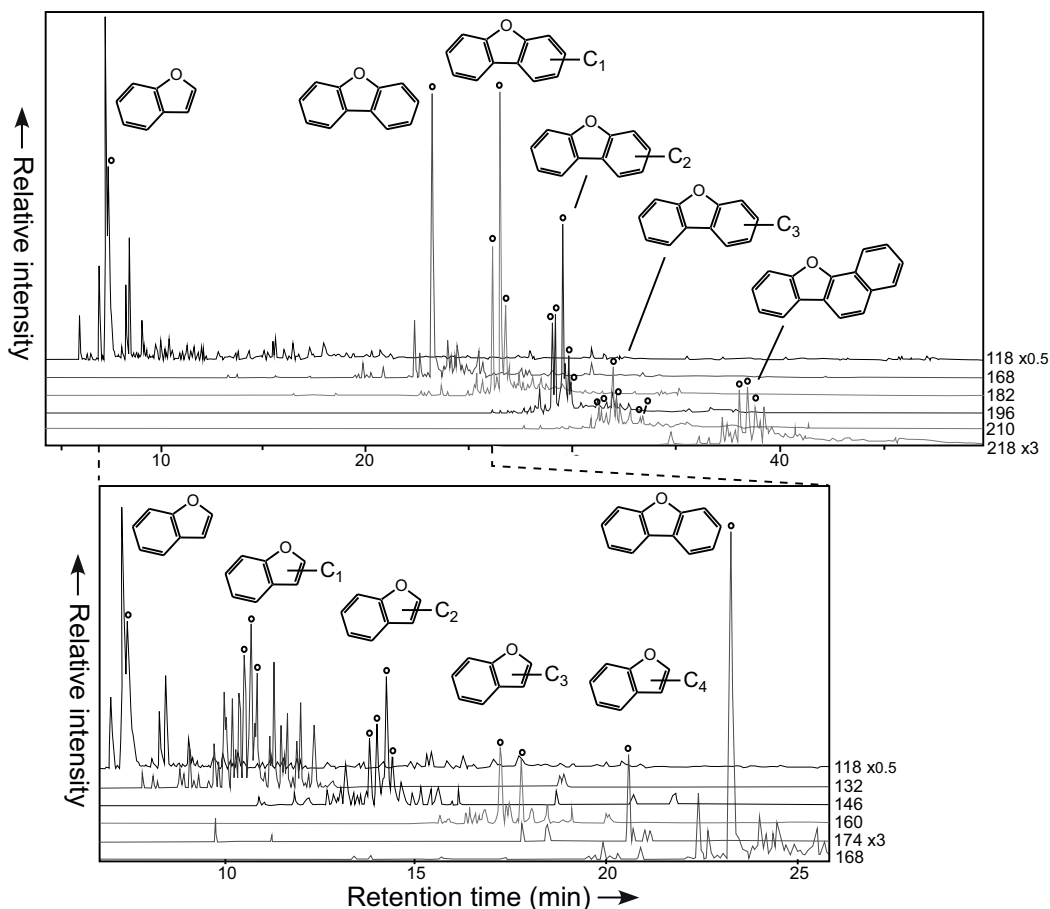


Fig. 3. Mass chromatograms of  $m/z$  118, 132, 146, 160, 168, 174, 182, 196, 210, and 218 of pyrolysates from kerogens in the end-Permian sediment sample from the Meishan section of South China (CHMIA-3.1~2 cm; Sawada et al., 2008). Open circles are aromatic furans.

系が荒廃したのならば土壌生産が低下して、むしろそれに由来するバイオマーカー量は減少すると考えられる。つまり、P-T境界層での芳香族フラン類の増加は、この時期に生産を増加させた生物種に由来すると考えた方がより信憑性が高いと思われる。また、それは続成・熟成作用に対して分解されにくい脂質、さらには芳香族フラン構造をもともともつ化合物である可能性が高い。筆者らの研究 (Sawada et al., 2008) では、芳香族フランの起源は地衣類や真菌類であると解釈している。実際に、ジベンゾフランは地衣類の代謝成分 (Radke et al., 2000; Takenaka et al., 2004) や陸上高等植物の液材に接種している真菌 (Kokubun et al., 1995) から同定されている。つまり、P-T境界期における陸域生態系において森林が破壊されて木本植物遺

体が横たわる環境が広がり、そこで植物遺体を苗床にして地衣類や菌類が繁茂した結果、それに由来する脂質である芳香族フラン類が増加したということを推察している。さらにこの解釈を支持する結果が、熟成シミュレーション実験において得られている (渡邊, 2000)。渡邊 (2000) では、セルロース、セロビオース、リグニン、ビフェノールに粘土鉱物と水を加えて封かんし、200°Cで12~24時間加熱する熟成シミュレーション実験を行った。その結果、ジベンゾフランやベンゾフランは生成したが、ジベンゾフランのアルキル置換体やベンゾナフトフランは実験に用いたすべての化合物から生成されなかった。つまり、この結果からP-T境界層で同定された芳香族フラン類の大部分は多糖類から由来しているとは考えにくいこ

とが示された。残念ながら、地衣類などが合成する芳香族フラン化合物の熱成シミュレーションのデータは得られていないが、もともと芳香族フラン構造をもつ地衣類などの生合成成分が堆積岩中の芳香族フランの起源と考える方が理にかなっていると考えられる。

芳香族フランの起源が、従来のセルロースであるか、地衣類・真菌類であるかの議論は、環境擾乱期の陸域生態系の挙動とその地球環境への影響を推察する上で重要であると考えられる。セルロース説も地衣類・真菌類説も陸生生物に起源することには変わりはないが、海洋における陸源有機物の堆積量が増加する機構の解釈に大きな違いがある。前者の説では陸上植物生産が停止した結果、死滅した植物体由来する土壌有機物の海洋への輸送効率が上がったことを芳香族フラン増加の理由にしている。後者の説では単純に陸域での地衣類・真菌類の生産が増加したことをその理由と考えている。つまり、両説の違いは、陸域生態系における生物生産の減少の結果か、その増加の結果かということである。これは長時間スケールでの陸域-海洋の物質循環的な関係を考察する上でも無視できない議論であると思われる。また、前述したように、芳香族フランがセルロース起源ならばその荒廃イベントは短期間でしかかなり得ないと考えられる。このようなイベントの時間スケールの検討は、定量性の高い地球化学的手法による高時間分解能の研究によってなし得る。現時点で地質時代オーダーの事象において本質的な時間スケールの整合性が十分に検討されていない部分があると思われる。P-T境界の環境擾乱と生物活動のような全体的には地質時代オーダーの長い期間起こった事象について、時間的な整合性、物質循環的な整合性をより正確に評価し直す必要があり、本論文で説明した芳香族フランの議論はその良い契機となり得るかもしれない。今後、さらに堆積物中の芳香族フラン類の起源に関する検討・議論は進めるべきである。

## 5. 結論

P-T境界期の陸域生態系の荒廃記録についてまとめて紹介した。古生物学や地質学の研究から、森林の破壊と草本植物の優勢な植生への変化、菌

類の繁茂、泥炭形成の停止、陸上植物の突然変異の頻発、植生の被覆の著しい減少による侵食の活発化、陸上土壌の陸上での再堆積、といった陸上環境の擾乱と陸域生態系の崩壊の様子が復元されている。これに加えて、最近になって有機地球化学研究から、陸域生態系の荒廃による陸上土壌の海洋への大量流出が起こったことが提示された。しかし、おもに陸上土壌のトレーサーとして用いられている芳香族フラン類について、その起源生物種や前駆物質に関して検討が必要であることを指摘した。

P-T境界期のような地球史上最大級の環境擾乱期において、陸上で生き延びている生物や生態系の様相・挙動を解明することは、極限環境下における生態系や生物活動についての、事例を通して情報を得ることであり、生物の環境に対する耐性の限界もしくは潜在力、また進化の促進に関わる重要な研究であると思われる。今後、さらに研究を進めていくべきである。

## 謝 辞

筆者が行っている南中国煤山のP-T境界堆積岩の研究は、東北大学理学研究科の海保邦夫教授との共同研究であり、多くのことでお世話になっています。北海道大学理学研究院の鈴木徳行教授には熱分解GC/MSの使用でお世話になっています。匿名の査読者と東北大学理学研究科の大庭雅寛博士には査読を通してご助言を頂きました。ここに謝意を表します。

## 引用文献

- Arche A. and López-Gómez J. (2005) Sudden changes in fluvial style across the Permian-Triassic boundary in the eastern Iberian Ranges, Spain: analysis of possible causes. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **229**, 104-126.
- Berner R. A. (2002) Examination of hypotheses for the Permo-Triassic boundary extinction by carbon cycle modeling. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **99**, 4172-4177.
- Bowring S. A., Erwin D. H., Jin Y. G., Martin M. W., Davidek K. and Wang W. (1998) U/Pb zircon geochronology and tempo of the end-Permian mass

- extinction. *Science* **280**, 1039- 1045.
- Erwin D. H. (1994) The Permo-Triassic extinction. *Nature* **367**, 231-236.
- Eshet Y., Rampino M. R. and Visscher H. (1995) Fungal event and palynological record of ecological crisis and recovery across the Permian-Triassic boundary. *Geology* **23**, 967-970.
- Foster C. B. and Afonin S. A. (2005) Abnormal pollen grains: an outcome of deteriorating atmospheric conditions around the Permian-Triassic boundary. *Jour. Geol. Soc.* **162**, 653-659.
- Grice K., Cao C., Love G. D., Böttcher M. E., Twitchett R. J., Grosjean E., Summons R. E., Turgeon S. C., Dunning W. and Jin Y. (2005) Photic zone euxinia during the Permian-Triassic superanoxic event, *Science* **307**, 706-709.
- Heimhofer U., Hochuli P. A., Herrle J. O., Andersen N. and Weissert H. (2004) Absence of major vegetation and palaeoatmospheric pCO<sub>2</sub> changes associated with oceanic anoxic event 1a (Early Aptian, SE France). *Earth Planet. Sci. Lett.* **223**, 303-318.
- Isozaki Y. (1997) Permo-Triassic boundary superanoxia and stratified superocean: records from lost deep sea. *Science* **276**, 235-238.
- 海保邦夫 (2008) ペルム紀末大量絶滅時の硫化水素大量放出事変. *Res. Org. Geochem.* **23/24**, 5-11.
- Kaiho K., Chen Z.-Q., Kawahata H., Kajiwara Y. and Sato H. (2006) Close-up of the end-Permian mass extinction horizon recorded in the Meishan section, South China: Sedimentary, elemental, and biotic characterization and a negative shift of sulfate sulfur isotope ratio. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **239**, 396-405.
- Kaiho K., Chen Z.-Q., Ohashi T., Arinobu T., Sawada K. and Cramer B. S. (2005) A negative carbon isotope anomaly associated with the earliest Lopingian (Late Permian) mass extinction. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **223**: 172-180.
- Knoll A. H., Bambach R. K., Payne J. L., Pruss S. and Fischer W. W. (2007) Paleophysiology and end-Permian mass extinction. *Earth Planet. Sci. Lett.* **256**, 295-313.
- Kokubun T., Harborne J. B., Eagles J. and Waterman P. G. (1995) Dibenzofuran phytoalexins from the sapwood of *Cotoneaster acutifolius* and five related species. *Phytochemistry.* **38**, 57-60.
- Looy C. V., Brugman W. A., Dilcher D. L. and Visscher H. (1999) The delayed resurgence of equatorial forests after the Permian- Triassic ecologic crisis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **96**, 13857- 13862.
- Looy C. V., Twitchett R. J., Dilcher D. L., Konijnenburg-Van Cittert J. H. A. and Visscher H. (2001) Life in the end-Permian dead zone. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **98**, 7879-7883.
- Michaelsen P. (2002) Mass extinction of peat-forming plants and the effect on fluvial styles across the Permian-Triassic boundary, northern Bowen Basin, Australia. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **179**, 173-188.
- Newell A. J., Tverdokhlebov V. P. and Benton M. J. (1999) Interplay of tectonics and climate on a transverse fluvial system, Upper Permian, Southern Uralian Foreland Basin, Russia. *Sediment. Geol.* **127**, 11-29.
- Payne J. L., Lehrmann D. J., Wei J. Y., Orchard M. J., Schrag D. P. and Knoll A. H. (2004) Large perturbations of the carbon cycle during recovery from the end-Permian extinction. *Science* **305**, 506-509.
- Quirk M. M., Wardroper A. M. K., Wheatley R. E. and Maxwell J. R. (1984) Extended hopanoids in peat environments. *Chem. Geol.* **42**, 25-43.
- Radke M., Vriend S. P. and Ramanampisoa L. R. (2000) Alkyldibenzofurans in terrestrial rocks: Influence of organic facies and maturation. *Geochim. Cosmochim. Acta.* **64**, 275-286.
- Retallack G. J. (1995) Permian-Triassic extinction on land. *Science* **267**, 77-80.
- Retallack G. J. (1999) Postapocalyptic greenhouse paleoclimate revealed by earliest Triassic paleosols in the Sydney Basin, Australia: *Geol. Soc. Amer. Bull.* **111**, 52-70.
- Retallack G. J. (2005) Earliest Triassic claystone breccias and soilerosion crisis. *Jour. Sediment. Res.* **75**, 679-695.
- Retallack G. J., Veevers J. J. and Morante R. (1996)



- Global coal gap between Permian-Triassic extinction and Middle Triassic recovery of peat forming plants. *Geol. Soc. Amer. Bull.* **108**, 195-207.
- Sarkar A., Yoshioka H., Ebihara M. and Naraoka H. (2003) Geochemical and organic carbon isotope studies across the continental Permo-Triassic boundary of Raniganj Basin, eastern India. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **191**, 1-14.
- Sawada K., Kaiho K. and Okano K. Palaeoecological changes revealed from kerogen morphology and geochemistry at the end-Permian in the Meishan section of South China. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* submitted.
- Scotese C. R. and Langford R. P. (1995) Pangea and the paleogeography of the Permian, in Scholle, P.A., et al., eds., *The Permian of Northern Pangea, Volume 1*: Berlin, Springer-Verlag, pp. 3-19.
- Sephton M. A., Looy C. V., Brinkhuis H., Wignall P. B., de Leeuw J. W. and Visscher H. (2005) Catastrophic soil erosion during the end-Permian biotic crisis. *Geology* **33**, 941-944.
- Sephton M. A., Looy C. V., Veefkind R. J., Visscher H., Brinkhuis H. and de Leeuw J. W. (1999) Cyclic diaryl ethers in a Late Permian sediment. *Org. Geochem.* **30**, 267-273.
- Smith S.A., and Edwards R.A. (1991) Regional sedimentological variations in Lower Triassic fluvial conglomerates (Budleigh Salterton Pebble Beds), southwest England- Some implications for paleogeography and basin evolution. *Geol. Jour.* **26**, 65-83.
- Stanley S. M. and Yang X. N. (1994) A double mass extinction at the end of the Paleozoic Era. *Science* **266**, 1340-1344.
- Steiner M. B., Eshet Y., Rampino M. R. and Schwindt D. M. (2003) Fungal abundance spike and the Permian-Triassic boundary in the Karoo Supergroup (South Africa). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **194**, 405-414.
- Streel M., Caputo M. V., Loboziak S. and Melo J. H. G. (2000) Late Frasnian- Famennian climates based on palynomorph analyses and the question of the Late Devonian glaciations. *Earth- Science Reviews* **52**, 121-173.
- Takenaka Y., Tanahashi T., Nagakura N. Itoh A. and Hamada N. (2004) Three isocoumarins and a benzofuran from the cultured lichen mycobionts of *Pyrenula* sp. *Phytochemistry*. **65**, 3119-3123.
- Uemura H. and Ishiwatari R. (1995) Identification of unusual 17 $\beta$ (H)-moret-22(29)-ene in lake sediments. *Org. Geochem.* **34**, 1353-1371.
- Vajda V. and McLoughlin S. (2007) Extinction and recovery patterns of the vegetation across the Cretaceous-Palaeogene boundary- a tool for unraveling the causes of the end-Permian mass-extinction. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **144**, 99-112.
- Visscher H., Looy C. V., Collinson M. E., Brinkhuis H., Van Konijnenburg-Van Cittert J. H. A., Kürschner W. M. and Sephton, M. A. (2004) Environmental mutagenesis during the end-Permian ecological crisis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **101**, 12952-12956.
- Visscher H., Brinkhuis H., Dilcher D. L., Elsik W. C., Eshet Y., Looy C. V., Rampino M. R. and Traverse A. (1996) The terminal Paleozoic fungal event: evidence of terrestrial ecosystem destabilization and collapse. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **93**, 2155-2158.
- Wang C. J. (2007) Anomalous hopane distributions at the Permian-Triassic boundary, Meishan, China- Evidence for the end-Permian marine ecosystem collapse. *Org. Geochem.* **38**, 52-66.
- Wang C. J. and Visscher H. (2007) Abundance anomalies of aromatic biomarkers in the Permian-Triassic boundary section at Meishan, China- Evidence of end-Permian terrestrial ecosystem collapse. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **252**, 291-303.
- Ward P. D., Montgomery D. R. and Smith R. (2000) Altered river morphology in South Africa related to the Permian-Triassic extinction. *Science* **289**, 1740-1743.
- 渡邊武俊 (2000) 堆積岩中の抽出性フラン類とその起源について. 筑波大学大学院化学研究科博士課程修士論文.
- Watson J. S., Sephton M. A., Looy C. V. and Gilmour I. (2005) Oxygen-containing aromatic compounds in

- a Late Permian sediment. *Org. Geochem.* **36**, 371-384.
- Wignall P. B. (2001) Large igneous provinces and mass extinctions. *Earth- Sci. Rev.* **53**, 1-33.
- Xie S. C., Pancost, R. D., Yin, H. F., Wang, H. M. and Evershed R. P. (2005) Two episodes of microbial change coupled with Permo/Triassic faunal mass extinction. *Nature* **434**, 494-497.