

白亜紀/古第三紀境界における炭素循環擾乱イベント*

山本 真也**・長谷川 卓***

(2008年7月9日受付, 2008年9月30日受理)

Abstract

Mass extinction event at the Cretaceous-Paleogene (K-P) boundary (65.5 Ma) is characterized by the simultaneous disruption in global carbon cycling. Multiple stable carbon isotope profiles in both marine and terrestrial sedimentary sequences have revealed detailed recovery patterns from the perturbations of marine and ocean surface-atmosphere carbon reservoirs. Recent studies suggest a close linkage between carbon cycle recovery and ecosystem diversification in the ocean; but the roles of the exogenic carbon cycle on the terrestrial environment and ecosystem still remain unclear. The leaf wax *n*-alkanes in the K-P boundary sequence exhibit variations in their molecular distribution and/or isotopic composition associated with the climatic changes, and thus, are a useful proxy for accessing paleo-terrestrial environment and also a key of revealing its relation to the carbon cycle perturbation at that time.

1. はじめに

6550 万年前の白亜紀/古第三紀 (K-P) 境界は、大量絶滅イベントで特徴づけられ、それは顕生累代における 5 回の大量絶滅イベントのひとつに挙げられる (Sepkoski, 1996)。同境界における海生動物の絶滅率は、属レベルで全体の約 50% に達し (Sepkoski, 1996)、石灰質プランクトン (浮遊性有孔虫や石灰質ナノ化石) などそのほとんどが絶滅したグループもあった (Luterbacher and Premoli Silva, 1964; Gardin, 2002)。また陸上でも、陸上植物化石の最大 57% の種が絶滅している (Wilf and Johnson, 2004)。Alvarez et al. (1980) により、こ

の大量絶滅が、直径 10 km に達する天体衝突に起因するとの仮説が提唱されて以来、世界各地の同境界層から、天体衝突を示す数々の証拠が報告され、さらにメキシコ・ユカタン半島における K-P 境界の年代を示す衝突クレーターの見出しにより (Hildebrand et al., 1991)、この仮説は広く支持を得ることとなる。

K-P 境界における天体衝突の影響は、生態系のみならず、全球的な炭素循環にも及んだ。海洋や陸上で堆積した炭酸塩や有機炭素の安定炭素同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$) は、同境界で、いずれも顕著な負方向へのシフトを示しており、大量絶滅による海洋表層生産性の低下や森林火災がその要因として考

*Disruption in global carbon cycle across the Cretaceous-Paleogene boundary

**金沢大学大学院自然科学研究科, 〒920-1192 金沢市角間町

現所属: 北海道大学低温科学研究所, 〒060-0819 札幌市北区北 19 条西 8 丁目

e-mail: s.yamamoto@pop.lowtem.hokudai.ac.jp, Tel: 011-706-5503, Fax: 011-706-7142

Shinya Yamamoto: Graduate School of Natural Science and Technology, Kanazawa University, Kakuma-machi, Kanazawa 920-1192, Japan

Present address: Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, N19W8, Kita-ku, Sapporo 060-0819, Japan

***金沢大学大学院自然科学研究科, 〒920-1192 金沢市角間町

Takashi Hasegawa: Graduate School of Natural Science and Technology, Kanazawa University, Kakuma-machi, Kanazawa 920-1192, Japan

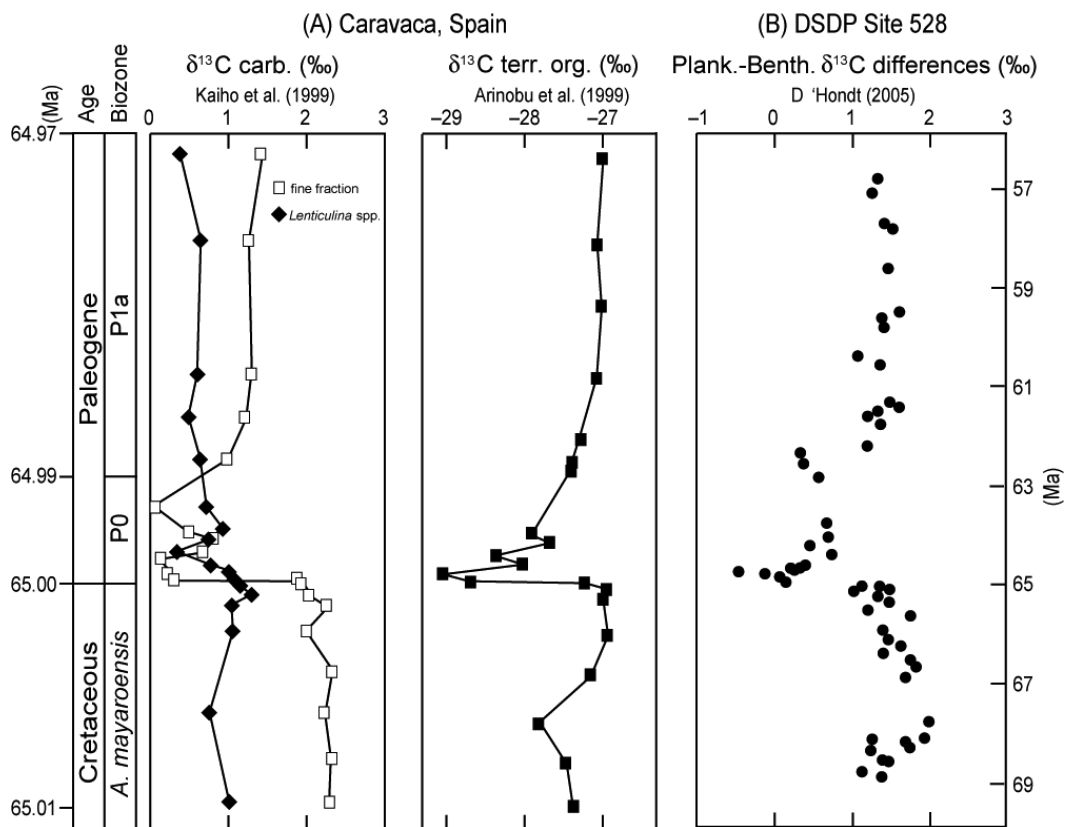


Fig. 1. (A) Carbon isotope profiles across the Cretaceous-Paleogene boundary at Caravaca, Spain (Kaiho et al., 1999; Arinobu et al., 1999). Solid squares represent data from terrestrial-derived C_{29} n -alkane, and open and dotted squares are data for fine fraction ($< 10 \mu m$) carbonate and benthic foraminifera, respectively. (B) Carbon isotope differences between fine carbonate and benthic foraminifera at South Atlantic DSDP Site 528 (D'Hondt, 2005).

えられてきた (Hsü et al., 1982; Ivany and Salawitch, 1993)。また、D'Hondtらは、海洋底層コア試料における詳細な $\delta^{13}C$ 解析を行い、海洋における炭素循環擾乱がK-P境界後、数百万年間続いていたことを明らかにした (D'Hondt et al., 1998など)。更に、有機地球化学における分析手法の発達により、高等植物起源有機分子に記録された $\delta^{13}C$ の変動パターンが明らかにされると (Arinobu et al., 1999)、大気-海洋表層炭素リザーバーでの $\delta^{13}C$ 変動の理解が進み、K-P境界における炭素循環擾乱の規模や持続期間に関する議論が可能となる。本稿では、まずK-P境界における炭素循環に関する研究の概要について整理し、次に同時代の炭素循環擾乱と海洋及び陸上の生態系との関係について、最近の研究の進展を紹介する。

2. 白亜紀/古第三紀 (K-P) 境界における炭素循環擾乱

白亜紀/古第三紀 (K-P) 境界では、炭酸塩や陸上高等植物など異なるリザーバーに記録された炭素同位体比 ($\delta^{13}C$) が共に、 -1.5‰ から -2.0‰ の負のエクスカージョンを示すことから、大気-海洋表層の炭素循環擾乱が引き起されたと考えられている (例えば、Hsü et al., 1982; Keller and Lindinger, 1989; Kaiho et al., 1999; Arinobu et al., 1999; Arens and Jahren, 2000など) (Fig. 1)。Hsü et al. (1982)は、この $\delta^{13}C$ の負のエクスカージョンが、K-P境界における大量絶滅、特にその海洋表層生産者の絶滅によって、海洋底層への有機物フラックスが減少し、当時海洋底層に蓄積されてい

た軽い二酸化炭素が大気へ放出されることで引き起されたものと考えた。この K-P 境界における海洋表層生産性低下と海洋底層への有機物フラックスの減少は、同境界で、海洋底への炭酸カルシウムのフラックスが減少すること (Zachos and Aurther, 1986)、海洋表層-底層間の $\delta^{13}\text{C}$ 勾配が縮小すること (Stott and Kennett, 1989; Zachos et al., 1989; D'Hondt et al., 1998; Kaiho et al., 1999) からも示唆されている。

一方, Ivany and Salawitch (1993) は, K-P 境界における $\delta^{13}\text{C}$ の負のエクスカージョンに, 陸上バイオマスの燃焼が寄与していた可能性を指摘した。その後, 有機地球化学における分析手法の発達により, 分子レベルでの $\delta^{13}\text{C}$ 分析が可能になると, 高等植物起源有機分子に記録された $\delta^{13}\text{C}$ の変動パターンから, 大気-海洋表層炭素リザーバーでの $\delta^{13}\text{C}$ 変動の理解が進み, K-P 境界における炭素循環擾乱の規模や持続期間に関する議論が可能となった。世界各地の K-P 境界層では燃焼起源多環芳香族炭化水素 (PAHs) が濃集していることが知られている (Venkatesan and Dahl, 1989) が, Arinobu et al. (1999) は, スペイン Caravaca の K-P 境界粘土層基底部で, これら PAHs の異常濃集に加え, 高等植物起源と考えられる長鎖ノルマルアルカンの $\delta^{13}\text{C}$ が境界前の値に比べ 1.4‰ 負にシフトすることを見だし, これが森林火災によって大気に放出された同位体的に軽い二酸化炭素が植物に固定されたためと考えた。そして, $\delta^{13}\text{C}$ の変動規模から白亜紀末の最大 24% の陸上バイオマスが焼失したと推定した。

しかしながら, 炭素循環擾乱を引き起した要因と考えられてきた生態系の崩壊は一時的なものであった可能性が高い。例えば, K-P 境界で浮遊性有孔虫のほとんどが絶滅するものの (Kaiho and Lamolda, 1999), 海洋底層への微小な浮遊性有孔虫 (38-106 μm) フラックスは, 境界直後にむしろ増加する傾向にあり, 海洋表層の生物生産性が K-P 境界後数千年内に回復していたことが示唆される (D'Hondt, 2005)。また, ニュージーランドの珪質微化石の記録は, 同地域の生産性が K-P 境界直後に増加したことを示している (Hollis et al., 2003)。一方, Beerling et al. (2001) は, 北アメリカ Raton Basin の K-P 境界層において有機炭素 $\delta^{13}\text{C}$ 変

動と花粉化石記録を比較し, K-P 境界で著しく減少する被子植物花粉の割合が, $\delta^{13}\text{C}$ の負シフトからの回復に先駆けて増加していることから, 陸上生態系の再構築が炭素循環擾乱の回復に先駆けて起こっていたことを明らかにした。また, Lomax et al. (2001) は, K-P 境界で森林火災によって失われた陸上生産性が, 境界後数十年程度で回復することを示すモデルシミュレーション結果を報告している。こうした陸・海における生産性の短期間での回復は, 地球表層の炭素循環の再開と, その擾乱からの回復を可能にしたであろう。スペイン Caravaca の K-P 境界層からは, 有機炭素同位体比が, K-P 境界における負シフトからわずか数千年で回復し始めること, 海洋表層-底層の $\delta^{13}\text{C}$ 勾配が, 境界後 13 kyr 程度で再構築され始めることが報告されている (Arinobu et al. 1999; Kaiho et al., 1999)。それにも関わらず, 遠洋性堆積物中の海洋表層炭酸塩や陸上高等植物の $\delta^{13}\text{C}$ 記録が示す大気二酸化炭素の $\delta^{13}\text{C}$ 値の回復期間は, K-P 境界後十~数十万年であり (D'Hondt et al., 1998; Arens and Jahren, 2000; D'Hondt, 2005; Therrien et al., 2007), これは, 生態系の再構築に要する時間より明らかに長期に及んでいる。そのため, K-P 境界の負のエクスカージョンを引き起した ^{12}C のソースが, 生態系以外にもあったのかもしれない。例えば, Max et al. (1999) は, K-P 境界の天体衝突に伴い海洋底からメタンハイドレートが一時的に噴出した可能性を指摘している。また最近では, Harvey et al. (2008) が, 世界各地の K-P 境界粘土層中の煤を詳細に解析し, 天体衝突によって衝突地点近傍の地殻中に保存されていた化石燃料が燃焼したとの仮説を提唱している。

一方, K-P 境界で減少した海洋表層-底層の $\delta^{13}\text{C}$ 勾配もまた, K-P 境界後の生産性の回復と地球表層の炭素循環の再開に伴い, 再構築され始めるが (D'Hondt et al., 1998; Kaiho et al., 1999), 遠洋性堆積物中の石灰質ナノプランクトン・浮遊性有孔虫と底生有孔虫にそれぞれ記録された海洋表層と底層の $\delta^{13}\text{C}$ 記録は, これらが, 白亜紀末と同程度に回復するまでに, 境界後数百万年を要したことを示している (D'Hondt et al., 1998) (Fig. 1)。これは, K-P 境界の大量絶滅に伴う全球的な炭素循環擾乱からの回復過程において, 地球表層と表層

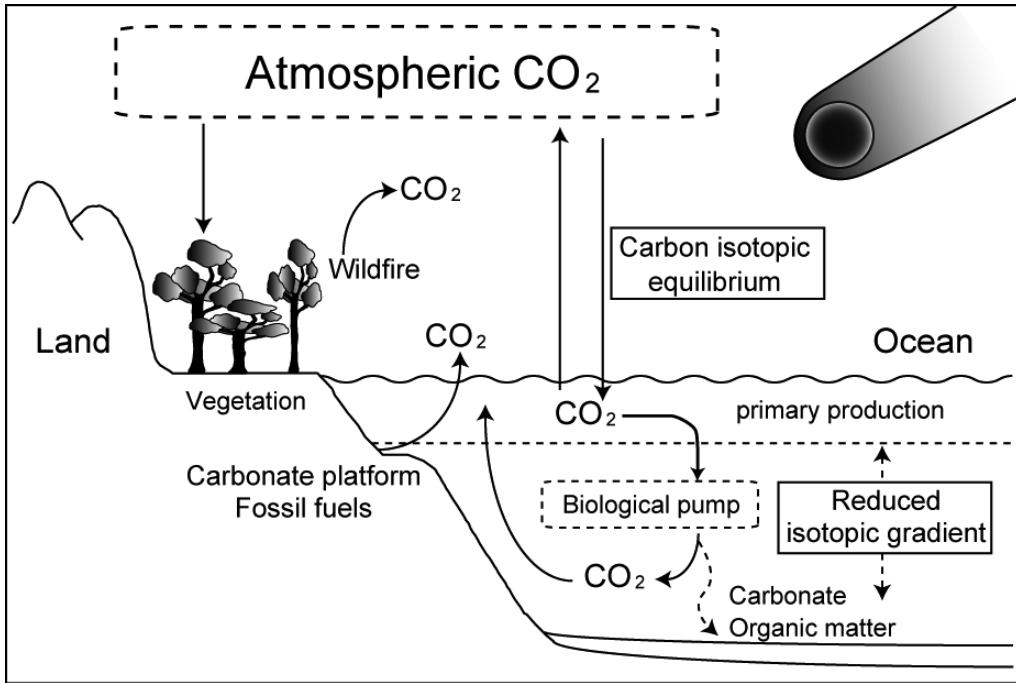


Fig. 2. Schematic diagram of global carbon cycle across the Cretaceous-Paleogene boundary. Note that the carbon isotope gradient between surface- and deep-ocean did not fully recover for a few million years despite the earth's surface carbon cycles quickly recovered following the K-P mass extinction.

水以深の海域との間では、炭素の挙動が現在の地球とは大きく異なっていたことを示唆している。D'Hondt et al. (1998) は、その要因として大量絶滅に伴う生態系の変化(大型捕食者の欠如)や植物プランクトンの小型化による海洋底への有機物フラックスの減少を挙げている。

3. K-P 境界の炭素循環擾乱と海洋及び陸域生態系との関係

近年の海洋底掘削コアを用いた研究により、海洋の炭素循環の回復が海洋生態系の回復と密接な関係にあったことが明らかになりつつある。Coxall et al. (2006) は、太平洋と大西洋で採取された海洋底掘削試料(DSDP サイト 577 及び同サイト 528)を用いて、K-P 境界後の海洋表層-底層の $\delta^{13}\text{C}$ 勾配と浮遊性有孔虫群集の変化を比較した。そして、海洋の $\delta^{13}\text{C}$ 勾配の回復直後に浮遊性有孔虫の多様化が極大を迎えることを明らかにし、海洋の炭素循環の回復に付随して浮遊性有孔虫が多様化したものと考えた。

前述したように、K-P イベント直後には、大量

絶滅による炭素循環擾乱や炭酸塩プラットホームへの天体衝突に伴う大気中への二酸化炭素の放出により、地球規模の温暖化が進行したと考えられている(Hsü et al., 1982, Zachos et al., 1989; Kaiho et al., 1999 など)。陸上植物化石や粘土鉱物組成の記録は、K-P 境界後の陸域において、降水量の増加を示しているが(Wolfe and Upchurch, 1987; Wolfe, 1990; Kaiho et al., 1999), こうした証拠は一部地域で見つかっているに過ぎない。

Table 1 に示したのは、花粉・植物化石記録に基づき明らかにされた世界各地のK-P境界における陸上植生変化である。北アメリカや東アジア、ニュージーランドなどでは、K-P境界の大量絶滅後、陸上植生は、シダ植物の優勢期と被子植物・裸子植物の再入植を経て、再び多様化していくが(Saito et al., 1986; Wolfe and Upchurch, 1987; Vajda and McLoughlin, 2007), カナダや北アフリカなど、境界前後で顕著な変化が見られない地域も存在する(Lerbekmo et al., 1987; Méon, 1990; Table 1)。しかし、こうした陸上植物が大量絶滅から回復する時間スケールやその地域間での同時性などは未だ

Table 1. Summary of vegetation change across the Cretaceous-Paleogene boundary.

	North America	Canada	Europe	North Africa	East Asia	New Zealand	Australia
Early Paleogene	Angiosperm recovery	Gymnosperm dominated assemblage			Pine-dominated gymnosperm pollen assemblage	Recovery of gymnosperm- and angiosperm-dominated assemblages	Dominance of the podocarpaceous conifer
	Angiosperm recolonization						
K/P boundary transition	Fern spore spike	Low-diversity angiosperm pollen assemblage	Bryophyte spike	Angiosperm pollen assemblage	Dominance of fern spores	Fungal proliferation/Fern spore spike	
Extinction rate	15%-57%		15%	16%		15%	16%
Late Cretaceous	High-diversity flora contains palms and diverse dicots	Diverse angiosperm-dominated flora		Angiosperm pollen assemblage	Fern-angiosperm-rich floras	Gymnosperm pollen and fern spores dominated assemblage	Rainforests dominated by gymnosperms and angiosperms
References	Wolfe and Upchurch, 1987; Wilf and Johnson, 2004	Lerbekmo et al., 1987	Knobloch et al., 1993; Brinkhuis and Schiøler, 1996	Méon, 1990; Jacob, 2004	Saito et al., 1986	Vajda et al. 2001, Vajda and Raine, 2003, Vajda and McLoughlin, 2004	Dettmann, 1994; Macphail, 1994

理解が進んでいない問題である。このように K-P 境界後の陸域環境や陸上植生変化の地球規模での理解が進んでいない要因として、1) 花粉化石は再堆積の影響を受けやすく、陸域の情報を正確に反映していない可能性があること、2) 植物化石記録には、それらを含む陸成層の分布の地理的偏りや、化石の産出状況による制約があること、3) 陸水下の堆積物には、海成層に匹敵する対比精度の高い示準化石が存在しないなどの問題が挙げられる。したがって、十万年以下の対比精度を持つ海成層で、数千年程度の解像度で陸域情報を抽出することができれば、炭素循環擾乱による陸域環境変化や陸域生態系の回復過程を地球規模で明らかにすることに大いに貢献すると期待される。その手法については、次節で解説を行う。

4. K-P 境界における有機地球化学

世界各地の K-P 境界粘土層に濃集する燃焼起源有機分子の発見 (Venkatesan and Dahl, 1989 など)、天体衝突による大規模森林火災の発生を裏付ける証拠として挙げられ、有機地球化学が K-P 境界の研究に大きく貢献した点でもある。一方で、境界後の環境変動に関する有機地球化学的研究はほとんどなされてこなかった。これは、K-P 境界前後の海成堆積物が、一部の境界層を除いて、有機物に乏しい (Meyers and Simoneit, 1990) ためであろう。しかし一部の K-P

境界層からは、有機物含有量が極めて低いにも関わらず、高等植物ワックスに由来すると考えられる長鎖ノルマルアルカンなどの有機化合物 (Eglinton and Hamilton, 1967) が見つかっている (例えば、DSDP site 605 (New Jersey continental margin) (Simoneit and Beller, 1985); 北海道 (Mita and Shimoyama, 1999); スペイン Caravaca (Arinobu et al., 1999, 2005) など)。筆者らは、この高等植物ワックス化合物こそ K-P 境界での陸域生態系や陸域環境を詳細に明らかにする上での鍵となると考えている。Poynter et al. (1989) は、大西洋の海底堆積物中の長鎖ノルマルアルカンの平均鎖長 (ACL) の変動を過去 18 万年にわたって調べ、それらの変動が浮遊性有孔虫の酸素同位体比などの変動とよく一致することから、ACL が高等植物ワックス化合物の起源域における温度や乾湿の指標となりうる可能性を初めて示した。また、大西洋上のエアロゾルや表層堆積物中からは、その起源域であるアフリカ大陸の乾湿状態を示す C4/C3 植物比と調和的な長鎖ノルマルアルカンの ACL の緯度変化が報告されている (Schefuß et al., 2003; Rommerskirchen et al., 2003)。近年では、Sachse et al. (2006) が、ACL と水素同位体比が相関関係にあることを報告しており、これは、植物ワックスを構成するノルマルアルカンの炭素数が、葉からの蒸散を最小限にするため、生育環境の温度や湿潤乾燥状態の変化に応じて、それぞれの種で異

なっていることを示唆している。一方、同一時期に同一地域から採取した葉ワックスであっても、種の違いによってそのワックスの長さや $\delta^{13}\text{C}$ 値が異なるとの報告もある(Chikaraishi and Naraoka, 2003)。

著者の一人である山本は、海成堆積物中の高等植物ワックス化合物の分布と $\delta^{13}\text{C}$ 値の詳細な変化を明らかにすれば、植物の生育した当時の環境や植生についての情報が得られる可能性が高いと考え、キューバ中部に位置するロマカピロのK-P境界層(Alegret et al., 2005)を対象に、高等植物ワックスに由来すると考えられる炭素数27から33の長鎖ノルマルアルカンの分布とそれらの $\delta^{13}\text{C}$ 値の層序学的解析を進めている。このロマカピロの堆積物には、他地域のK-P境界層と同様に有機物がほとんど含まれていない(0.01~0.05%)が、高等植物に由来すると考えられる長鎖ノルマルアルカンが分析可能量含まれている。また、高等植物ワックス化合物は、主に大気循環によって陸から海洋へと運搬され、示準化石による詳細な年代決定が可能な海成層から豊富に検出されるため、従来陸成層では困難であった、地域間比較をより容易かつ正確に行うことが可能である。このため、海成層中の高等植物ワックス化合物を用いることで、従来の陸成層における対比に係る問題を解決することができ、将来的に、K-P境界における陸域環境について、地球規模での理解を深めるための一助となることが期待されるのである。

謝 辞

海保邦夫教授(東北大)と匿名査読者には、本稿の査読を通して、貴重なご助言を頂いた。記して感謝の意を表す。本稿にある著者らの研究は、東京大学の松井孝典教授らとの共同研究の一部であり、現地調査には、松井教授以下5名(多田隆治教授(東京大学)、後藤和久博士(東北大)、佐久間広展氏(東京大学)、山本信治氏、そして著者の一人である山本)が参加した。なお本研究には、日本学術振興会科学研究費補助金基盤研究(B)17403005(代表者:松井孝典)を使用した。

引用文献

Alegret L., Arenillas I., Arz J. A., Díaz C., Grajalés-

- Nishimura J. M., Meléndez A., Molina E., Rojas R. and Soria A. R. (2005) Cretaceous-Paleogene boundary deposits at Loma Capiro, central Cuba: evidence for the Chicxulub impact. *Geology* **33**, 721-724, doi: 10.1130/G21573.1.
- Alvarez L. W., Alvarez W., Asaro F. and Michel H. V. (1980) Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science* **208**, 1095-1108.
- Arens N. C. and Jahren A. H. (2000) Carbon isotope excursion in atmospheric CO_2 at the Cretaceous-Tertiary boundary: evidence from terrestrial sediments. *Palaios* **15**, 314-322.
- Arinobu T., Ishiwatari R., Kaiho K. and Lamolda M. A. (1999) Spike of pyrosynthetic polycyclic aromatic hydrocarbons associated with an abrupt decrease in $\delta^{13}\text{C}$ of a terrestrial biomarker at the Cretaceous-Tertiary boundary at Caravaca, Spain. *Geology* **27**, 723-726.
- Arinobu T., Ishiwatari R., Kaiho K., Lamolda M. A. and Seno H. (2005) Abrupt and massive influx of terrestrial biomarkers into the marine environment at the Cretaceous-Tertiary boundary, Caravaca, Spain. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **224**, 108-116.
- Beerling D. J., Lomax B. H., Upchurch G. R. Jr., Nichols D. J., Pillmore C. L., Handley L. L. and Scrimgeour C. M. (2001) Evidence for the recovery of terrestrial ecosystems ahead of marine primary production following a biotic crisis at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Jour. Geol. Soc. London* **158**, 737-740.
- Brinkhus H. and Schiøler P. (1996) Palynology of the Geulhemmerberg Cretaceous/Tertiary boundary section (Limburg, SE Netherlands). *Geologie en Mijnbouw* **75**, 193-213.
- Chikaraishi Y. and Naraoka H. (2003) Compound-specific δD - $\delta^{13}\text{C}$ analyses of *n*-alkanes extracted from terrestrial and aquatic plants. *Phytochemistry* **63**, 361-371, doi:10.1016/s0031-9422(02)00749-5.
- Coxall H. K., D'Hondt S. and Zachos J. C. (2006) Pelagic evolution and environmental recovery after the Cretaceous-Paleogene mass extinction. *Geology* **34**, 297-300, doi:10.1130/G21702.1.
- Dettmann M. E. (1994) Cretaceous vegetation: the

- microfossil record. Chapter 8. In Hill R. S., ed., *History of Australian vegetation*, Cambridge University Press, Cambridge, 143-170.
- D'Hondt S. (2005) Consequences of the Cretaceous /Paleogene mass extinction for marine ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **36**, 295-317.
- D'Hondt S., Donaphay P., Zachos J. C., Luttenberg D. and Lindinger M. (1998) Organic carbon fluxes and ecological recovery from the Cretaceous-Tertiary mass extinction. *Science* **282**, 276-279.
- Eglinton G. and Hamilton R. J. (1967) Leaf epicuticular waxes. *Science* **156**, 1322-1335.
- Gardin S. (2002) Late Maastrichtian to early Danian calcareous nannofossils at Elles (Northwest Tunisia). A tale of one million years across the K-T boundary. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **178**, 211-231.
- Harvey M. C., Brassell S. C., Belcher C. M. and Montanari A. (2008) Combustion of fossil organic matter at the Cretaceous-Paleogene (K-P) boundary. *Geology* **36**, 355-358, doi: 10.1130/G24646A.1.
- Hildebrand A. R., Penfield G. T., Kring D. A., Pilkington M., Antonio C. Z., Jacobsen S. B. and Boynton W. V. (1991) Chicxulub crater: a possible Cretaceous/Tertiary boundary impact on the Yucatán Peninsula, Mexico. *Geology* **19**, 867-871.
- Hollis C. J., Rodgers K. A., Strong C. P., Field B. D. and Rodgers K. M. (2003) Paleoenvironmental changes across the Cretaceous/Tertiary boundary in the northern Clarence valley, southeastern Marlborough, New Zealand. *N. Z. Jour. Geol. Geophys.* **46**, 209-234.
- Hsü K. J., He Q., McKenzie A., Weissert H., Perch-Nielsen K., et al., (1982) Mass mortality and its environmental and evolutionary consequences. *Science* **216**, 249-256
- Ivany L. C. and Salawitch R. J. (1993) Carbon isotopic evidence for biomass burning at the K-T boundary. *Geology* **21**, 487-490.
- Jacobs B. F. (2004) Palaeobotanical studies from tropical Africa: relevance to the evolution of forest, woodland and savannah biomes. *Phil. Trans. Roy. Soc. London Ser. B Biological Sciences* **359** (1450), 1573-1583.
- Kaiho K. and Lamolda M. A. (1999) Catastrophic extinction of planktonic foraminifera at the Cretaceous-Tertiary boundary evidenced by stable isotopes and foraminiferal abundance at Caravaca, Spain. *Geology* **27**, 355-358.
- Kaiho K., Kajiwaru Y., Tazaki K., Ueshima M., Takeda N., Kawahata H., Arinobu T., Ishiwatari R., Hirai A. and Lamolda M. A. (1999) Oceanic primary productivity and dissolved oxygen levels at the Cretaceous/Tertiary boundary: their decrease, subsequent warming, and recovery. *Paleoceanography* **14**, 511-524.
- Keller G. and Lindinger M. (1989) Stable isotope, TOC and CaCO₃ record across the Cretaceous/Tertiary boundary at El Kef, Tunisia. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **73**, 243-265.
- Knobloch E., Kvaček Z., Bůžek Č, Mai D. H. and Batten D. J. (1993) Evolutionary significance of floristic changes in the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Palaeogene, with particular reference to Central Europe. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **78**, 41-54.
- Lerbekmo J. F., Sweet A. R. and Louis R. M. St. (1987) The relationship between the iridium anomaly and palynological floral events at three Cretaceous-Tertiary boundary localities in western Canada. *Bull. Geol. Soc. Amer.* **99**, 325-330.
- Lomax B., Beerling D., Upchurch Jr. G. and Otto-Bliesner B. (2001) Rapid (10-yr) recovery of terrestrial productivity in a simulation study of the terminal Cretaceous impact event. *Earth Planet. Sci. Lett.* **192**, 137-144.
- Luterbacher H. P. and Premoli Silva I. (1964) Biostratigrafia del limite Cretaceo-Terziario nell'Appennino centrale. *Riv. Ital. Paleont.* **70**, 67-128.
- Macphail M. K. (1994) Impact of the K/T event on the southeast Australian flora and vegetation: mass extinction, niche disruption or nil? *Palaeoaustral* **1**, 9-13.
- Max M. D., Dillon W. P., Nishimura C. and Hurdle B. G. (1999) Sea-floor methane blow-out and global

- firestorm at the K-T boundary. *Geo-Mar. Lett.* **18**, 285-291.
- Méon H. (1990) Palynologic studies of the Cretaceous-Tertiary boundary interval at El Kef outcrop, northwestern Tunisia: Paleogeographic implications. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **65**, 85-94.
- Meyers P. A. and Simoneit B. R. T. (1990) Global comparisons of organic matter in sediments across the Cretaceous/Tertiary boundary. *Advances in Organic Geochemistry 1989, Org. Geochem.* **16**, 641-648.
- Mita H. and Shimoyama A. (1999) Characterization of n-alkanes, pristane and phytane in the Cretaceous /Tertiary boundary sediments at Kawaruppu, Hokkaido, Japan. *Geochem. Jour.* **33**, 285-294.
- Poynter J. G., Farrimond P., Robinson N. and Eglinton G. (1989) Aeolian-derived higher plant lipids in the marine sedimentary record: links with palaeoclimate. In Leinen M., Sarnthein M., eds., *Paleoclimatology and paleometeorology: modern and past patterns of global atmospheric transport*, Kluwer Academic Publishers, 435-462.
- Rommerskirchen F., Eglinton G., Dupont L., Günter U., Wenzel C., and Rullkötter J. (2003) A north to south transect of Holocene southeast Atlantic continental margin sediments: Relationship between aerosol transport and compound-specific $\delta^{13}\text{C}$ land plant biomarker and pollen records. *Geochem. Geophys. Geosyst.* **4** (12), 1101, doi:10.1029/2003GC000541.
- Sachse D., Radke J. and Gleixner D. (2006) δD values of individual n-alkanes from terrestrial plants along a climatic gradient – implications for the sedimentary biomarker record, *Org. Geochem.* **37**, 469-483.
- Saito T., Yamanoi T. and Kaiho K. (1986) End-Cretaceous devastation of terrestrial flora in the boreal Far East. *Nature* **323**, 253-255.
- Schefuß E., Ratmeyer V., Stuut J.-B. W., Jansen J. H. F. and Sinninghe Damsté J. S. (2003) Carbon isotope analysis of n-alkanes in dust from the lower atmosphere over the central eastern Atlantic. *Geochim. Cosmochim. Acta* **67**, 1757-1767.
- Sepkoski J. J. Jr. (1996) Patterns of Phanerozoic extinctions: a perspective from global databases. In Walliser O. H., ed., *Global events and event stratigraphy*. Springer, Berlin, 35-52.
- Simoneit B. R. T. and Beller H. R. (1985) Lipid geochemistry of the Cretaceous/Tertiary boundary sediments, Hole 577 Deep Sea Drilling Project Leg 86. In Heath G. R., Burckle L. H. et al., eds., *Init. Repts. DSDP 86*, U. S. Government Printing Office, Washington, 671-674.
- Stott L. D. and Kennett J. P. (1989) New constraints on early Tertiary palaeoproductivity from carbon isotopes in foraminifera. *Nature* **342**, 526-529.
- Therrien F., Eberth D. A., Braman D. R. and Zelenitsky D. K. (2007) High-resolution organic carbon isotope record across the Cretaceous-Tertiary boundary in south-central Alberta: implications for the post-impact recovery rate of terrestrial ecosystems and use of $\delta^{13}\text{C}$ as a boundary marker. *Can. Jour. Earth Sci.* **44**, 529-542, doi:10.1139/E06-109.
- Vajda V. and McLoughlin S. (2004) Fungal proliferation at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Science* **303**, 1489.
- Vajda V. and McLoughlin S. (2007) Extinction and recovery patterns of the vegetation across the Cretaceous-Palaeogene boundary – a tool for unravelling the causes of the end-Permian mass-extinction. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **144**, 99-112.
- Vajda V. and Raine J. I. (2003) Pollen and spores in marine Cretaceous/Tertiary boundary sediments at mid-Waipara River, North Canterbury, New Zealand. *New Zealand Jour. Geol. Geophys.* **46**, 255-273.
- Vajda V., Raine J. I. and Hollis C. J. (2001) Indication of global deforestation at the Cretaceous-Tertiary boundary by New Zealand fern spike. *Science* **294**, 1700-1702.
- Venkatesan M. I. and Dahl J. (1989) Organic geochemical evidence for global fires at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Nature* **338**, 57-60.
- Wilf P. and Johnson K. R. (2004) Land plant extinction at the end of the Cretaceous: a quantitative analysis of the North Dakota megafossil record. *Paleobiology* **30**, 347-368.
- Wolfe J. A. (1990) Palaeobotanical evidence for a marked temperature increase following the

- Cretaceous/Tertiary boundary. *Nature* **343**, 153-156.
- Wolfe J. A. and Upchurch G. R., Jr. (1987) Leaf assemblages across the Cretaceous-Tertiary boundary in the Raton Basin, New Mexico and Colorado. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **84**, 5096-5100.
- Zachos J. C. and Arthur M. A. (1986) Paleooceanography of the Cretaceous/Tertiary boundary event: inferences from stable isotopic and other data. *Paleoceanography* **1**, 5-26.
- Zachos J. C., Arthur M. A. and Dean W. E. (1989) Geochemical evidence for suppression of pelagic marine productivity at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Nature* **337**, 61-64.