

Otwornice bentosowe a granica kreda/paleogen (K/P) w profilu Aïn Settara, Tunezja

Danuta Peryt*, Laia Alegret**, Eustoquio Molina***

Restructuring of benthic foraminiferal assemblages across the Cretaceous/Paleogene (K/P) boundary at Aïn Settara, Tunisia.
Prz. Geol., 51: 1069–1074.

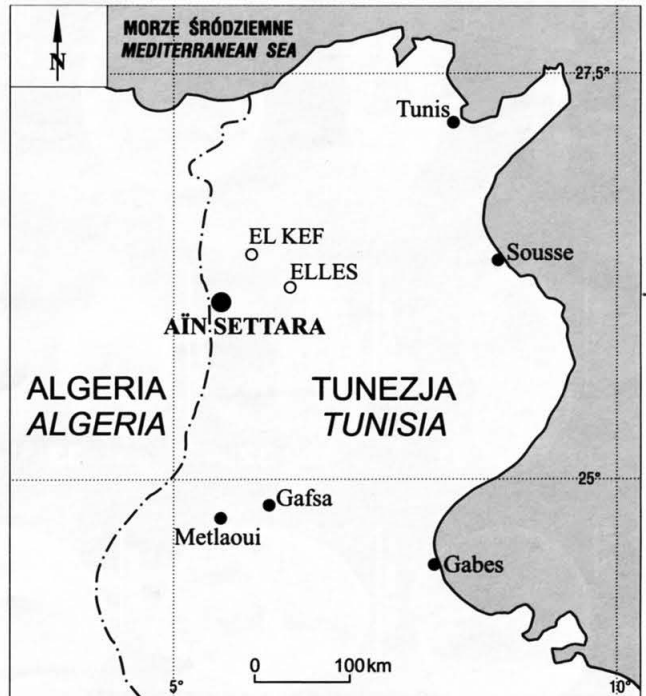
S u m m a r y. The outer shelf—upper bathyal section across the Cretaceous/Paleogene (K/P) boundary at Aïn Settara (Central Tunisia) has been studied for quantitative changes in benthic foraminiferal assemblages. The studied interval extends from 2.5 m below to 9.6 m above the Cretaceous/Paleogene (K/P) boundary and encompasses the uppermost *Plummerita hantkeninoides*, *Guembelitra cretacea*, *Parvularugoglobigerina eugubina* and *Parasubbotina pseudobulloides* planktonic foraminiferal zones. In the uppermost Maastrichtian benthic foraminiferal assemblages are highly diversified and composed of mixed epifaunal and infaunal morphogroups. The dramatic change in the structure of benthic foraminiferal assemblages corresponds to the layer with the impact evidence, i.e., at the base of the *Guembelitra cretacea* Zone where highly diversified, low-dominance Upper Maastrichtian assemblages with infaunal and epifaunal morphogroups were suddenly replaced by taxonomically impoverished assemblages, strongly dominated by epifaunal morphogroups. At this level several species with inferred infaunal mode of life disappeared. Some of them went extinct, whereas others reappeared in the Lower Danian as Lazarus taxa. We interpret that a sudden breakdown of the food supply as a consequence of a collapse in primary productivity and simultaneous changes in the phytoplankton composition (from calcareous nannoplankton to dinoflagellates) resulted in extinction or temporary emigration of most infaunal morphogroups. The sudden collapse of primary productivity probably resulted from the impact of the K/P asteroid.

Key words: Cretaceous/Paleogene boundary (K/P), mass extinction, benthic foraminifera, paleoenvironment

Z granicą kreda/paleogen (K/P) związane jest jedno z tzw. wielkiej piątki masowych wymierań w fanerozoiku (Raup & Sepkoski, 1982). Długo też uważano je za jedno z najbardziej katastroficznych w przebiegu i skutkach dla świata biotycznego. W miarę postępu badań okazywało się, że tempo i stopień wymierania w różnych grupach organizmów morskich były różne i zmieniały się w zależności od środowiska, w którym te organizmy zamieszkiwały (np. Hansen i in., 1987). Otwornice planktoniczne są jedną z grup, która doświadczyła katastroficznego wymierania na granicy K/P (np. Luterbacher & Premoli Silva, 1964; Smit, 1990; Kaiho & Lamolda, 1999; Arenillas i in., 2000). Otwornice bentosowe, które są dobrym narzędziem do interpretacji paleogłębokości, oceanicznej produktywności i stopnia natlenienia wód morskich (np. Van der Zwaan i in., 1999), nie wykazują wymierania na tak wielką skalę, jak otwornice planktoniczne. Ostanio Culver (2003) na podstawie analizy przeszło 30 publikacji wykazał, że w grupie otwornic bentosowych wymieranie na granicy K/P było niewielkie we wszystkich środowiskach morskich, w przeciwieństwie do wcześniejszych opinii, że w morzach płytkich stopień wymierania był większy, niż w morzach głębokich (np. Kaiho, 1992; Keller, 1992). Tym niemniej, w zespołach otwornic bentosowych obserwuje się stosunkowo krótkotrwałe, lecz bardzo znaczące zmiany, które właśnie wtedy wystąpiły (np. Coccioni i in., 1993; Kuhnt & Kaminski, 1993; Peryt i in., 1997; Alegret i in., 2001). Wśród badaczy nie ma jak dotychczas zgody opinii co do przyczyny tego wymierania lub zmian w strukturze zespołów na granicy K/P, większość jednak uważa, że pośrednio przyczynił się do tego impakt asteroidu na Ziemię (np. Zachos i in., 1989; Thomas, 1990; Widmark & Malmgren, 1992; Coccioni i

in., 1993; Kuhnt & Kaminski, 1993; Speijer & van der Zwaan, 1994; Coccioni & Galeotti, 1994; Peryt i in., 1997, 2002; Alegret i in., 1999, 2001). Innego, odosobnionego zdania jest Keller (1988), zdaniem której do masowych wymierań w zespołach otwornic bentosowych doprowadziła późnomastytrycka regresja.

W niniejszej pracy przedstawiamy rezultaty badań zmian w zespołach otwornic bentosowych z osadów pogranicza kredy i paleogenu w profilu Aïn Settara z północnej Tunezji (ryc. 1). Do interpretacji paleobatymetrycznych i paleośrodowiskowych zastosowaliśmy informacje na temat wymagań środowiskowych współczesnych otwornic (np. Bernard, 1986, 1992; Corliss, 1985; Jones & Charnock,

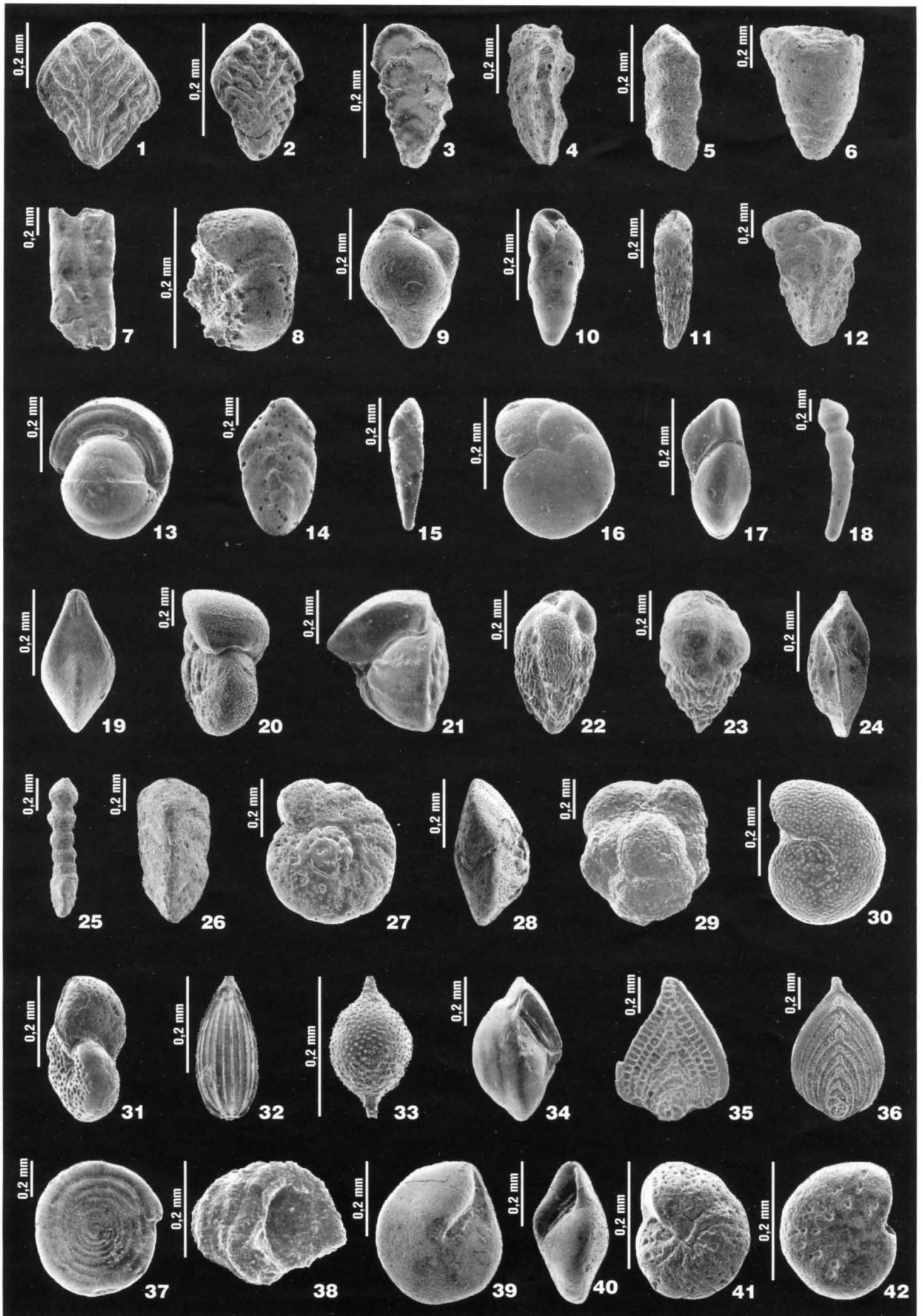


Ryc. 1. Lokalizacja profilu Aïn Settara w Tunezji
Fig. 1. Geographical location of the Aïn Settara section in Tunisia

*Instytut Paleobiologii, Polska Akademia Nauk, ul. Twarda 51/55, 00-818 Warszawa; d.peryt@twarda.pan.pl

**Department of Earth Sciences, University College London, Gower Street, WC1E 6BT, U.K.

***Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, E-50009, Hiszpania



1985; Corliss & Chen, 1988; Kaminski i in., 1988, 1995; Barmavidjaja i in., 1992; Jorissen i in., 1992). Zakładamy, że środowiskowe i pokarmowe wymagania kredowych otwornic były takie same jak współczesnych morfotypów.

Głębokość, do jakiej mogą żyć otwornice w osadzie, jest zdeterminowana przez dostępność tlenu. Jeśli ilość tlenu jest wystarczająca, to pionowe rozmieszczenie organizmów w osadzie jest warunkowane dostępnością pożywienia (Jorissen i in., 1992). Duży dopływ materii organicznej na dno morskie powoduje obniżenie zawartości tlenu w wodzie porowej, ponieważ tlen jest zużywany do rozkładu materii organicznej. Gatunki infaunalne dominują w zespołach występujących w obszarach o dużym dopływie materii organicznej (np. Corliss & Chen, 1988; Jorissen i in., 1995), a formy epifaunalne przeważają w środowiskach oligotroficznych (Thomas, 1990; Jorissen i in., 1995). W rejonach wysokooligotroficznych prawie wszystkie szczątki pokarmu są konsumowane lub utleniane na powierzchni osadu i w głąb osadu przedostaje się tylko nieznaczna ilość materii organicznej, nie sprzyjająca obfitej populacji infauny.

Material

Granica K/P w Aïn Settara znajduje się w formacji El Haria, ok. 50 km na południe od stratotypu granicy K/P w El Kef. Sama granica jest zidentyfikowana na podstawie charakterystyki litologicznej (Robaszynski i in., 2000),

←

Ryc. 2. Pospolite i dominujące gatunki otwornic bentosowych z osadów pogranicza kreda/paleogen w profilu Aïn Settara w Tunezji; 1 — *Bolivinoidea draco* (Marsson); STWA —10—12; 2 — *Bolivinoidea miliaris* Hiltermann & Koch; STW 66; 3 — *Tappanina selmensis* (Cushman); STW 66,5; 4 — *Heterostomella austriana* Cushman; STW 82; 5 — *Bolivinoidea rosula* (Ehrenberg); STW 66,5; 6 — *Marssonella oxycona* (Reuss); STW 82; 7 — *Bathysiphon gerochi* Myatlyuk; STW 81; 8 — *Sliteria varsoviensis* Gawor-Biedowa; STW 82,5; 9 — *Sitella cushmani* (Sandidge); STWA +3+5; 10 — *Praebulimina kickapoensis* (Cole); STW 66; 11 — *Loxostomoides applinae* (Plummer); STW 84; 12 — *Gaudryina pyramidata* Cushman; STW 90; 13 — *Pullenia coryelli* White; STW 66; 14 — *Coryphostoma crassa* (Vasilenko & Myatlyuk); STW 66; 15 — *Coryphostoma* sp.; STWA +30+32; 16 — *Valvalabamina depressa* (Alth); STW 82,5; 17 — *Valvalabamina depressa* (Alth); STWA 66; 18 — *Laevidentalina* sp.; STWA +8+10; 19 — *Lenticulina* sp.; STWA +8+10; 20 — *Cibicides beaumontianus* (d'Orbigny); STW 82; 21 — *Gyroidinoides girardanus* (Reuss); STW 66; 22 — *Bulimina strobila* Marie; STWA +40+42; 23 — *Bulimina midwayensis* Cushman & Parker; STW 66; 24 — *Osangularia cordieriana* (d'Orbigny); STWA +40+42; 25 — *Tritaxia globulifera* (ten Dam & Sigal); STW 97; 26 — *Clavulinoides trilatera* (Cushman); STW 82; 27 — *Cibicidoides pseudoacutus* (Nakkady); STW 82; 28 — *Cibicidoides pseudoacutus* (Nakkady); 66,5; 29 — *Recurvovoides* sp.; STW 84,2; 30 — *Anomalinoidea affinis* (Hantken); STW 66; 31 — *Anomalinoidea rubiginosus* (Cushman); STW 84,2; 32 — *Lagena reticulostriata* Haque; STW 82; 33 — *Lagena hispida* Reuss; STWA +30+32; 34 — *Oridorsalis plummerae* (Cushman); STW 82; 35 — *Neoflabellina reticulata* (Reuss); STW 66; 36 — *Neoflabellina delicatissima* (Plummer); STW 81; 37 — *Ammodiscus cretaecus* (Reuss); STW 66; 38 — *Arenoturrisspirillina* sp.; STW 84; 39, 40 — *Alabamina wilcoxensis* Toulmin; STWA +30+32; 41, 42 — *Stensioeina beccariiformis* (White); STW 88

Fig. 2. Common and dominant species from the Cretaceous/Paleogene boundary interval at the Aïn Settara section

katastroficznego wymarcia otwornic planktonicznych (Arenillas i in., 2000) i obecności geochemicznych wskaźników impaktu planetoidy, takich jak anomalia irydowa czy spinele niklowe (Tribouillard i in., 2000). Warstewkę, w której stwierdzono anomalie geochemiczne, przykrywa warstwa (55 cm) ciemnoszarego iltu granicznego.

Do badań pobrano 34 próbki z interwału obejmującego 2,5 m najwyższego mastrychtu i 9,6 m dolnego danu. Badany profil reprezentuje najwyższą część kredowego otwornicowego poziomu *Plummerita hantkeninoides* i dańskie poziomy *Guembeltria cretaecae*, *Parvularugoglobigerina eugubina* oraz *Parasubbotina pseudobulloides* (Arenillas i in. 2000; ryc. 3).

W badanym materiale otwornice bentosowe są liczne i dobrze zachowane (ryc. 2, 3), poza warstewką o miąższości 5 cm, bezpośrednio spoczywającą na warstwie z anomalia- mi geochemicznymi, gdzie otwornice te są nieliczne i słabo zachowane. Brak ich całkowicie w samej warstwie impaktowej (ryc. 3). Do oznaczania otwornic zastosowano klasyfikację Loeblich i Tappan (1987), a gatunki zaliczono do odpowiednich morfogrów, stosując klasyfikacje zaproponowane przez Jonesa i Charnocka (1985) oraz Corlissa i Chena (1988). Najliczniejsze gatunki z badanego interwału zilustrowano na ryc. 2, a wyniki analizy ilościowej zespołów otwornicowych przedstawiono na ryc. 3 i 4.

Wyniki badań i dyskusja

Wyróżniono 6 zespołów (I–VI) na podstawie zmian względnego udziału form infaunalnych i epifaunalnych w zespołach otwornic bentosowych (ryc. 3, 4).

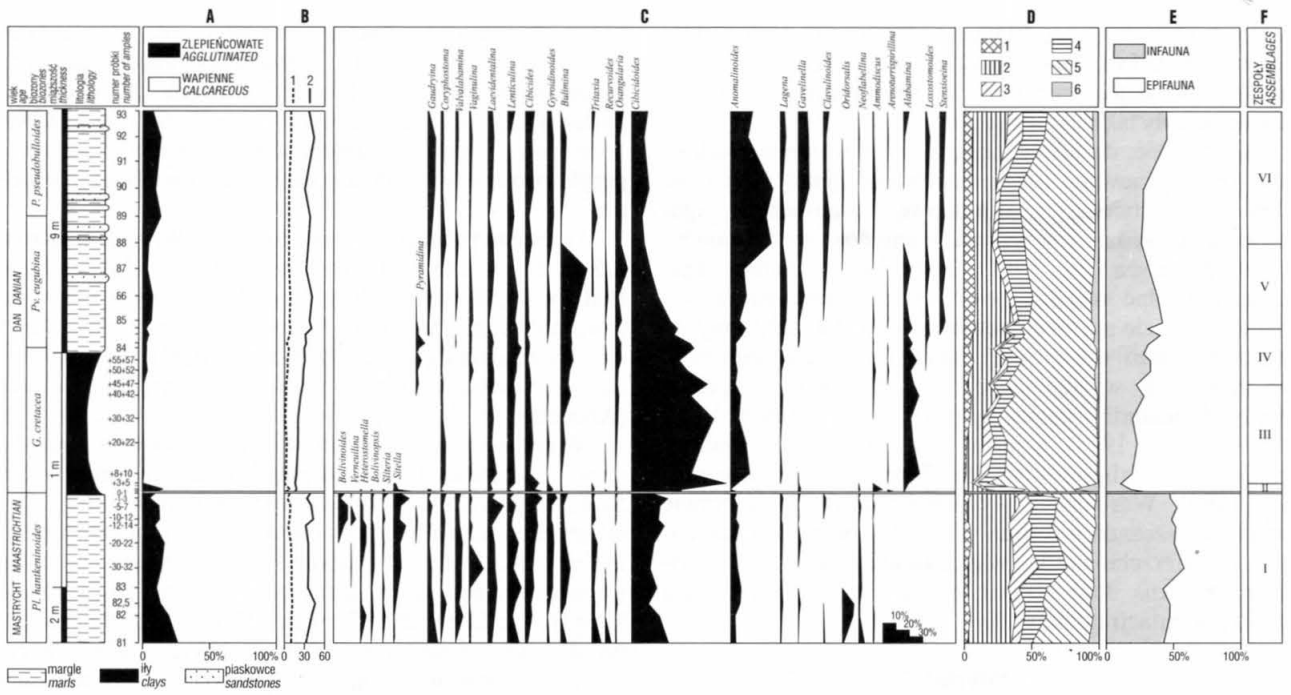
Zespół I (najwyższa część poziomu *Plummerita hantkeninoides*).

Zróżnicowany pod względem taksonomicznym z podobnym udziałem form infaunalnych i epifaunalnych. Typowy dla mezotroficznych środowisk morskich ze strefy szelfu zewnętrznego do górnego batiału o umiarkowanej produkcji pierwotnej i dostatecznym dopływie detrytus organicznego, umożliwiającym egzystencję również infaunie. Wiele z tych rodzajów ma zasięg globalny, a zespół ma podobny skład do odpowiadającego mu wiekowo zespołu z El Kef (Keller, 1988; Speijer & van der Zwaan, 1994; Kouwenhoven, 2000).

Zespół II (najniższa część poziomu *Guembeltria cretaecae*).

Dramatyczna zmiana w strukturze zespołów otwornic bentosowych jest równoczesna z tworzeniem się warstewki z anomalia- mi geochemicznymi. W tym momencie 14 rodzajów zanika (ryc. 3). Niektóre z nich wymierają, podczas gdy inne pojawiają się ponownie w dolnym danie jako taksony Łazarzowe. Zespół II jest bardzo zubożony w stosunku do zespołu I zarówno pod względem liczby gatunków, jak również wielkości populacji. Dominują w nim *Cibicidoides* i *Ammodiscus*, a formy epifaunalne stanowią 82 do 90% zespołów. Otwornice zlepieńcowate niemal całkowicie zanikają (ryc. 3).

Zespół II odzwierciedla drastyczny spadek w dopływie pokarmu na dno zbiornika. Dominują w nim epifaunalne formy odżywiające się detrytusem organicznym i bardzo drobnymi szczątkami z zawiesiny. Rodzaje interpretowane jako formy infaunalne (np. *Heterostomella* i *Sitella*) zanikają. Bardzo mały dopływ pokarmu na dno powodował, że był on całkowicie konsumowany na dnie zbiornika i w związku z tym brakowało pożywienia dla form infaunal-



Ryc. 3. Kolumna litologiczna, biostratygrafia otwornicowa i rezultaty analizy ilościowej zespołów otwornic bentosowych. Biostratygrafia za Arenillas i in. (2000); A — procentowy udział form aglutynujących i wapiennych w zespołach otwornic bentosowych; B — liczba rodzajów otwornic bentosowych: 1 — zlepieńcowatych, 2 — wszystkich; C — procentowy udział rodzajów pospolitych i dominujących w zespołach otwornic bentosowych; D — procentowy udział poszczególnych morfogrów w zespołach (morfotypy infaunalne: 1 — sferyczne oraz zaokrąglone planispiralne, 2 — cylindryczne, stożkowe w części najstarszej, 3 — spłaszczone, zaostrome w części najstarszej; morfotypy epifaunalne: 4 — zaokrąglone oraz płasko/wypukłe trochospiralne, 5 — dwuwypukłe trochospiralne i planispiralne, 6 — planispiralne spłaszczone + nieregularne + rurkowate); E — procentowy udział morfogrów infaunalnych i epifaunalnych w zespołach; F — zespoły morfotypowe

Fig. 3. Lithology, biostratigraphy and changes in benthic foraminiferal assemblage composition across the K/P boundary in the Ain Settara section; A — relative abundances of calcareous and agglutinated benthic foraminifera within assemblages; B — foraminiferal genus richness (number of genera): 1 — agglutinated, 2 — total; C — relative abundances of dominant and common benthic foraminiferal genera; D — proportion of benthic foraminiferal morphogroups within assemblages (infaunal morphotypes: 1 — spherical and rounded planispiral, 2 — cylindrical tapered, 3 — flattened tapered; epifaunal morphotypes: 4 — rounded trochospiral and plano-convex trochospiral, 5 — biconvex trochospiral/planispiral, 6 — flattened planispiral+ irregular + tubular); E — proportion of infaunal and epifaunal morphogroups within benthic foraminiferal assemblages; F — morphotypic assemblages

nych. Z drugiej strony zespoły z tego interwału są zdominowane przez 2–3 gatunki, co też jest rzeczą nietypową dla zespołów ze środowisk oligotroficznych.

Zespół III (dolna i środkowa część poziomu *Guembelitria cretacea*).

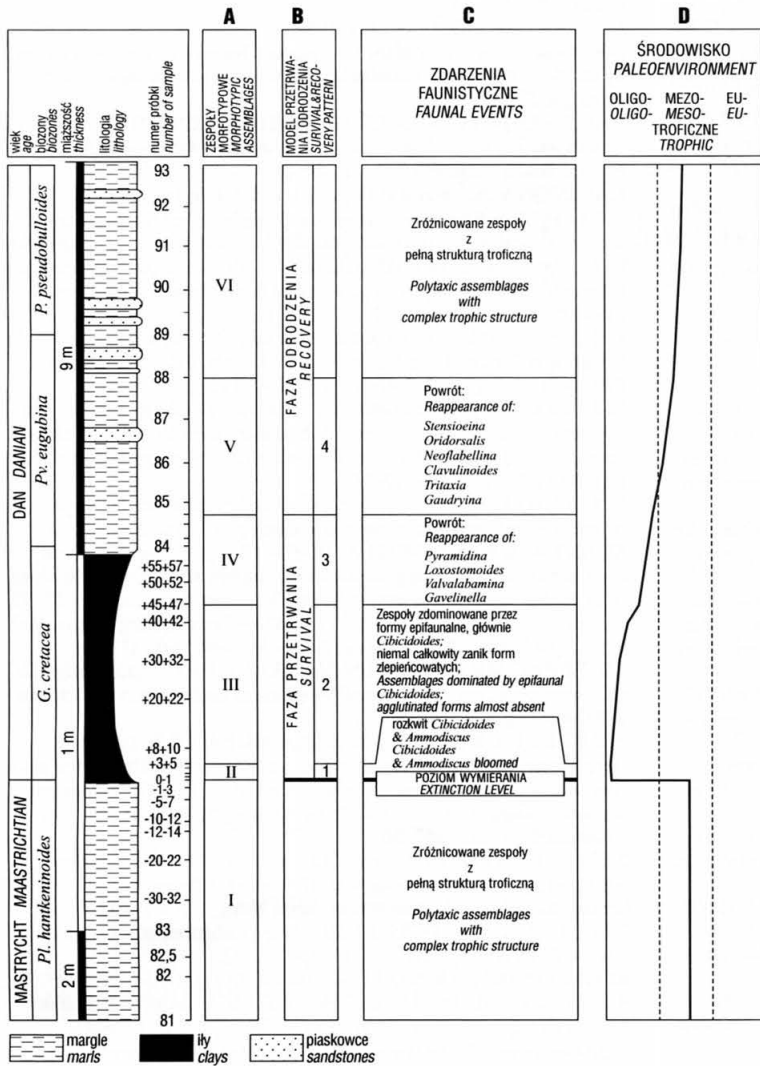
Zespół III charakteryzuje małe zróżnicowane taksonomiczne, niemal zupełny brak form o skorupkach zlepieńcowatych i dominacja morfogrów epifaunalnych (ryc. 3). Nawet *Ammodiscus* znika. Jest to zespół z ekstremalnie oligotroficznego środowiska. Podobnie jak w zespole II tak słabo zróżnicowana i silnie zdominowana fauna jest czymś niespotykanym w bezstresowym, jakim powinno być, oligotroficznym środowisku (np. Kouwenhoven, 2000). Keller (1988), Speijer i van der Zwaan (1994) oraz Kouwenhoven (2000) tłumaczą taką niezwykłą dominację w profilu El Kef obecnością warunków dysoksydacyjnych jako czynnika stresotwórczego. Ten wniosek wprowadzają nie z analizy morfologicznej dominujących gatunków, lecz na podstawie obecności laminacji w osadzie. Trudno jednak zrozumieć, jak przy tak niskim dopływie materii organicznej na dno zbiornika, mogły istnieć tam warunki dysoksydacyjne. Naszym zdaniem laminacja osadu mogła być spowodowana brakiem ryjącej infauny, z powodu jej wymarcia z końcem kredy. Również dane geochemiczne nie dostarczają dowodów na istnienie deficytu tlenowego na dnie morskim (Tribovillard i in., 2000).

Dominujący *Cibicidoides* to forma duża, o grubej ścianie skorupki i wielokomorowa, w przeciwieństwie do morfotypów typowych dla środowisk o niedoborze tlenowym, r-strategów, które generalnie charakteryzują się małymi i cienkościennymi skorupkami, o małej liczbie komór. Uważamy, że przyczyną niskiego zróżnicowania zespołów II i III mógł być stres innego rodzaju, a mianowicie zmiana w składzie fitoplanktonu docierającego jako pożywienie w kredzie głównym producentem pierwotnym, został w czasie wielkiego wymierania z granicy K/P zdziesiątkowany (Romein & Smit, 1981), podczas gdy bruzdnice o cystach ze ścianką organiczną bez większych zmian przetrwały to zdarzenie (Brinkhuis i in., 1998; Gedl, 1999). Współcześnie wiele organizmów morskich nie konsumuje bruzdnic. Tym stresem dla niskozróżnicowanych zespołów II i III, nietypowych dla środowisk oligotroficznych, mógł być rodzaj pokarmu spływającego bezpośrednio ze strefy fotycznej.

Zespół IV (poziom *Parvularugoglobigerina eugubina*).

Wzrasta udział form infaunalnych, maleje — epifauny, zwłaszcza *Cibicidoides*; powracają pierwsze taksony z refugium; otwornice zlepieńcowate zaczynają się też znowu pojawiać (ryc. 3).

Zmiany tutaj obserwowane wskazują na stopniowo zwiększający się dopływ pokarmu i prawdopodobnie



Ryc. 4. Zmiany w zespołach otwornic bentosowych i paleośrodowisku na granicy K/P w profilu Ain Settara; A — zespoły morfotypowe; B — model przetrwania i odrodzenia bentosowych zespołów otwornicowych na granicy K/P; C — zdarzenia w zespołach; D — interpretowane paleośrodowisko

Fig. 4. Changes in benthic foraminiferal assemblage composition and paleoenvironment across the K/P boundary in the Ain Settara section; A — morphotypic assemblages; B — survival and recovery pattern across the K/P boundary; C — faunal events; D — inferred paleoenvironment

wzrost jego różnorodności oraz relatywny spadek w nim udziału brudnic.

Zespół V (środkowa i górna część poziomu *Parvularugoglobigerina eugubina*).

Charakteryzuje go duże zróżnicowanie i niska dominacja rodzajów. Udział form epifaunalnych jest tutaj na podobnym poziomie jak w zespole IV, lecz udział *Cibicides* spada poniżej 10%. Powracają z refugium długookresowe gatunki Łazarzowe, a udział otwornic zlepieńcowatych rośnie do 8%. Ten zespół odzwierciedla zakończenie perturbacji środowiskowych związanych ze zdarzeniem K/P i powrót do warunków mezotroficznyc w morzach na granicy strefy szelfu i skłonu kontynentalnego.

Zespół VI (najwyższa część poziomu *Parvularugoglobigerina eugubina* i poziom *Parasubbotina pseudobulluloides*).

Silnie zróżnicowany, z podobnym udziałem morfogruf infaunalnych i epifaunalnych. Typowy dla morskich środowisk szelfu zewnętrznego i górnego białau, z dostatecznym dopływem zróżnicowanego fitodetrytusu, pozwalającego również na życie infauny.

Naszym zdaniem, zespoły otwornic bentosowych z profilu Ain Settara nie wskazują na zmiany poziomu morza na granicy kreda/paleogen, podobnie jak uważali Speijer i van der Zwaan (1994), Coccioni i Galeotti (1998) oraz Kouwenhoven (2000) dla niedległego El Kef. Ci autorzy nie zgadzają się z twierdzeniem Keller (1988) o obniżeniu

się poziomu morza w bardzo późnym mastrychcie. Zgadza się z Coccioni i Galeotti (1998), że nie było też tutaj warunków dysoksycznych na granicy K/P, i że to nie zmiany w natlenieniu wód przy dnie spowodowały zmiany w strukturze zespołów otwornic bentosowych. Rezultaty analizy morfotypowej sugerują, że to rodzaj i ilość pożywienia dopływającego na dno zbiornika miały decydujący wpływ na zmiany w strukturze zespołów otwornic bentosowych we wczesnym danie.

Podsumowanie

□ Zespoły otwornic bentosowych z poziomu *Plummerita hantkeninoides* wskazują w Ain Settara na mezotroficzne środowisko morskie strefy szelfu zewnętrznego lub górnego białau.

□ Wielka zmiana w strukturze zespołów otwornic bentosowych wiąże się z granicą K/P. Większość form infaunalnych znika; niektóre wymierają, inne wracają w danie jako gatunki Łazarzowe.

□ Poziom *Guembeltria cretacea* i dolna część poziomu *Parvularugoglobigerina eugubina* reprezentuje fazę przetrwania.

□ Faza odrodzenia obejmuje środkową i górną część poziomu *Parvularugoglobigerina eugubina* i poziom *Parasubbotina pseudobulluloides* (ryc. 4).

□ Równoczesne występowanie anomalii geochemicznych (Tribovillard i in., 2000), katastroficzne wymarcie otwornic planktonicznych (Arenillas i in., 2000) i gruntowna przebudowa struktury bentosowych zespołów otwornicowych na granicy K/P w Aïn Settara były prawdopodobnie rezultatem impaktu planetoidy na półwyspie Jukatan, który spowodował globalne załamanie produkcji pierwotnej (D'Hondt i in., 1998).

□ Zmiany w składzie fitoplanktonu (z przewagi nano-planktonu wapiennego na przewagę bruzdnic) mogły być bezpośrednią przyczyną restrukturyzacji zespołów otwornic bentosowych.

Literatura

- ALEGRET L., MOLINA E. & PERYT D. 1999 — Evolución de las asociaciones de microforaminíferos bentónicos en el limite Cretácico/Terciario de Aïn Settara, Tunicia. [In:] Rabano I. (ed.) — Actas de las XV Jornadas de Paleontología. Temas Geológico-Mineros Instituto Tecnológico Geominero de España, 26: 142–146.
- ALEGRET L., MOLINA E. & THOMAS E. 2001 — Benthic foraminifera at the Cretaceous/Tertiary boundary around the Gulf of Mexico. *Geology*, 29: 891–894.
- ARENILLAS I., ARZ J.A., MOLINA E. & DUPUIS C. 2000 — The Cretaceous/Paleogene (K/P) boundary at Aïn Settara, Tunisia: sudden catastrophic mass extinction in planktic foraminifera. *J. Foraminiferal Res.*, 30: 202–218.
- BARMAVIDJAJA D.M., JORISSEN F.J., PUSKARIC S. & VAN DER ZWAAN G.J. 1992 — Microhabitat selection by benthic foraminifera in the northern Adriatic Sea. *J. Foraminiferal Res.*, 22: 297–317.
- BERNARD J. M. 1986 — Characteristic assemblages and morphologies of benthic foraminifera from anoxic, organic-rich deposits: Jurassic through Holocene. *J. Foraminiferal Res.*, 16: 207–215.
- BERNARD J. M. 1992 — Benthic foraminiferal distribution and biomass related to pore-water oxygen: central California continental slope and rise. *Deep-Sea Res.*, 39: 585–605.
- BRINKHUIS H., BUJAK J. P., SMIT J., VERSTEEGH G.J.M. & VISCHER H. 1998 — Dinoflagellate-based sea surface temperature reconstructions across the Cretaceous–Tertiary boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 141: 67–83.
- COCCIONI R., FABRUCCI L. & GALEOTTI S. 1993 — Terminal Cretaceous deep-water benthic foraminiferal decimation, survivorship and recovery at Caravaca (SE Spain). *Paleoceanology*, 3: 3–24.
- COCCIONI R. & GALEOTTI S. 1994 — K–T boundary extinction: Geologically instantaneous or gradual event? Evidence from deep-sea benthic foraminifera. *Geology*, 22: 779–782.
- COCCIONI R. & GALEOTTI S. 1998 — What happened to small benthic foraminifera at the Cretaceous/Tertiary boundary? *Bull. Soc. Géol. France*, 169: 271–279.
- CORLISS B.H. 1985 — Microhabitats of benthic foraminifera within deep-sea sediments. *Nature*, 314: 435–438.
- CORLISS B.H. & CHEN C. 1988 — Morphotype patterns of Norwegian Sea deep-sea benthic foraminifera and ecological implications. *Geology*, 16: 716–719.
- CULVER S. J. 2003 — Benthic foraminifera across the Cretaceous–Tertiary (K–T) boundary: a review. *Marine Micropaleontology*, 47: 177–226.
- D'HONDT S., DONAGHAY P., ZACHOS J.C., LUTTENBERG D. & LINDINGER M. 1998 — Organic carbon fluxes and ecological recovery from the Cretaceous–Tertiary mass extinction. *Science*, 282: 276–279.
- GEDL P. 1999 — Granica kreda–trzeciorzęd w zapisie dinocystowym. *Prz. Geol.*, 47: 391–394.
- HANSEN T., FERRAND R., MONTGOMERY H.A., BILLMAN H.G. & BLECHSCHMIDT G. 1987 — Sedimentology and extinction patterns across the Cretaceous–Tertiary boundary interval in east Texas. *Cretaceous Res.*, 8: 229–252.
- JONES R.W. & CHARNOCK M.A. 1986 — "Morphogroups" of agglutinating foraminifera. Their life positions and feeding habits and potential applicability in (paleo)ecological studies. *Revue Paleobiol.*, 4: 311–320.
- JORISSEN F.J., BARMAVIDJAJA D., PUSKARIC C. & VAN DER ZWAAN G.J. 1992 — Vertical distribution of benthic foraminifera in the northern Adriatic Sea: the relation with the organic flux. *Marine Micropaleontology*, 19: 131–146.
- JORISSEN F.J., DE STIGTER H.C. & WIDMARK J.G. V. 1995 — A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats. *Marine Micropaleontology*, 26: 3–15.
- KAIHO K. 1992 — A low extinction rate of intermediate-water benthic foraminifera at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Marine Micropaleontology*, 18: 229–259.
- KAIHO K. & 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.
- KAMINSKI M.A., GRASSLE J.F. & WHITLATCH R.B. 1988 — Life history and recolonization among agglutinated foraminifera in the Panama Basin. *Abh. Geol. B.–A.*, 41: 229–243.
- KAMINSKI M.A., BOERSMA A., TYSZKA J. & HOLBOURN A.E.L. 1995 — Response of deep-water agglutinated foraminifera to dysoxic conditions in the California Borderland basins. [In:] Kaminski, M.A., Geroch S. & Gasinski M.A. (eds) — Proceedings of the Fourth International Workshop on Agglutinated Foraminifera. Grzybowski Foundation Special Publication, 3: 131–140.
- KELLER G. 1988 — Biotic turnover in benthic foraminifera across the Cretaceous/Tertiary boundary at El Kef, Tunisia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66: 153–172.
- KELLER G. 1992 — Paleoeologic response of Tethyan benthic foraminifera to the Cretaceous–Tertiary boundary transition. [In:] Takayanagi, Y. & Saito, T. (eds) — Studies in Benthic Foraminifera. Tokai University Press, Tokyo: 77–91.
- KOUWENHOVEN T.J. 2000 — Survival under stress: benthic foraminiferal patterns and Cenozoic biotic crises. *Geologica Ultraiectina*, 186: 1–206.
- KUHN W. & KAMINSKI M.A. 1993 — Changes in the community structure of deep water agglutinated foraminifera across the K/T boundary in the Basque Basin (northern Spain). *Rev. Esp. Micropal.*, 25: 57–92.
- LOEBLICH A.R. Jr. & TAPPAN H. 1987 — Foraminiferal genera and their classification. Van Nostrand Reinhold, New York, 1182 pp.
- LUTERBACHER H.P. & PREMOLI SILVA I. 1964 — Biostratigrafia del limite cretácico–terziario nell'Appennino centrale. *Rivista Italiana di Paleontologia*, 70: 67–117.
- PERYT D., LAHODYNSKY R. & DURAKIEWICZ T. 1997 — Deep-water agglutinated foraminiferal changes and stable isotope profiles across the Cretaceous–Paleogene boundary in the Rotwandgraben section, Eastern Alps (Austria). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 132: 287–307.
- PERYT D., ALEGRET L. & MOLINA E. 2002 — The Cretaceous/Paleogene (K/P) boundary at Aïn Settara, Tunisia: restructuring of benthic foraminiferal assemblages. *Terra Nova*, 14: 101–107.
- RAUP D.M. & SEPKOSKI, J.J. JR. 1982 — Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*, 215: 1501–1503.
- ROBASZYNSKI F., GONZÁLEZ-DONOSO J.M., LINARES D., AMÉDRO F., CARON M., DUPUIS C., DHONDT A.V. & GARTNER S. 2000 — Le Crétacé Supérieur de la région de Kalaat Senan, Tunisie Centrale. Litho-biostratigraphie intégrée: zones d'Ammonites, de Foraminifères planctoniques et de nannofossiles du Turonian Supérieur au Maastrichtien. *Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine*, 22: 359–490.
- ROMEIN A.J.T. & SMIT J. 1981 — The Cretaceous/Tertiary boundary: calcareous nannofossils and stable isotopes. *Proc. K. Akad. Wetenschappen*, 84: 295–314.
- SMIT J. 1990 — Meteorite impact, extinctions and the Cretaceous–Tertiary Boundary. *Geologie en Mijnbouw*, 69: 187–204.
- SPEIJER R.P. & VAN DER ZWAAN G.J. 1994 — Extinction and survivorship patterns in southern Tethyan benthic foraminiferal assemblages across the Cretaceous/Paleogene boundary. [In:] Speijer, R.P. (ed.) — Extinction and recovery patterns in benthic foraminiferal paleocommunities across the Cretaceous/Paleogene and Paleocene/Eocene boundaries. *Geologica Ultraiectina*, 124: 19–64.
- THOMAS E. 1990 — Late Cretaceous through Neogene deep-sea benthic foraminifera (Maud Rise, Weddell Sea, Antarctica). [In:] Barker, P.F., Kennett, J.P. i in. (eds) — Proceedings ODP, Scientific Results, 113B: 571–594.
- TRIBOVILLARD N., DUPUIS C. & ROBIN E. 2000 — Sedimentological and diagenetical conditions of the impact level of the Cretaceous/Tertiary boundary in Tunisia: no anoxia required. *Bull. Soc. Géol. France*, 171: 629–636.
- VAN DER ZWAAN G.J., DUIJNSTEE J.A.P., DEN DULK M., ERNST S.R., JANNINK N.T. & KOUWENHOVEN T.J. 1999 — Benthic foraminifera: proxies or problems? A review of paleoecological concepts. *Earth Sci. Rev.*, 46: 213–236.
- WIDMARK J.G.W. & MALMGREN B. 1992 — Benthic foraminiferal changes across the Cretaceous–Tertiary boundary in the deep-sea; DSDP sites 525, 527, and 465. *J. Foraminiferal Res.*, 22: 1–113.
- ZACHOS J.C., ARTHUR M.A. & DEAN W.E. 1989 — Geochemical evidence for suppression of pelagic marine productivity at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Nature*, 337: 61–64.