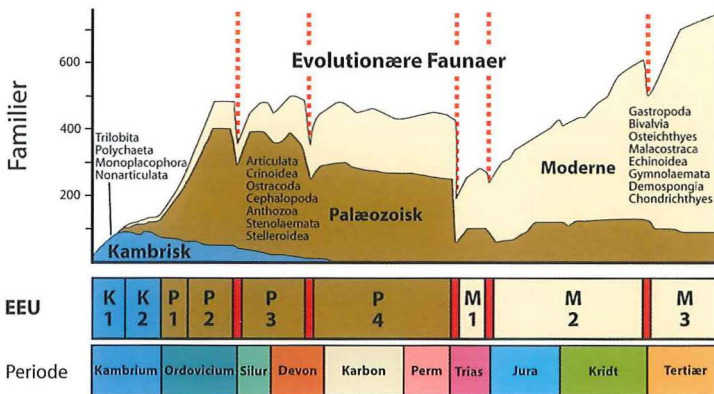


DEN ØSTBALTISKE KUNDA ETAGE: STARTEN PÅ 'DEN STORE ORDOVICISKE BIODIVERSIFIKATION'

Christian Mac Ørum Rasmussen og David A. T. Harper

Den store ordoviciske biodiversifikation har i de senere år tiltrukket sig større og større opmærksomhed. Biodiversitet er et mål for antallet af forskellige dyregrupper. Hvis biodiversiteten stiger hurtigt, omtales det ofte som en radiation. Den ordoviciske radiation var en stigning af marint liv, der især gjorde sig gældende på familie-, slægts- og artsniveau (se boks 1), til forskel fra dens mere kendte forgænger, den kambriske eksplosion, der var en stor radiation i kropsbygninger, hvor for eksempel de bilaterale (to-sidede) kropsplaner så dagens lys. Derfor er den kambriske eksplosion umiddelbart mere bemærkelsesværdig, idet den skabte et stort antal nye rækker. Radiationen i Ordoviciet derimod skabte kun få ændringer i den i forvejen etablerede højere taksonomi (jævnfør boks 1). Til gengæld blev antallet af marine familier over en periode på cirka 25 millioner år næsten tredoblet, og urhavene så helt nye former for udnyttelse af de økologiske nicher, ligesom flere nye blev udviklet. Dette bevirkede, at flere organismer end tidligere kunne pakkes ind på stadig mindre plads. Faktisk er den ordoviciske radiation, taksonomisk set, det største diversifikationsinterval, som livet har gennemgået. Det marine miljø blev med andre ord forandret for altid.



Figur 1. Sepkoski's tre evolutionære faunaer og Sheehans økologiske underinddelinger (EEU'er). Dominerende dyregrupper er angivet i de respektive evolutionære faunaer. Røde, stiplede linjer viser hændelser med masseuddøen. Bemærk den kraftige radiation hos de marine familier i EEU intervallet P2. Se Boks 2 for en kort beskrivelse af de anførte dyregrupper.

De store phanerozoiske radiationsintervaller (Phanerozoikum: en fællesbetegnelse for perioderne Palæozoikum, Mesozoikum og Kænozoikum) bliver ofte illustreret af John Sepkoskis tre evolutionære faunaer (figur 1): En nedre palæozoisk trilobitdomineret fauna, som han kaldte 'den kambriske evolutionære fauna', en efterfølgende 'palæozoisk evolutionær fauna', der var domineret af de artikulate brakiopoder, som igen blev fulgt af den molluskdominerede 'moderne evolutionære fauna' i Mesozoikum og Kænozoikum. De tre store evolutionære faunaer styrer samfundstrukturene i Arthur Boucots 'økologiske evolutionære faunaer' (herefter EEU, som er en forkortelse af det engelske udtryk Ecologic Evolutionary Units). Arthur Boucot fandt, at et pludseligt skift i faunasammensætninger forårsaget af for eksempel masseuddøen blev fulgt af lange perioder på 30-140 millioner år med stabile økologiske forhold, der for hver omstrukturering blev mere og mere komplekse.

Denne opdagelse blev senere forfinet af Peter Sheehan, der fandt, at hver af disse EEU'er startede med ustabile genoprettelsesfaser, hvor hurtig radiation og omstrukturering af samfundene fandt sted, når nye bentoniske (bundlevende) samfund blev etableret. Herefter fulgte de lange, stabile intervaller, hvor det kun lykkedes få arter at flytte ind i nye miljøer, de ikke tidligere havde levet i. På denne måde adskilte han ni intervaller i Phanerozoikum, hvoraf seks er i Palæozoikum, to er i Mesozoikum og ét er i Kænozoikum, se figur 1. For hver ny EEU blev de marine samfundstrukture mere og mere komplekse og rummede flere og flere arter. En udvikling der fortsatte op gennem hver af de tre evolutionære faunaer, hvorfor EEU'er kan anskues som økologiske underinddelinger af disse.

Denne artikel bygger på fossilt materiale indsamlet i forbindelse med et speciale, der fokuserer på intervallet P2 i den palæozoiske evolutionære fauna (se figur 1). Arbejdet dokumenterer meget tydeligt med høj stratigrafisk opløsning, hvorledes artikulate brakiopoder, altså hovedbestanddelen af Sepkoskis palæozoiske evolutionære fauna, gennemgik en kraftig radiation i det baltiske område i den tidlige del af Mellem Odovicium. Undersøgelsen giver derfor vigtige informationer om starten på den store ordoviciske biodiversifikation.

BOKS 1

GENERELT OM TAKSONOMISK KLASSIFIKATION

Taksonomi er den teoretiske og praktiske klassifikation af planter og dyr. Organismer opstilles på baggrund af indbyrdes fællestræk i følgende hieraki:

Rige
 Række
 Klasse
 Orden
 Familie
 Slægt
 Art

BOKS 1 *fortsat*

Herudover findes yderligere underinddelinger, så som Superfamilie (altså lavere taksonomisk set, end Orden, men højere end familie) eller Underslægt (lavere end slægt, men højere end art) og så fremdeles.

I denne artikel henføres endvidere ofte til de forskellige taksonomiske underinddelinger direkte i dyregruppens navn. Forskellen ligger da i endelsen. Derfor er der herunder angivet de endelser, som er brugt for brakiopoder i denne artikel:

- mea = Underrække
- ata = Klasse
- ida = Orden
- dina = Underorden
- dea = Superfamilie
- dae = Familie
- nae = Underfamilie

Slægts og artsnavne har ikke samme endelser. Men de kan kendes på, at de altid angives i kursiv. Slægtsnavnet skrives altid først og efterfølges så af et artsnavn. For eksempel kan slægten *Orthambonites* opdeles i flere arter. For eksempel *O. calligramma*, *O. majuscula* og *O. aqualis*.

Hvis der, som i figur 15, omtales flere taksonomiske underinddelinger fra samme række (i dette tilfælde brakiopoderne), omtales de under et som former. Ligeledes følges flere af slægtsnavnene i blandt andet figur 15 af betegnelsen sp. eller spp. Disse betegnelser henviser til, om der er henholdsvis én eller flere arter af denne slægt repræsenteret i materialet.

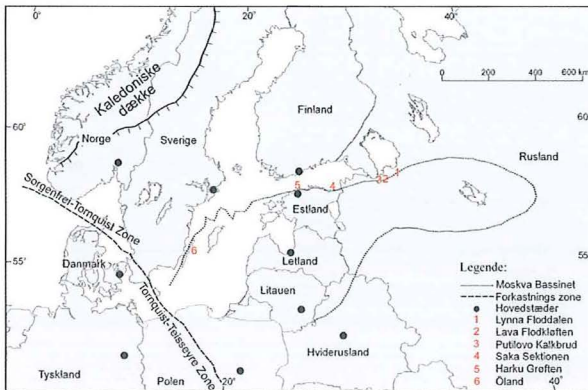
UNDERSØGELSENS FORMÅL

I den østbaltiske Kunda Etage fra Mellem Ordovicium (Sen Arenig – Tidlig Llanvirn) (figur 2) blev der indsamlet brakiopoder fra *Asaphus expansus* Zonen fra Saka Sektionen i det nordøstlige Estland, samt lokaliteterne Putilovo Kalkbrud, Lava Flodkløften og Lynna Floddalen i det nordvestlige Rusland. Tilsammen udgør de et profil på over 200 kilometer fra vest mod øst (figur 3). På hovedlokaliteten, Putilovo Kalkbrud, blev der endvidere samlet materiale fra de overliggende biozoner *A. raniceps* og *A. eichwaldi*. Indsamlingen, der er sket i flere omgange, havde til formål at samle mest muligt makrofossilt materiale fra kalk- og mergellag, der til lejligheden blev nummereret. Lagene kan følges flere hundrede kilometer rundt i palæobassinet (se nedenfor), hvorfor det ville være interessant at se, om de også biostratigrafisk kunne følges. Derved ville det være muligt at få en meget detaljeret biostratigrafi for området. Tidligere er fossilforekomster blevet inddelt i grove biozoner baseret på bestemte trilobitarter. Disse biozoner er dog ikke altid lige præcise. Et eksempel på forskellen mellem de grove biozoner og den mere detaljerede lagnummerering,

der er brugt i denne undersøgelse, ses på figur 5. Den nye fremgangsmåde ville samtidigt afsløre fine fordelingsmønstre for de enkelte fossilgrupper, ligesom palæoøkologiske studier også ville blive meget mere detaljerede end hidtil set i Kunda Etagen.

Figur 2. Kronostratigrafisk inddeling af Ordovicium for det baltiske område i forhold til både den globale og den britiske Serie. Kunda Etagen er fremhævet. Den lito- og biostratigrafiske inddeling af Kunda Etagen er vist på figur 10. De grønne tal i første kolonne angiver alderen i millioner år.

System	Global Serie	Britisk Serie	Regional Etage
ORDOVICIUM	Øvre	Ashgill	Porkuni
			Pirgu
			Vormsi
			Nabala
			Rakvere
			Oandu
			Keila
			Johvi
			Idavere
	Mellem	Lianvirn	Kukruse
			Uhaku
			Lasnamägi
			Aseri
			Kunda
			Volkhov
	Nedre	Tremadoc	Billingen
			Hunneberg
			Varangu
			Pakerort



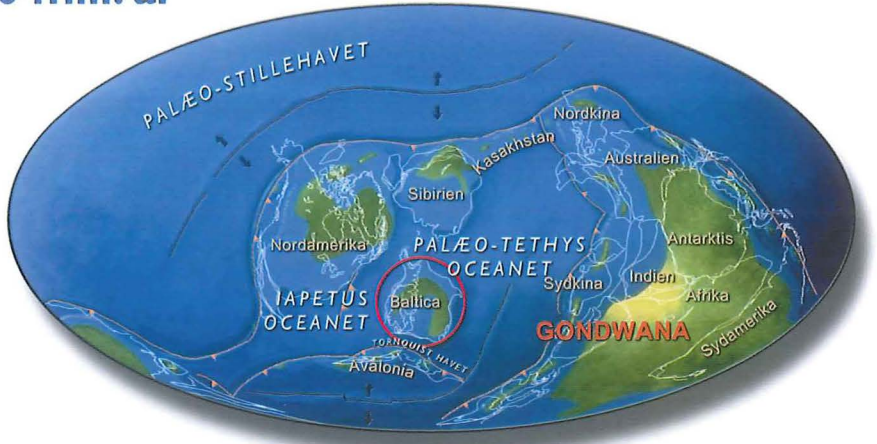
Figur 3. Oversigtskort over det baltoskandiske område med angivelse af de undersøgte sektioners geografiske placering, samt regionens større geologiske strukturer. Denne artikel bygger på materiale fra lokaliteterne 1-4. Endvidere er Moskva Bassinets udbredelse indtegnet.

DEN ORDOVICISKE PERIODE

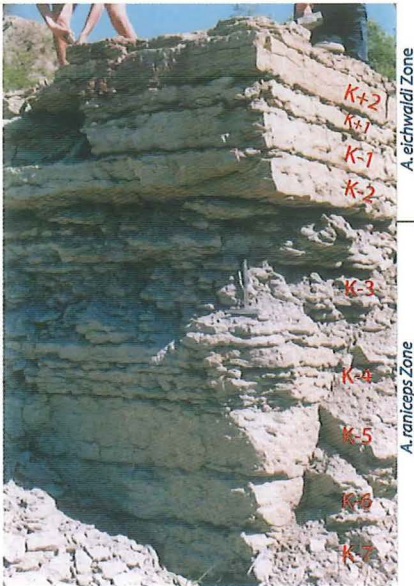
Der er flere forklaringer på den pludselige ændring af det marine miljø i Ordovicium. Hovedårsagen skal nok findes i, at selve den ordoviciske periode var bemærkelsesværdig. Perioden var kendetegnet ved, at alle de større landområder var adskilt af flere tusinde kilometer brede oceaner. På grund af en meget kraftig pladetektonisk aktivitet var verdenshavene på et af de højeste niveauer registreret i phanerozoisk tid. Samtidigt bevirkede den kraftige vulkanske aktivitet, at øbuekomplekser fungerede som en slags oaser, hvor der kunne udvikles liv. Ydermere bevirkede det høje havniveau, at havet skyllede ind over kontinenterne og dannede store, fladbundede og lavvandede epikontinentale have, der slet ikke kendes fra nutiden. Det er netop et af

disse epikontinentale have, altså et hav der var placeret på selve kontinentalpladen, denne undersøgelse tager udgangspunkt i.

460 mill. år



Figur 4. Kontinenternes placering i Mellem Ordoviciet (Llanvirn). Bemærk hvordan kontinenterne ofte er overskyldet af havet. Den røde cirkel i midten af figuren viser Balticas placering. Figuren er gengivet fra Geologisk Museums udstilling 'Danmark i dybet' med tilladelse.



Figur 5. Eksempel på litologien i Putilovo Kalkbrud. De røde markeringer viser den anvendte, højopløselige stratigrafi benyttet i denne undersøgelse i forhold til den ældre, trilobitbaserede, biozonering.

Foto: K.G. Jakobsen.

DET ORDOVICISKE BALTOSKANDISKE PALÆOBASSIN

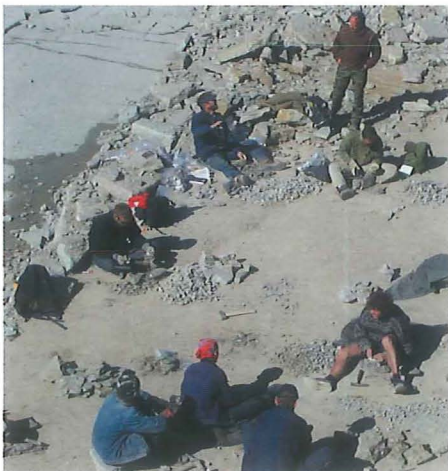
Det ordoviciske baltoskandiske epikontinentale hav udgjorde en betragtelig del af palæokontinentet Baltica gennem hele Ordoviciet. Som angivet på figur 4 dækkede bassinet det meste af Skandinavien og Baltikum og havde sandsynligvis sin østlige grænse øst for Moskva i Rusland. Bassinet var forholdsvis lavvandet, men først og fremmest havde det en meget lav

hældning på cirka 3 meter per kilometer, hvilket resulterede i, at stort set ingen bølgeenergi nåede kysten. Dertil kommer, at bassinets placering på den baltiske plade bevirkede, at det var tektonisk stabilt med stort set ingen indsykning.

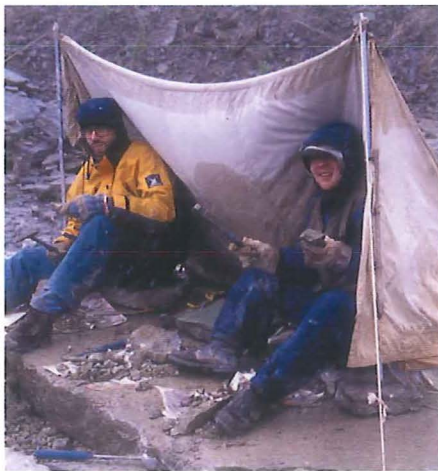
Tidligt i Ordovicium (Arenig) begyndte en meget langsom aflejring af karbonater på 1-3 millimeter per 1.000 år, der primært på grund af Baltica's placering på høje sydlige breddegrader (ca. 60° S) var koldtandskarbonater. Det vil sige kalkslam dannet ved fragmentering og nedbrydning af kalkskallede organismer. På grund af det meget stabile miljø blev kalken aflejret kontinuerligt over store områder, således at man i dag kan identificere disse lag meget nøjagtigt over store afstande.

INDSAMLING OG BEARBEJDNING AF MATERIALET

Rent praktisk foregik indsamlingen ved, at et par russiske sedimentologer udpegede bestemte navngivne kalkbænke, som så blev brudt oppefra og ned. Kalkbænkene blev så lag for lag undersøgt af palæontologerne, der bankede hvert enkelt lag i mindre stykker, mens der med lup blev kigget efter fossiler (figur 6 og 7). Stykker med fossiler blev pakket ned i aviser og plastikposer forsynet med lokalitetsnavn og lagnummer. Herefter blev arbejdspladsen rensed for alle kalkstykker, inden arbejdet med det næste lag kunne begynde, og så fremdeles. På denne måde undgik vi at 'for-



Figur 6. Fossilindsamling. Hvert lag blev nøje gennemarbejdet, hvorefter pladsen blev rengjort så arbejdet med næste lag kunne begynde, uden at det blev 'forurenset' med fossiler fra det foregående lag. Bemærk de horisontalt aflejrede kalkbænke der kan følges over flere hundrede kilometer i det østbaltiske område.



Figur 7. Selvom feltarbejdet var placeret sidst i maj måned undgik vi ikke en, for området, usædvanligt sen snestorm. Foto: A. T. Nielsen.

urene' et lag med et andet lag. Sideløbende med makrofossilindsamlingen blev der indsamlet prøver fra hvert lag med henblik på senere conodontdatering. På hovedlokaliteten, Putilovo Kalkbrud, blev der endvidere indsamlet prøver af mellemliggende mergellag, hvis der fandtes sådanne.

Hjemme i laboratoriet blev de enkelte stykker kalk fortløbende nummereret og indskrevet i en database med angivelse af fossilgruppe, 'kropsdel', bevaringstilstand samt naturligvis lokalitet og lagnummer. Mergelprøverne blev slemmet i forskellige fraktioner, og fossilt materiale over 1 millimeter blev bestemt og indskrevet i databasen.

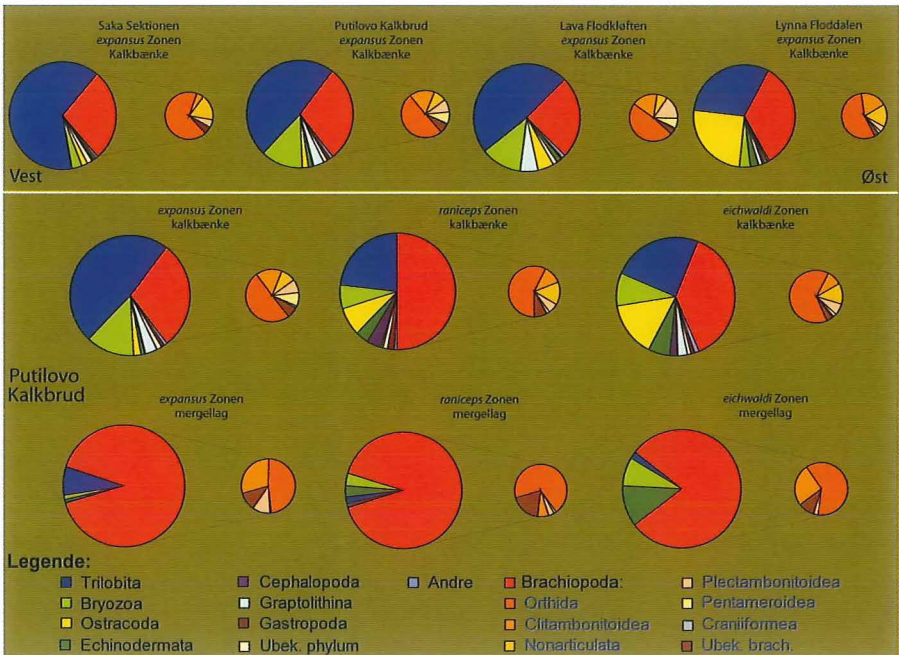
De fremkomne resultater af undersøgelsen er mangesidede og kan nærstudies i specialet udarbejdet af førsteforfatteren. Denne artikel bygger imidlertid kun på palæoøkologiske studier af det, der har med hele faunaen at gøre samt den tilhørende biogeografiske analyse.

DEN ØSTBALTISKE FAUNASAMMENSÆTNING I KUNDA ETAGEN

Faunasammensætningen blev analyseret med henblik på at demonstrere Sepkoskis evolutionære faunaer og Sheehans økologiske evolutionære enheder (EEU'er). Analysen blev udført på to måder: Først blev forskelligheder i faunasammensætningen studeret i *expansus* Zonen langs profilet, dernæst blev skift i sammensætningen undersøgt stratigrafisk opad på hovedlokaliteten Putilovo Kalkbrud. Her blev kalk- og mergellag studeret separat.

I figur 8 er data præsenteret i 10 cirkeldiagrammer, og brakiopoderne er herefter inddelt i et separat – mindre – cirkeldiagram, der viser fordelingen af de forskellige brakiopodgrupper, som omtales i boks 2. Der er en naturlig fejkilde, da nogle dyrerækker nemmere fragmenterer end andre. Ved at tælle alle fragmenter vil man dog alligevel få et generelt billede af, hvilke grupper der er dominerende, og hvilke der ikke er.

For at introducere de mange omtalte dyregrupper er de kort beskrevet i boks 2. Bemærk, at i teksten er de formelle termer blevet fordansket (eksempelvis er Clitambonitoidea blevet til klitambonitiderne).



Figur 8. Fordelingen af den relative faunasammensætning i de undersøgte biozoner. De fire øverste – store - diagrammer viser variationen langs det undersøgte profil, mens de nederste seks – store -diagrammer viser variationen i de to forskellige litologier; hhv. kalk og mergel, i Putilovo kalkbrud. Det indbyrdes forhold af brakiopodgrupperne, hvis navne er angivet med blå skrift i signaturforklaringen, er vist i de små cirkeldiagrammer. Se Boks 2 for en kort gennemgang af dyregrupperne.

BOKS 2

LIDT OM DE OMTALTE MARINE DYREGRUPPER:

Række Brachiopoda

Klasse Orthida – Uddød Klasse der var stærkt dominerende blandt brakiopoderne i specielt Ordovicium. Skallerne ofte ornamenteret med ribber (Kambrium – Perm).

Superfamilie Klitambonitoidea – Karakteriseret ved tætsiddende ribber på begge skaller. En klasse der er specielt kendetegnende for det Baltiske område (Ordovicium).

Superfamilie Pentameroidea – Består af to kraftige, tunge skaller (Kambrium – Devon).

Superfamilie Plectambonitoidea – Kendetegnet ved at være bredere end de er lange, ligesom skallerne ofte er bøjet 'omvendt' af, hvad de er hos andre brakiopodgrupper (Ordovicium – Devon).

Uformelt kaldes ovenstående grupper ofte for artikulate brachiopoder efter skallernes låsesystem.

Underrække Craniformea – Brachiopodgruppe der er kendetegnet ved, at den ene skal er cementeret til et hårdt substrat, for eksempel en sten (Ordovicium – recent).

Nonartikulata – Uformel betegnelse for en anden hovedgruppe af brachiopoder, der ofte lever halvt nedgravet i sedimentet. Endvidere er deres skaller dannet af et andet mineral end både de craniforme og artikulate brachiopoder (Kambrium – recent).

Række Bryozoa – kolonidyr, der lever indkapslet i zooider ('kalkbøks') (Ordovicium – recent).

Klasse Stenolaemata – Bryozoklasse kendetegnet ved cylindriske zooider (Ordovicium – recent).

Klasse Gymnolaemata – Kendetegnet ved ens cylindriske eller kantede zooider (Ordovicium – recent).

RÆKKE ARTHROPODA

Klasse Ostracoda – krebsdyr, der er beskyttet af to skaller (Kambrium? – recent).

Klasse Malacostraca – omfatter blandt andet krabber, rejer, hummere og rejer (? - recent).

Klasse Trilobita – Uddød gruppe der var stærkt dominerende i Nedre Palæozoikum (Kambrium – Perm).

RÆKKE MOLLUSCA

Klasse Monoplacophora – Ormelignende mollusk dækket af en enkelt skal (Karbon? - recent).

Klasse Polychaeta – Mollusk, der er beskyttet af op til 8 plader (Kambrium – recent).

Klasse Bivalvia – muslinger (Kambrium – recent).

Klasse Gastropoda – Snegle (Kambrium – recent).

Klasse Cephalopoda – Blæksprutter (Kambrium - recent).

RÆKKE HEMICHOODATA

Klasse Graptolithina – Uddød dyregruppe, der levede planktonisk, som kolonidyr (Ordovicium – Karbon).

Række Echinodermata – Kendetegnet af både mobile og faststående former, der har femkantssymmetri.

Klasse Echinoidea – Omfatter blandt andet søpindsvin og sømus.

Klasse Crinoidea – Omfatter blandt andet søliljer (Ordovicium – recent).

Klasse Stellerioidea – Søstjerner (Ordovicium – recent).

RÆKKE CNIDARIA

Klasse Anthozoa - inkluderer koraller og søanemoner (Prækambrium - recent).

Række Porifera

Klasse Demospongea – Spongier (vaskesvamp) (Kambrium – recent).

Række Chordata

Klasse Osteichthyes – 'Knoglefisk' blandt andet omfattende de første landgående fisk (Devon – recent).

Klasse Chondrichthyes – Fiskegruppe der blandt andet omfatter hajer og rokker (Silur – recent).

FAUNAENS SAMMENSÆTNING I *EXPANSUS* ZONEN

LANGS PROFILET

Det første forhold der springer i øjnene, når man sammenholder den relative fauna-sammensætning langs det 200 kilometer lange profil fra Saka sektionen i nordøst Estland til Lynna Floddalen i nordvest Rusland, er det relative fald i trilobitter og det forholdsvis konstante forhold af brakiopoder. Fra vest til øst, dvs. fra lavt til dybere vand falder trilobitternes andel fra at dominere med 60 % til lidt over 25 % i Lynna, mens brakiopoderne holder en konstant andel på cirka 25 % langs profilet. Omvendt viser ostrakoderne en markant stigning, specielt fra Lava til Lynna. Echinodermerne bliver også en anelse mere hyppige mod øst.

Graptolitter og bryozoa har deres største forekomst i Putilovo og Lava, og sidst men ikke mindst er gastropoderne, der er sjældne, også en anelse mere hyppige på disse to lokaliteter.

Blandt brakiopoderne er der mindst 50 % dominans af orthiderne. Klitambonitiderne er også meget hyppige i Putilovo, Lava og Lynna, hvor de udgør ca. 1/6 af den samlede brakiopodfauna, men i Saka er de ikke så hyppige. De nonartikulate brakiopoder er hyppige både i Saka og Lynna, men ikke på de midterste lokaliteter. Plectambonitiderne har deres største forekomst i Lava flodkløften, mens de i de andre tre sektioner har en lavere, men ret konstant andel. Pentameriderne har deres største forekomst i Putilovo og Lava, men mangler helt i Saka.

De generelle fordelingsmønstre af alle de undersøgte grupperinger i både Putilovo og Lava sektionerne er næsten identiske, på nær fordelingen af bryozoa og ostrakoderne og en lokal dominans af plectambonitider i Lava. Dette betyder, at der er god korrelation mellem de to sektioner, hvilket også var forventet, da de er placeret blot ti kilometer fra hinanden.

VARIATIONER I FAUNAENS SAMMENSÆTNING I KALKLAGENE I PUTILOVO KALKBRUD

Som omtalt blev faunaen også undersøgt stratigrafisk opad på hovedlokaliteten i Putilovo Kalkbrud, det vil sige biozonerne *Asaphus expansus*, *A. raniceps* og *A. eichwaldi*. Opværts i Putilovo ses det samme fald i den relative andel af trilobitter, som blev observeret mod øst i *expansus* Zonen. Et relativt fald i bryozoa er også fundet, med et minimum i *raniceps* Zonen, mens graptolitterne, der var forholdsvis almindelige i *expansus* Zonen, forsvinder næsten helt i *raniceps* Zonen, for så at komme tilbage på *expansus* niveau i *eichwaldi* Zonen. Gastropoderne går lidt tilbage fra *raniceps* til *eichwaldi* Zonen. Til gengæld udviser ostrakoderne og echinodermerne en relativ stigning op gennem biozonerne. Cephalopoderne har deres største forekomst i *raniceps* Zonen, hvilket også sås umiddelbart under feltarbejdet, da de var meget dominerende og meget store (optil et par meters længde). Denne zone har

også det uformelle, litologiske navn *Vaginatium* kalk eller Orthoceratitkalk, netop efter denne åbenbare forekomst af cephalopoder.

Brakiopoderne har deres højeste dominans på ca. 50% i *raniceps* Zonen. Her ses en relativ stigning hos orthiderne og et relativt fald hos klitambonitiderne fra *expansus* til *eichwaldi* Zonen. Dette er overraskende da klitambonitiderne regnes for at blive mere og mere dominerende op gennem Ordovicium i det Baltiske område. De nonartikulater brakiopoder viser en relativ stigning fra *expansus* til *raniceps* Zonen og bliver på dette relativt høje niveau, mens pentameriderne går kraftigt tilbage. Plectambonitiderne og de craniforme brakiopoder viser ikke større udsving i relativ hyppighed op gennem sektionen.



Figur 9. Dårligt vejr må forventes under en tre uger lang felttur. Men en snestorm sidst i maj, havde selv russerne ikke ventet! Bemærk i øvrigt den tomme cola flaske ved lastbilens førerhus. Den fungerede som vores håndvask.

FORSKELLE I DEN RELATIVE FAUNASAMMENSÆTNING I MERGELLAGENE

Selv om en sandsynlig fejlkilde ved analysen af mergellagene kan være opstået ved slemningsprocessen, er det alligevel klart at brakiopoderne fuldstændigt dominerer disse lag. Herudover fortsætter tendensen med et faldende indhold af trilobitter. Også stigningen i bryozoaer og echinodermer op gennem biozonerne er konsistent med det, der ses fra kalklagene. Som forventet har cephalopoderne deres største forekomst i de mergellag, der findes i *raniceps* Zonen.

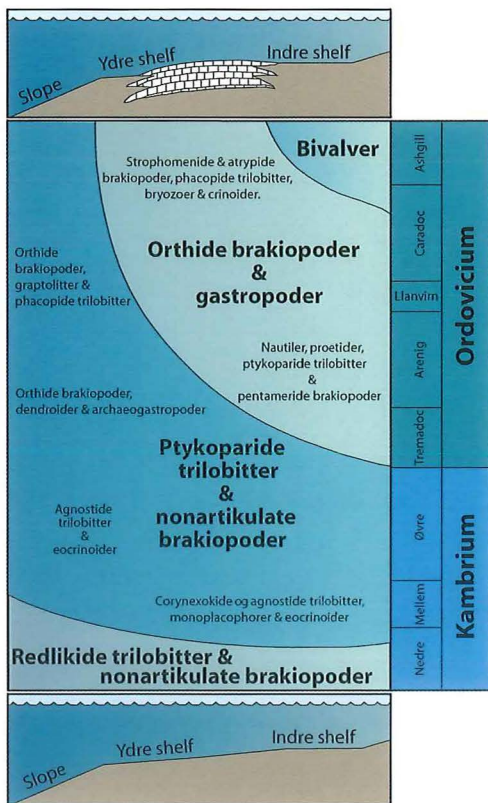
Brakiopoderne viser et mindre fald i hyppighed op mod toppen af sektionen. Det ses at den relative hyppighed af orthider stiger opad - som i kalklagene. Men i

modsatning til, hvad man observerer i kalklagene, ser klitambonitiderne ud til at komme sig over den nedgang, de oplevede i *raniceps* Zonen. Plectambonitiderne viser et fald og pentameriderne forsvinder i *eichwaldi* Zonen. Som forventet er de ofte infaunale og cementerende nonartikulate og craniiforme brakiopoder kun repræsenteret af enkelte individer i *raniceps* mergellagene, inden de forsvinder igen i *eichwaldi* Zonen.

TOLKNING AF CIRKEL-DIAGRAMMERNE

Overordnet er det interessant, at faunaen - fra vest mod øst - bliver mere og mere domineret af suspensionsspisende dyregrupper, som echinodermer (crinoider, altså søliljer, se Boks 2), ostrakoder og brakiopoder. Suspensionsspisere er dyr, der står fast i sedimentet, men ved hjælp af forskellige teknikker fanger maden, som stille og roligt driver forbi dem med bundstrømmen. Det følger godt i tråd med at de østlige sektioner sandsynligvis er blevet aflejret på dybere vand. Aflejningsforholdene har derfor sikkert været mindre energifyldte, specielt ved Lynna sektionen.

Kolonidyrene - såsom de pelagiske (fritflydende i vandmasserne) graptolitter og de bentoniske (bundlevende) bryozoaer - er mere hyppige i de midterste sektioner, hvilket viser at de godt kunne lide højenergi miljøer, men at Saka Sektionen sikkert har været for kystnær. Selvom faldet i graptolitter ved Lynna Floddalen kunne forklares med anoxiske forhold, dementerer det forhold, at de stadig er til stede, dette.



Figur 10. Den bassinværds forskydning af dyregrupper, der er karakteristiske for de tre evolutionære faunaer gennem Kambrium og Ordovicium samt gruppernes placering i forhold til et siliciklastisk (nederst) og et karbonat (øverst) shelfprofil. For trilobitter og brakiopoder er desuden angivet udviklingen for nogle væsentlige undergrupper: Endvidere kan nævnes, at dendroiderne er en orden inden for graptolitterne, archaeogastropoderne hører til gastropoderne og eocrinoiderne er en klasse af echinodermer.

Blandt brakiopoderne antyder forekomsten af klitambonitider, at de foretrak dybere vand. Analysen af mergellagene viser endvidere, at de måske også har været mere substratafhængige end flere af de andre dominerende brakiopodgrupper. De har været meget afhængige af deres eksterne morfologi til at holde sig over sedimentvand grænsen på havbunden (såsom nicherne G5, G9 og G11 i figur 15). De tungere pentamerider ser ud til at foretrække de højere energiniveauer i Putilovo og Lava, hvorimod de nonartikulate brakiopoder foretrækker det modsatte, dvs. de miljøer, der er mest lavvandede, eller der hvor der er dybest vand, altså steder, hvor det kan være en fordel at grave sig ned.

Opad i Putilovo sektionen viser de to forskellige litologier, at faldet i trilobitter ikke er substrat - eller som beskrevet ovenfor - dybderelateret. Dette falder i tråd med Sepkoski og Sheehan, der som det er vist på figur 10 fandt, at den fremvoksende, primært suspensionsspisende palæozoiske evolutionære fauna forrykkede den detritusspisende trilobitdominerede kambriske evolutionære fauna ud på dybere vand fra Mellem Ordovicium og frem. Det undersøgte interval er i den initiale fase af Sepkoski's brakiopoddominerede palæozoiske evolutionære fauna. Dette passer fint ind i den globale trend, men faldet i trilobitter kan også skyldes, at vanddybden simpelthen ikke var stor nok til, at trilobitterne kunne dominere i de undersøgte sektioner.

Det fremgår også, at graptolitterne ikke er bevaret i mergellagene. Dette kan skyldes, at mergellagene er dannet som følge af et fald i havniveau, hvor øget energi har skabt transport, som de skrøbelige kulhinder ikke har overlevet. Dertil kommer, at de efter alt at dømme heller ikke har overlevet slemningsprocessen. Der mangler ydermere ostrakoder og gastropoder i mergellagene. Sidstnævnte sandsynligvis blot fordi de var sjældne, mens ostrakoderne måske har været substratafhængige, hvilket vil sige, at de kun har kunnet leve i bestemte bundsedimenter. Den generelle stigning i antallet af echinodermer og bryozoa ser ikke ud til at skyldes substratet. Grunden til deres stigende dominans er mere relateret til den fremvoksende palæozoiske evolutionære fauna, beskrevet ovenover.

Brakiopoderne viser imidlertid nogle forskelle. Som forventet er der ikke nonartikulate brakiopoder i det bløde substrat, da de med deres infaunale levevis, hvilket vil sige at de levede med hele kroppen begravet i sediment, ikke ville kunne opretholde væggene i deres gravegange. Plectambonitiderne og orthiderne viser en lille forandring i fordeling fra blødt til hårdt substrat, mens klitambonitiderne viser en udpræget preference for det bløde substrat, hvor de er næstmest dominerende efter orthiderne.

Sidst men ikke mindst er det interessant, at cirkeldiagrammerne fra *expansus* Zonen i Lynna sektionen minder en del om kalkbænkene i *eichwaldi* Zonen i Putilovo sektionen. Dette sammenfald skyldes sandsynligvis det højere mergelindhold i kalken i dette interval i Putilovo sektionen. Et eksempel på det høje mergelindhold mod toppen af sektionen i Putilovo kalkbrud er vist på figur 11.



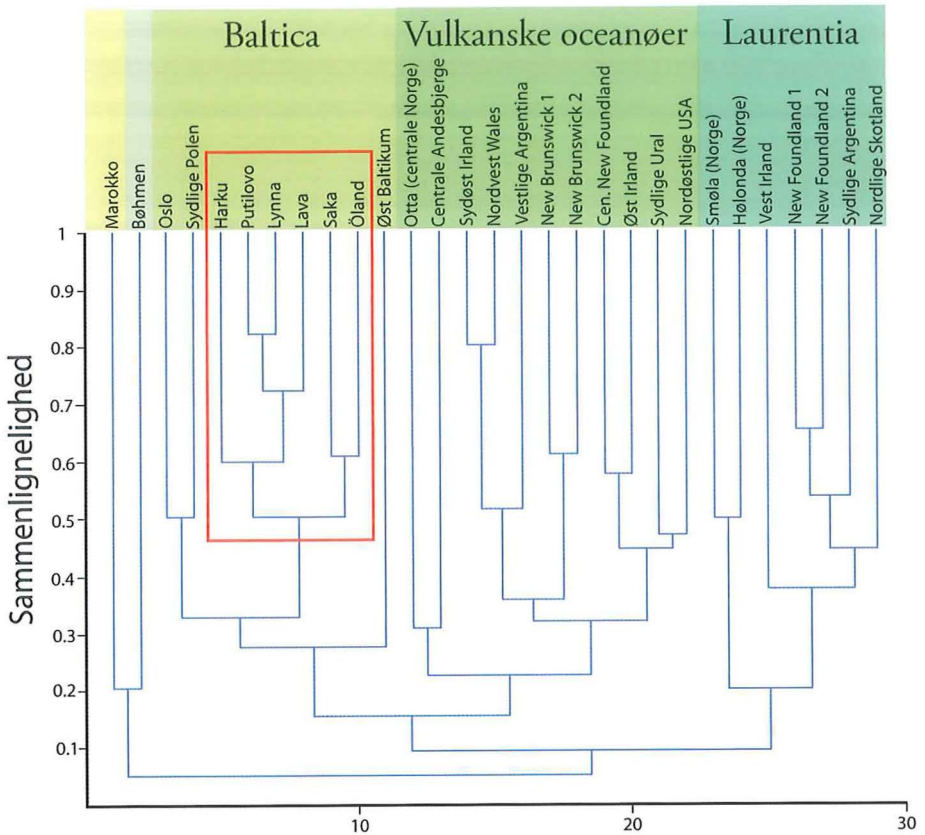
Figur 11. Eksempel på den mere merglede litologi mod toppen af Putilovo sektionen (sammenlign evt. med figur 5). Foto: A.T. Nielsen.

DIVERSITET OG ØKOLOGISKE NICHER I PUTILOVO KALKBRUD

Brakiopodernes diversitet blev også undersøgt. Biodiversitet inddeles i α -, β - og γ -diversitet, hvor α -diversitet måler biodiversiteten på det helt lokale plan, altså diversiteten i de enkelte nicher. β -diversitet sammenholder biodiversiteten på forskellige nicher, mens γ -diversitet måler den regionale diversitet med andre regioner, det vil sige et mere globalt mål for biodiversitet. Figur 12 er et diagram der viser en cluster analyse af brakiopodfaunaer fra det undersøgte tidsinterval fra forskellige dele af verden. Det viser at lokaliteterne i denne undersøgelse har en høj indbyrdes sammenlignelighed. Både med hinanden og med andre lokaliteter fra den baltiske plade. Samtidig ses det, at de er meget forskellige fra de lokaliteter, der ikke ligger på den baltiske plade.

Dette betyder, at brakiopodfaunaen på Baltica var endemisk, altså at den kun fandtes her på dette tidspunkt i geologisk tid, hvilket vil sige, at Baltica har været isoleret af store oceaner, som brakiopodlarver ikke har kunnet forcere. Dette passer fint med den generelle opfattelse af Balticas placering i Mellem Ordovicium (Llanvirn)

Der blev tilsvarende - på brakiopoder fra Putilovo Kalkbrud - udført en undersøgelse af deres diversitet lokalt, på niche niveau (α -diversitet). Som det ses af figur 13, er der en høj diversitet af brakiopoder i Putilovo sektionen. Den maksimale α -diversitet ses i den nedre del af Obukhovo Formationen, hvor der er mindst 50 forskellige former til stede. Sillaoru Formationen og Simankovo Formationen er også kendetegnet ved en høj diversitet (med henholdsvis maksimalt 42 og 38 former), mens Sinjavino Formationen med kun 23 former slet ikke er lige så divers.

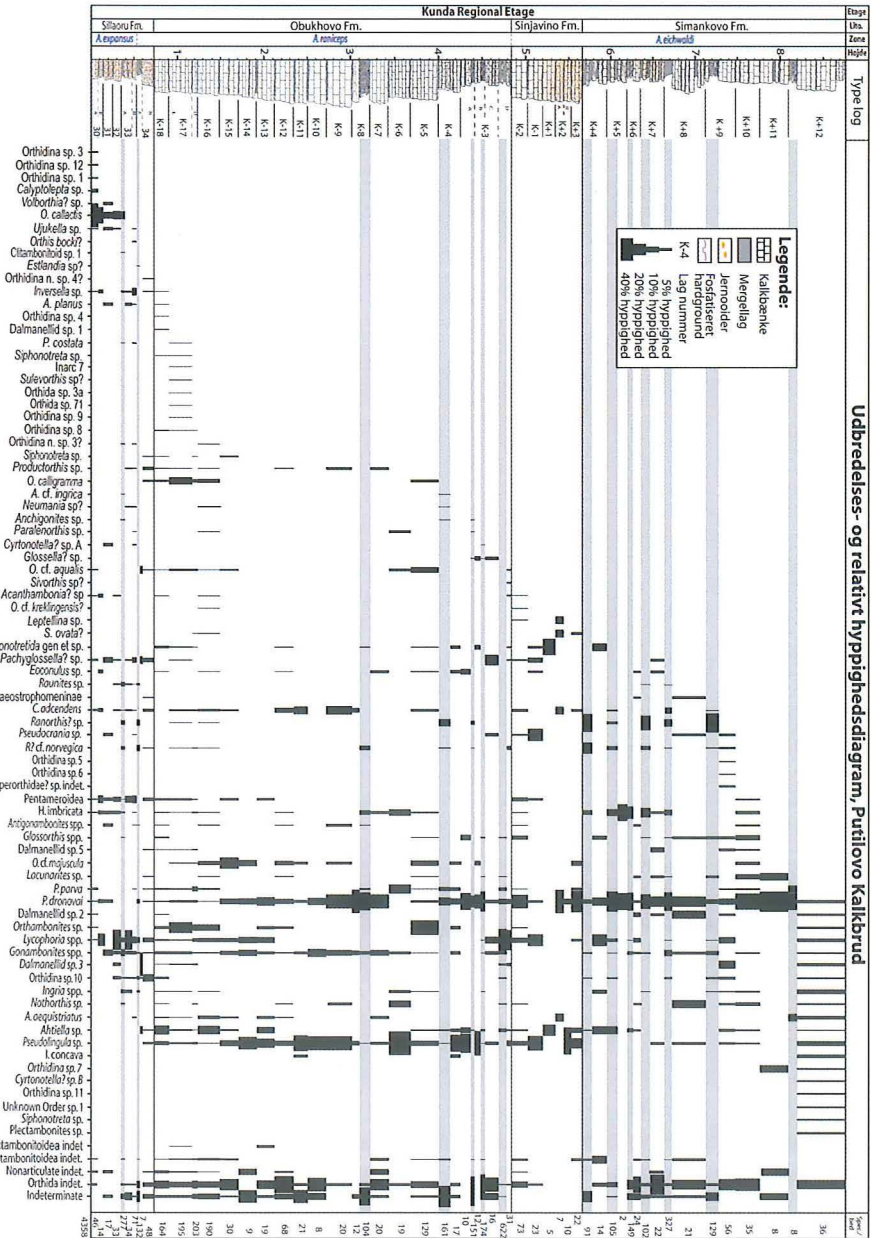


Figur 12. Cluster analyse visende sammenligneligheden mellem brakiopodfaunaer fra lokaliteter på forskellige palæokontinenter i Mellem Ordovicium. Materialet, der ligger til grund for denne undersøgelse, er markeret i den røde firkant. Som det ses af diagrammet, grupperer de undersøgte lokaliteter sig tæt op ad de andre baltiske lokaliteter.

Imidlertid varierer prøvestørrelserne en del. Eksempelvis er der kun 5 eksemplarer i lag K+1, mens der er 203 i lag K-17U. Så for at få en ide om den egentlige diversitet i hvert lag, blev dataene analyseret ved hjælp af Magalef's diversitets index, som er defineret som:

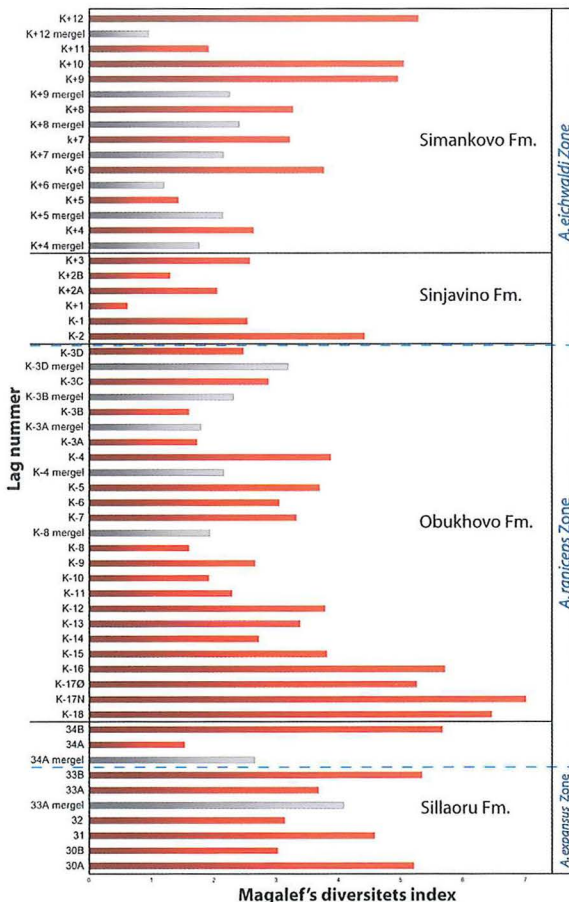
$$\text{Magalef index} = (S-1)/\ln n,$$

hvor S er artsdiversiteten og $\ln n$ er den naturlige logaritme til antallet af prøver. På denne måde er det muligt at få en meget simpel tilnærmelse af forholdet mellem antallet af arter og prøvens størrelse.







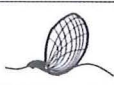






Figur 13. Udbredelses- og relativt mægtighedsdiagram for brakiopoderne i Putilovo Kalkbrud. Bemærk den høje diversitet i bunden af diagrammet. Erosionsprofilen er baseret på feltoptegninger udført af Andrei Dronov, St. Petersburg Universitet. Se legenden for signaturforklaringer.

Figur 14 viser udregningen af indekset for hvert lag i Putilovo sektionen. Udregningen viser de samme tendenser som sås i udbredelsesdiagrammet (figur 13) med den maksimale diversitet i den nederste del af Obukhovo Formationen og en minimumsdiversitet i Sinjavino Formationen. Generelt set fluktuerer diversiteten en del. Specielt i den øvre del af Sillaoru Formationen. Her bliver minimumsdiversiteten hele sektionen, der findes i lag 34A, efterfulgt af en meget høj diversitet i lag 34B. Den høje diversitet fortsætter i den nedre del af formationen til lag K-16, hvorefter den begynder at fluktuere uden igen at nå op på samme niveau. Dog er der en enkelt top nederst i Sinjavino Formationen og tre mod toppen af Simankovo Formationen. I øvrigt ses det, at diversiteten generelt er lavere i mergellagene, hvilket følger i tråd med lignende undersøgelser fra den underliggende Volkhov Etage bygget på materiale fra både Putilovo Kalkbrud og Lynna Floddalen.



Figur 14. Den lagvise fordeling af Magalef's diversitets index i Putilovo Kalkbrud målt på brakiopoder. Rød farve angiver kalklag, mens grå farve indikerer mergel-lag. Lito- og biostratigrafiske enheder er angivet i højre side af diagrammet.

Niche		Former
	G1 - Lavt fastsiddende, umbo nedadvendt. Generelt ventribikonveks, med subrektangulær eller semielliptisk profil.	<i>Orthambonites</i> spp. <i>Nothorthis</i> sp. <i>Glossorthis?</i> sp. <i>Sulevorthis</i> sp. <i>Krattorthis?</i> sp. <i>Sivorthis</i> sp.
	G2 - Lavt fastsiddende, umbo nedadvendt. Subrektangulær med alae, bikonveks, konveksoflan eller planokonveks profil.	<i>Orthis callactis</i> <i>Cyrtanotella</i> sp. <i>Protanicolella</i> sp. <i>Orthis bocki?</i>
	G3 - Lavt fastsiddende, umbo nedadvendt. Buet hængselinje, med suboval til bikonveks profil.	Ingen former fundet
	G4 - Lavt fastsiddende. Bikonveks profil med kraftigt fold og sulcus.	<i>Platystrophia</i> sp.
	G5 - Lavt fastsiddende, sandsynligvis interstitial. Meget små skaller, ventral skal subpyramidal, med åbent delthyrium	<i>Apomatella</i> sp. <i>Neumania</i> sp.
	G6 - Lavt fastsiddende. Dorsibikonveks, med bevægelig fod.	<i>Lycophoria</i> spp.
	G7 - Fastsiddende, umbo hviler på substratet. Ventral skal kraftigt konveks, lille bevægelig fod.	<i>Paurorthis</i> sp. <i>Ranorthis</i> sp.
	G8 - Ambitopic (morfologi ændres ontogenetisk). Juvenil: lavt fastsiddende. Voksen: hvilende på substratet.	Pentamerioidea
	G9 - semiinfaunal. Kraftigt pseudodeltidium, fod stærkt reduceret hos voksne individer, subpyramidal profil, højt ventral interarea.	<i>Hemipronites</i> sp. <i>Clitambonites</i> sp. <i>Lacunarites</i> sp. <i>Gonambonites</i> spp.
	G10 - Semiinfaunal, umbo nedadvendt. Ambitopic? Kraftigt ventribikonveks, med tydelig lamellat ornamentering, fod reduceret hos voksne individer.	<i>Productorthis?</i>
	G11 - Liberosessil (= "sneskostrategi"). Konkavokonveks, veludviklet pseudodeltidium.	<i>Raunites</i> sp. <i>Calyptoptepta</i> sp. <i>Inverseilla</i> sp. <i>Ujukella</i> sp. <i>Ingria</i> spp. <i>Ahtiella</i> sp. <i>Leptellina</i> sp. <i>Cyrtanotella</i> sp. <i>Antigonambonites</i> spp. <i>Iru</i> sp. <i>Palaeostrophomeninae</i>
	G12 - Infaunal. Næsten helt begravet i substratet.	Nonartikulat brachiopoder
	G13 - Enkrusterende (cementerende). Fastsiddende på hårdt substrat	<i>Pseudocrania</i> sp.

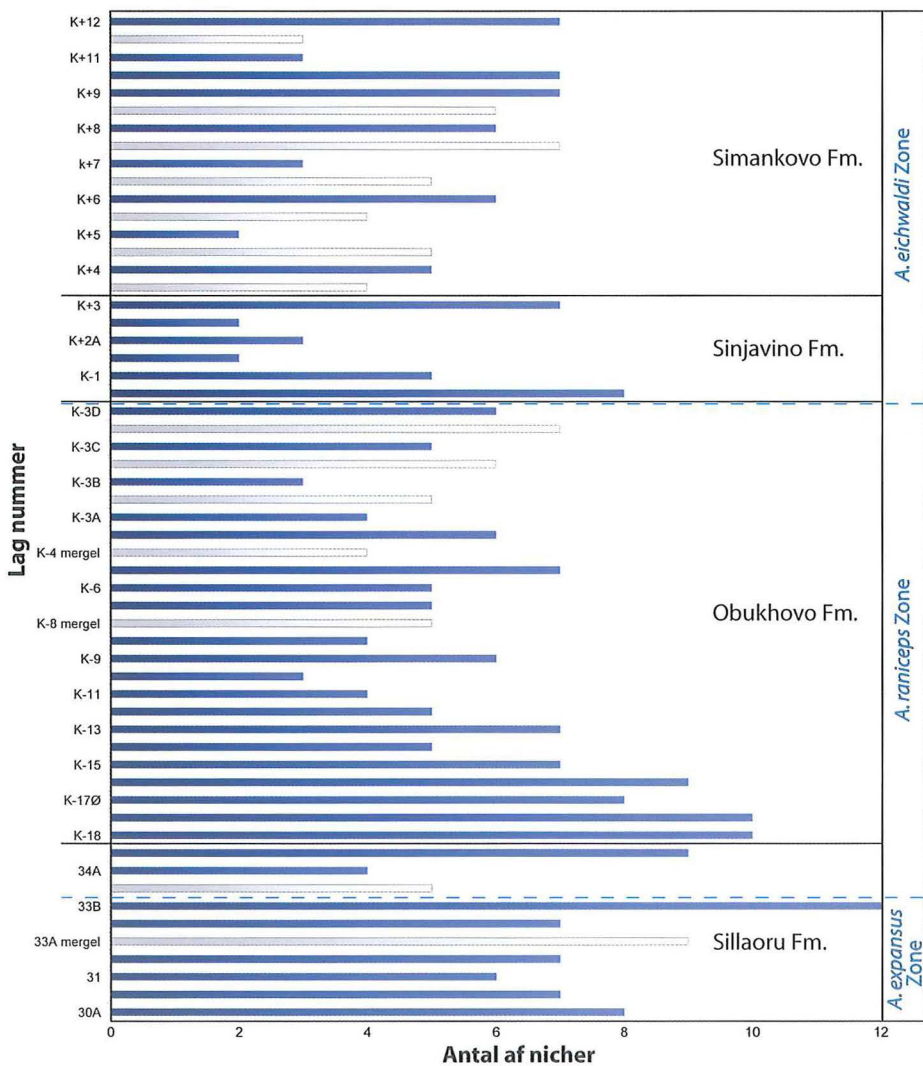
Figur 15. De økologiske nicher der er baseret på brachiopodernes forskellige livsstrategier. De til nicherne henførte former er markeret med blå skrift. Det er de enkelte formers forskellige morfologiske karakterer, der ligger til grund for inddelingen, da disse anses for at være livsstrategirelaterede. Disse morfologiske karakterer er medtaget, uden nærmere beskrivelse af hvad de er, blot for at give et indtryk af hvad der ligger til grund for nicheinddelingen. Generelt fordeler grupperne sig således: orthider findes nicherne G1, G2, G4, G7, G10 og G11, klitambonitiderne ses i G5, G9 og G11, pentameriderne i G8, plectambonitiderne i G11, nonarticulate G12 og de craniforme i G13.

Ovenstående mønster harmonerer også fint med antallet af økologiske nicher, der er udnyttet per lag (figur 16). Disse nicher er opstillet på baggrund af forskellige livsstrategier hos brakiopoderne. Med livsstrategi menes måden, hvorpå dyret var i stand til at indtage føde på substratet (sedimentet). Brugte brakiopoden for eksempel sin fod til at dreje sig mod strømmen? Og var foden lille og tyk eller lang og trådet? Førstnævnte tilfælde ville være en fordel på et relativt hårdt substrat, mens sidstnævnte er en fordel i et blødt, mudret substrat, hvor hver enkelt tråd kan få fat i de enkelte sedimentkorn og dermed bedre forankre brakiopoden. Andre former lå enten halvt eller helt begravet i substratet, hvilket kaldes henholdsvis semiinfaunale og infaunale former, mens andre igen havde meget flade og brede skaller. Denne libero-sessile metode eller 'sneskostrategi' modvirkede, at dyret sank ned i substratet. Der findes også såkaldte enkrusterende former, der ligesom de moderne østers cementerede den ene skal til for eksempel en sten eller en anden brakiopod på havbunden. Nogle former har højst sandsynligt skiftet strategi efterhånden, som dyret voksede sig større. Således har juvenile (unge) individer ofte været enkrusterende eller haft en fod, men som voksne har de på grund af deres større vægt kunne ligge frit i substratet uden at blive væltet af bundstrømme.

Figur 12 viser en tolkning af de forskellige livsstrategier og dermed nicher, der er fundet blandt brakiopoderne i Putilovo Kalkbrud. De er baseret på morfologiske karakterer, som er karakteristiske for forskellige brakiopodgrupper, og menes dermed at være et udtryk for forskellige livsstrategier i forhold til substratet. Der er således anvendt 13 forskellige kategorier i denne undersøgelse. Disse er beskrevet og illustreret i figur 15. For at give et indtryk af, hvordan de 13 inddelinger adskilles, er de morfologiske termer medtaget, men ikke nærmere forklaret

På denne måde er det muligt at vurdere forskelle i brakiopodernes udnyttelse af de økologiske nicher i de forskellige stratigrafiske niveauer i Putilovo sektionen. Som det ses af figur 16 udnyttede brakiopoderne en række forskellige nicher i både kalk- og mergellagene, hvilket kan være med til at forklare den høje diversitet. Der har så at sige været plads til alle.

Generelt er det sådan at fraværet af artikulate brakiopoder antyder et stressende miljø, sandsynligvis med en høj sedimentationsrate og uindbydende bundforhold, mens en divers og dominerende fauna af artikulate brakiopoder peger på et miljø, der svarer til den indre til mellemste del af karbonatrampen (se VARV 2003,4). Den yderste del af denne rampe indeholder ikke artikulate brakiopoder. Dette passer med at brakiopod faunaen i Putilovo Kalkbrud er meget divers og tolket til at repræsentere et meget lavvandet epikontinentalt hav.



Figur 16. Brakiopodernes lagvise udnyttelse af de økologiske nicher i Putilovo Kalkbrud. Blå farve angiver kalklag, mens gråhvid indikerer mergellag. Lito- og biostratigrafiske enheder er angivet i højre side af diagrammet.

Hvis man sammenfattende skal sætte ovenstående undersøgelse ind i et større perspektiv, er det interessant at konstatere at den største diversitet og udnyttelse af de økologiske niches ses i Sillaoru Formationen og den nedre del af Obukhovo Formationen. Dette interval er sammenfaldende med den øverste del af Arenig og

den nederste del af Llanvirn i den Britiske Serie. Det vil sige lige præcis i det interval Sheehan kalder EEU P2 hvor Sepkoski's palæozoiske evolutionære fauna rigtigt begynder at tage fart, for derved at lægge grunden til det der senere skulle blive den store ordoviciske biodiversifikation.



*Figur 17.
Lejrpladsen i Putilovo Kalkbrud. Foto: A.T. Nielsen.*