

Tartu Ülikool  
Loodus- ja täppisteaduste valdkond  
Ökoloogia ja maateaduste instituut  
Geoloogia osakond

Bakalaureusetöö geoloogias (12 EAP)

**Siluri ajastu Lau sündmuse mõju mikrofossiilidele Bebirva 111 puuraugus Leedus**

**Reet Männik**

Juhendajad: prof. Olle Hints  
prof. Tõnu Meidla

Tartu 2024

## **Siluri ajastu Lau sündmuse mõju mikrofossiilidele Bebirva 111 puuraugus Leedus**

Käesolevas bakalaureusetöös uuriti Lau sündmuse mõju orgaanilise kestaga mikrofossiilide kooslustele Bebirva 111 puuraugus Leedus. Uurimus keskendus kitiinikute ja skolekodontide levikumustritele Hilis-Siluri setetes, ning nende fossiilirühmade muutustele sündmuse eel ja järel. Selgus, et kitiinikute kooslustes toimus märkimisväärsed muutused liikide levikus, ent skolekodontide mitmekesisus ja arvukus püsis Lau sündmuse vältel stabiilne. Järeldati, et organismirühmad reageerisid keskkonnamuutustele erinevalt. Balti paleobasseinis olid planktilised kitiinikud Lau sündmuse suhtes tundlikumad, kui bentilise eluviisiga hulkhariassid, mille fossiilideks on skolekodondid.

Märksõnad: Balti paleobassein, Silur, Lau isotoopsündmus, väljasuremine, kitiinikud, skolekodondid

CERCS kood: P450 stratigraafia

## **Effects of the Silurian Lau Event on organic-walled microfossils in the Bebirva 111 drill core, Lithuania**

In this bachelor's thesis, the impact of the late Silurian Lau extinction on communities of organic-walled microfossils in the Bebirva 111 drill core in Lithuania was examined. The study focused on changes in the distribution of chitinozoans and scolecodonts within Silurian sediments, both before and after the Lau event. It was discovered that significant changes occurred in the distribution of chitinozoan species while the diversity of scolecodonts remained rather stable and constant throughout the Lau event. The findings concluded that different organism groups responded differently to environmental changes – planktic chitinozoas in the Baltic paleobasin were in general more sensitive to the changes compared to the benthic polychaete worms, represented by scolecodonts.

Key words: Baltic paleobasin, Silurian, carbon isotope event, extinction, chitinozoas, scolecodonts

CERCS code: P450 stratigraphy

## Sisukord

1	Sissejuhatus.....	4
2	Geoloogiline taust.....	5
2.1	Siluri ajastu ja Lau sündmus.....	5
2.2	Balti paleobassein.....	9
3	Happeresistentsed mikrofossiilid.....	11
3.1	Kitiinikud.....	12
3.2	Skolekodondid.....	15
4	Materjal ja meetodid.....	17
5	Tulemused ja arutelu.....	19
5.1	Kitiinikud.....	20
5.2	Skolekodondid.....	29
6	Kokkuvõte.....	46
	Summary.....	47
	Tänuavaldused.....	48
	Kirjanduse loetelu.....	49

# 1 Sissejuhatus

Siluri ajastu, periood u 443 kuni 416 miljonit aastat tagasi, on tuntud järskude keskkonnamuutuste poolest. Hilis-Siluris toimunud Lau sündmus, üks märkimisväärsemaid väljasuremisi Maa ajaloos, mõjutas mereelustiku mitmekesisust ja levikut (Melchin jt 2020). Selle sündmuse uurimine on oluline, et mõista erinevate ökosüsteemide haavatavust ja kohastumisvõimet paleokliimaatiliste- ja keskkonna muutuste suhtes. Lau sündmuse käigus esinenud muutused mõjutasid erinevaid organismirühmi, põhjustasid liikide kadumist ja ökosüsteemide ümberkorraldust, mõjutades nii madalveelisi kui ka sügavamaid merelisi keskkondi.

Eesti aluspõhjas dateeritakse Lau sündmust Paadla kihistu ülemisse ossa, mis vastab globaalse Ludlow ajastiku ülemisele osale (Männik 2014). Lau sündmuse globaalset iseloomu näitavad mitmed geokeemilised teadusuuringud. Selgeid muutusi süsinikuringes ja ookeanivee keemias näitavad süsiniku ( $\delta^{13}\text{C}$ ) ja hapniku ( $\delta^{18}\text{O}$ ) isotoopkoostise uuringud, mis kõrvutades paleontoloogilise infoga annavad ülevaate selle ajaperioodi keskkonna- ja elurikkuse dünaamikast (Bowman jt 2019).

Siluri ajastu alguseks oli Baltika kontinent nihkunud lõunapoolkeralt ekvaatori-lähedastele laiuskraadidele, kus valitses troopiline kliima (Torsvik ja Cocks 2013; Melchin jt 2020). Šelfimereline Balti paleobassein kattis Siluri ajastul laia ala Skandinaaviast ja Baltikumist. Balti paleobasseini setted on valdavalt hästi säilinud ja stratigraafiliselt detailselt liigestatud, võimaldades analüüsida üksikasjalikult nii lokaalseid kui ka laiemaid geoloogilisi sündmusi ja paleo-elurikkuse mustreid (Rõõmusoks jt 1997).

Käesolev töö keskendub orgaanilise kestaga mikrofossiilidele, peamiselt kitiinkutele ja skolekodontidele, et mõista kuidas Lau sündmus mõjutas nende levikut ja taksonoomilist mitmekesisust. Varasemad Lau sündmuse uuringud on hõlmanud mitmeid fossiilirühmi (Bowman 2019), kuid tervikpildi saavutamiseks on oluline lisada ka kitiinikud ja skolekodondid. Kitiinikud, mis levisid kõikidel kontinentidel alates Ordoviitsiumist kuni Devonini, pakuvad olulist teavet globaalsete sündmuste kohta (Miller 1996), olles ühtlasi oluliseks biostratigraafiliseks tööriistaks kivimkihtide dateerimisel. Nende ulatuslik levik võimaldab ülemaailmset stratigraafilist korrelatsiooni ja levikupilt annab teavet tolle aja kohta. Skolekodondid, hulkharjasusside fossiilistunud lõua-aparaadi elemendid, võimaldavad analüüsida Siluris Balti paleobasseini elurikkuse dünaamikat ja omavad potentsiaali

paleokeskkonna rekonstrueerimisel (Eriksson jt 2014). Tänu suurele arvukusele, mitmekesisusele ning happeresistentsusele on mõlemad fossiilirühmad väärtuslikud Siluri ajastu kliima- ja keskkonnamuutuste tõlgendamisel. Lõputöö jaoks valitud Bebirva 111 puurauk sisaldab rikkalikult mikrofossiile uurimaks eelnimetatud rühmade levikupildi muutusi Lau sündmuse kontekstis.

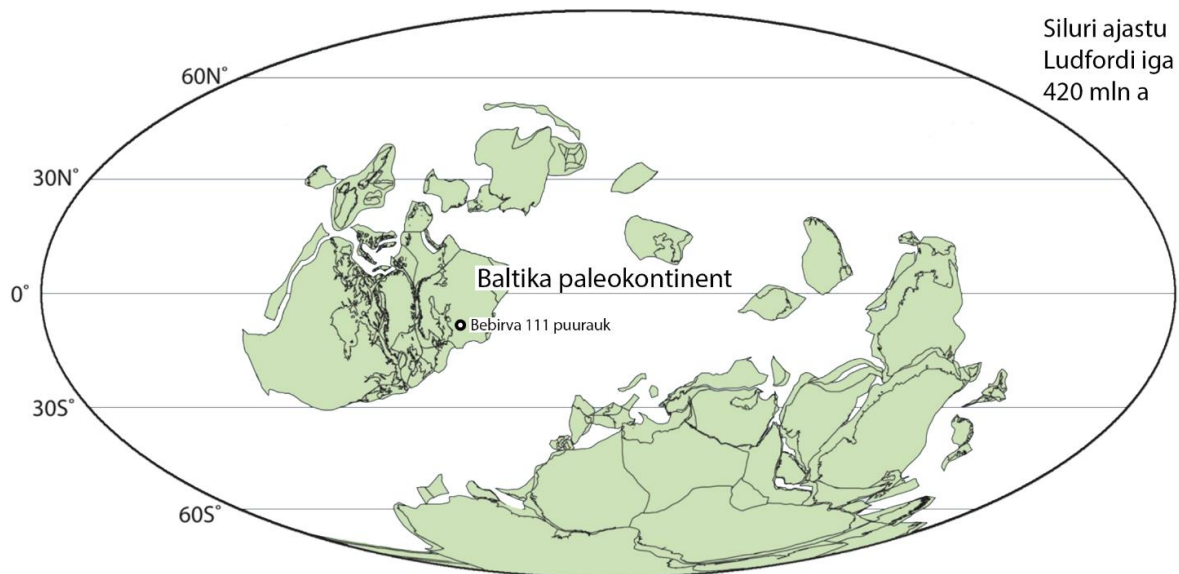
Töö eesmärgiks on dokumenteerida ja analüüsida kitiinikute ja skolekodontide levikut, arvukust ja liigilist mitmekesisust Lau perioodi eel, vältel ja pärast seda, ning selgitada sündmuse mõju nendele fossiilirühmadele. Oluliseks aspektiks on võrrelda saadud tulemusi varasemate uuringutega ning leida materjali täiendamaks seniseid teadmisi Balti paleobasseini biogeograafiast ja Lau sündmuse ulatusest.

## 2 Geoloogiline taust

### 2.1 Siluri ajastu ja Lau sündmus

Ordoviitsiumi lõpus toimus Fanerozoikumi suuruselt teine väljasuremine (Ordoviitsiumi-Siluri väljasuremine), hävitades lühikese aja jooksul ligi 85% tol ajal Maal elanud liikidest. See sündmus algas Hilis-Ordoviitsiumis, kui kiire kliima jahenemine põhjustas jääaja maksimumi, mis omakorda tekitas märkimisväärse meretaseme languse ning põhjustas muutusi ookeanivee keemias. Järgneval Siluri ajastul algas elustiku järkjärguline taastumine, mida iseloomustas uute liikide kiire lisandumine ja ökosüsteemide paranemine (Cooper jt 2012), ning jätkus taastumine Ordoviitsiumi-lõpu väljasuremisest. Algas ka Siluri-Devoni „maismaa radiatsioon“ (*terrestrial radiation*), mille käigus toimus järsk taimestiku liigirikkuse suurenemine maismaal, mis on võrreldav Kambriumi plahvatusega mereelustikus (Frýda jt 2021).

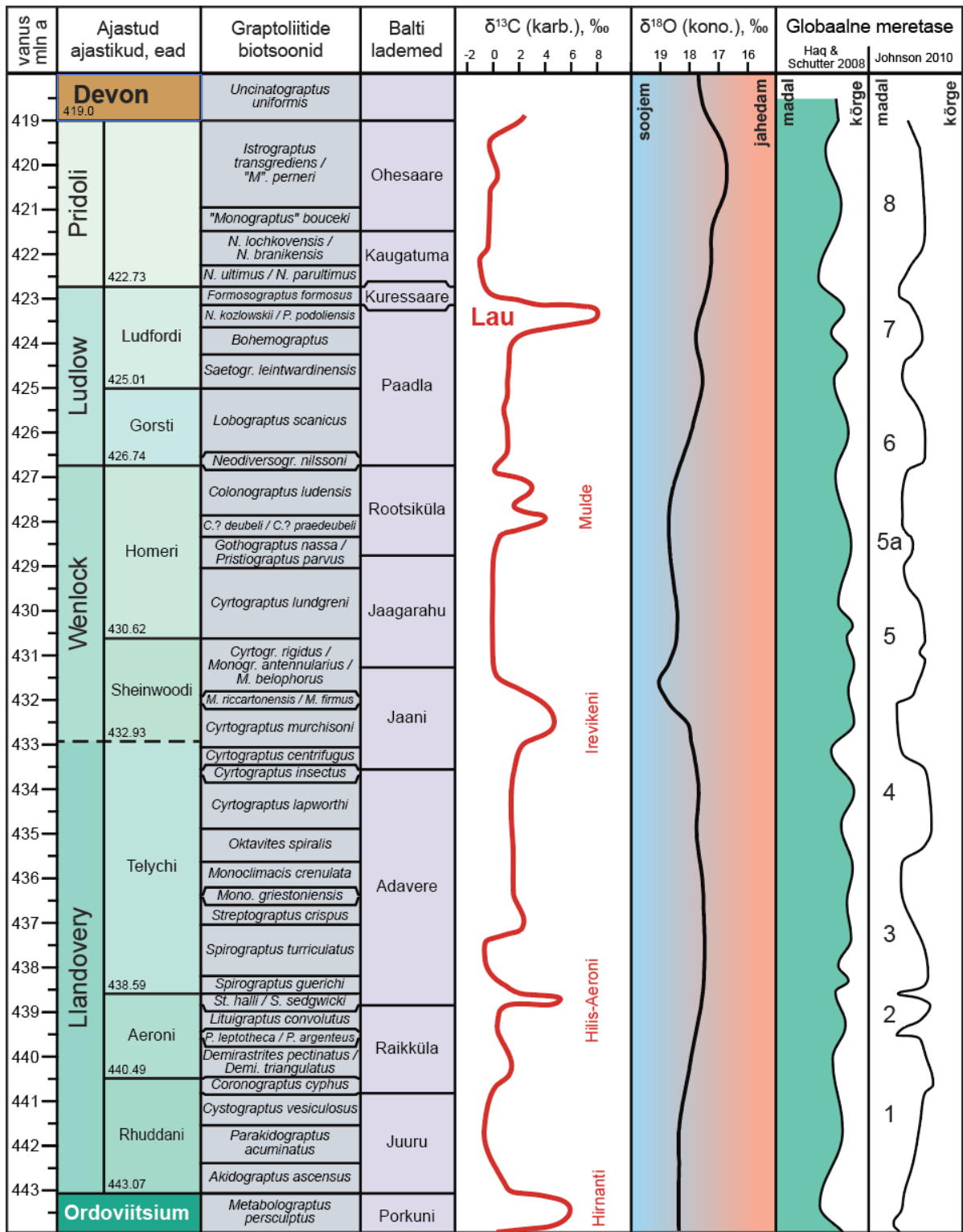
Ordoviitsiumi lõpus asus Baltika paleokontinent lõunapoolkeral, liikudes põhja poole jõudis see Siluri alguseks palavvöötmesse (Torsvik ja Cocks 2013; joonis 1).



**Joonis 1.** Baltika paleogeograafiline asend Ludfordi eal, 420 mln a tagasi (Torsvik ja Cocks 2013 järgi). Käesolevas töös uuritud Bebirva 111 puurauk asus lõunapoolkeral 10 laiuskraadi lähistel.

Silur, mis algas u 443 ja lõppes u 416 miljoni aasta eest, oli Faneroosiumi lühim ajastu. Siluri kihid, mis lasuvad Ordoviitsiumil ja on kaetud Devoni kihtidega, jaotatakse neljaks ladestikuks alates vanimast: Llandovery, Wenlock, Ludlow, Pridoli (Melchin jt 2020). Kuna Balti paleokontinent asus Siluris troopikas, ei mõjutanud ajastu alguse regionaalsed jäätumised Lõuna-Ameerikas ja Aafrikas seda piirkonda otseselt (Torsvik ja Cocks 2013).

Siluri ajastut iseloomustavad vähemalt seitse ülemaailmset suuremat süsiniku isotoopsündmust, mis viitavad olulistele biosündmustele ja keskkonnamuutustele. Neist silmapaistvamad on Hilis-Aeroni, Irevikeni, Mulde ja Lau sündmused, mis märgivad suuremaid episoodilisi muutusi Siluri jooksul. Kuigi need sündmused toimusid suhteliselt lühikese aja jooksul, näitavad need selgelt ajastule iseloomulikku dünaamilisust kliimas, ookeanivee keemias ja bioloogilises mitmekesisuses (Melchin jt 2020; joonis 2).



**Joonis 2.** Siluri ajastu kronostratigraafia, graptoliitide biostratigraafia, Balti regionaalsed lademed, süsiniku isotoopkõver koos peamiste biosündmustega ning kliima- ja meretaseme trendid Melchin jt (2020) järgi.

Siiski on oluline märkida, et Siluri bioloogilised sündmused kujutasid endast pigem liikide koosseisu järkjärgulist muutumist kui äkilist ja üheaegset väljasuremist. Üks märkimisväärsemaid neist sündmustest, Lau sündmus, esindab selgelt Siluri perioodi geoloogiliste ja bioloogiliste muutuste tippu. Seda peetakse üheks olulisemaks ülemaailmseks geobiosündmuseks, mis leidis aset Ludlow ajastikul, Hilis-Ludfordi eal (Frýda jt 2021).

Konodontide järkjärguline väljasuremine Gotlandi saarel, Lau piirkonnas, on dokumenteeritud paljudes L. Jeppsoni ja teiste autorite teadustöodes (Eriksson jt 2009 ning viited seal). Sügavamas merekeskkonnas toimus graptoliitide väljasuremine, mis on tuntud nn *kozłowskii* sündmusena. Algselt käsitleti Lau ja *kozłowskii* sündmust eraldiseisvatena, arvestades, et need olid seotud erinevate keskkondadega: Lau sündmus iseloomustas madalamas vees konodontide väljasuremist, samal ajal kui sügavamas vees graptoliitide väljasuremist defineeriti *kozłowskii* sündmusena. Hilisemate uuringute käigus selgus, et nii Lau kui *kozłowskii* sündmusega seostatavad indeksliigid, vastavalt graptoliitide puhul *Neocucullograptus kozłowskii* ja konodontide puhul *Polygnathoides siluricus* paiknevad geoloogilisel ajakaalal üsna kõrvuti, võimaldades need sündmused ühendada ühtse termini Lau/*kozłowskii* sündmuse alla. See markantne sündmus on küll kergesti äratuntav, kuid selle täpsete ajaliste piiride üleminekulisus muudab keeruliseks sündmuse kasutamise täppis-stratigraafias (Frýda jt 2021).

Viimastel aastakümnetel on Siluris dokumenteeritud mitmeid lühiajalisi globaalseid positiivseid süsiniku isotoopkoostise hälbeid, nn ekskursionid (CIE), mille amplituudid ulatuvad mitmete promillideni. Lau bio- ja geosündmusega kaasnes üks suurimaid süsiniku isotoopkoostise hälbeid Fanerosoikumis. Üks suurimaid süsiniku isotoophälbeid Fanerosoikumis on tuntud kui Kesk-Ludfordi süsiniku isotoopsündmus, lühendina MLCIE (Mid-Ludfordian Carbon Isotope Excursion). Isotoopsündmust on seostatud Lau biosündmusega ning see on tuvastatud mitmel paleokontinendil (Frýda jt 2021). On tõendeid, mis toetavad põhjuslikku seost keskkonna ja ookeanivee koostise muutuste ning väljasuremise vahel (Bowman jt 2019, 2021). Käesolevas töös on käsitletud Lau sündmust, kui kompleksset bio-geosündmust, mis hõlmab nii väljasuremist kui süsiniku isotoopkoostise järsku muutust.

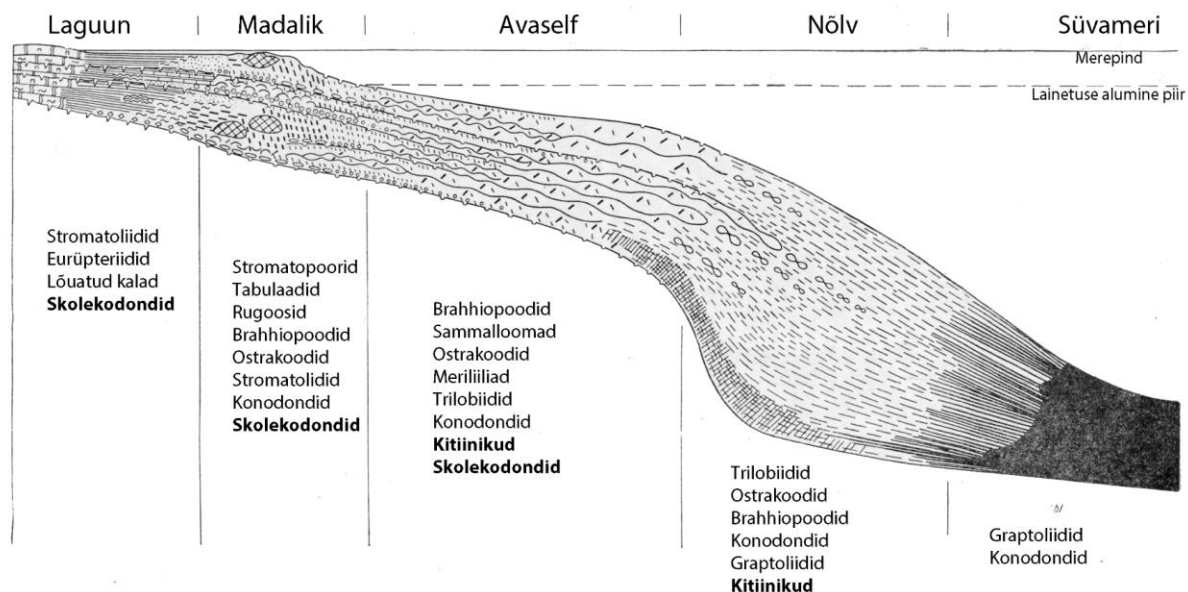
Lau sündmus oli oluline lühiajaline muutus, mis paistis silma märkimisväärsete positiivsete stabiilsete süsiniku isotoopide ekskursionidega (CIE) (joonis 2), mille tohutut ulatust on tavapärase protsessidega raske selgitada. Selle ulatuslik mõju viis kogu mereelustiku väljasuremisprotsendi kõrgele ja arvestades sündmuse lühikest kestust geoloogilises mõttes ning ulatuslikku piirkonda, rannikualadest avaookeanini, võib Lau sündmust pidada massväljasuremiseks (Calner 2008).

Eestis on Siluri ajastu kivimeid ja kivistisi uuritud põhjalikumalt üle 150 a. Eriti tuleb rõhutada Freidrich Schmidti töid aastatel 1858, 1881 ja 1892, mis panid aluse Siluri stratigraafilisele klassifikatsioonile. Hiljem täiendasid seda Hendrik Bekker (1922, 1925), Artur Luha, (1930, 1933, 1946) ning paljud hilisemad teadlased, kelle panus aitas kaasa tänase regionaalse klassifikatsiooni arendamisele (Rõõmusoks jt 1997). Praegu kasutuseloleva Siluri stratigraafilise skeemi koostas Peep Männik (Männik 2014).

## 2.2 Balti paleobassein

Balti paleobassein kujutas endast suurt šelfimerelist settebasseini, mis asus praeguste Balti riikide aladel, mis moodustas osa laiemast Ida-Euroopa platvormist (Nestor ja Einasto 1997). Täpsemalt asus Balti paleobassein Ida-Euroopa kraatoni lääneserval ja koosnes Peri-Balti alambasseinist, mis asub praeguse Läänemere piirkonnas, ning Peri-Tornquisti alambasseinist, mis levib piki Tornquist-Teisseyre tsooni (TTZ) (Lazauskiene jt 2002).

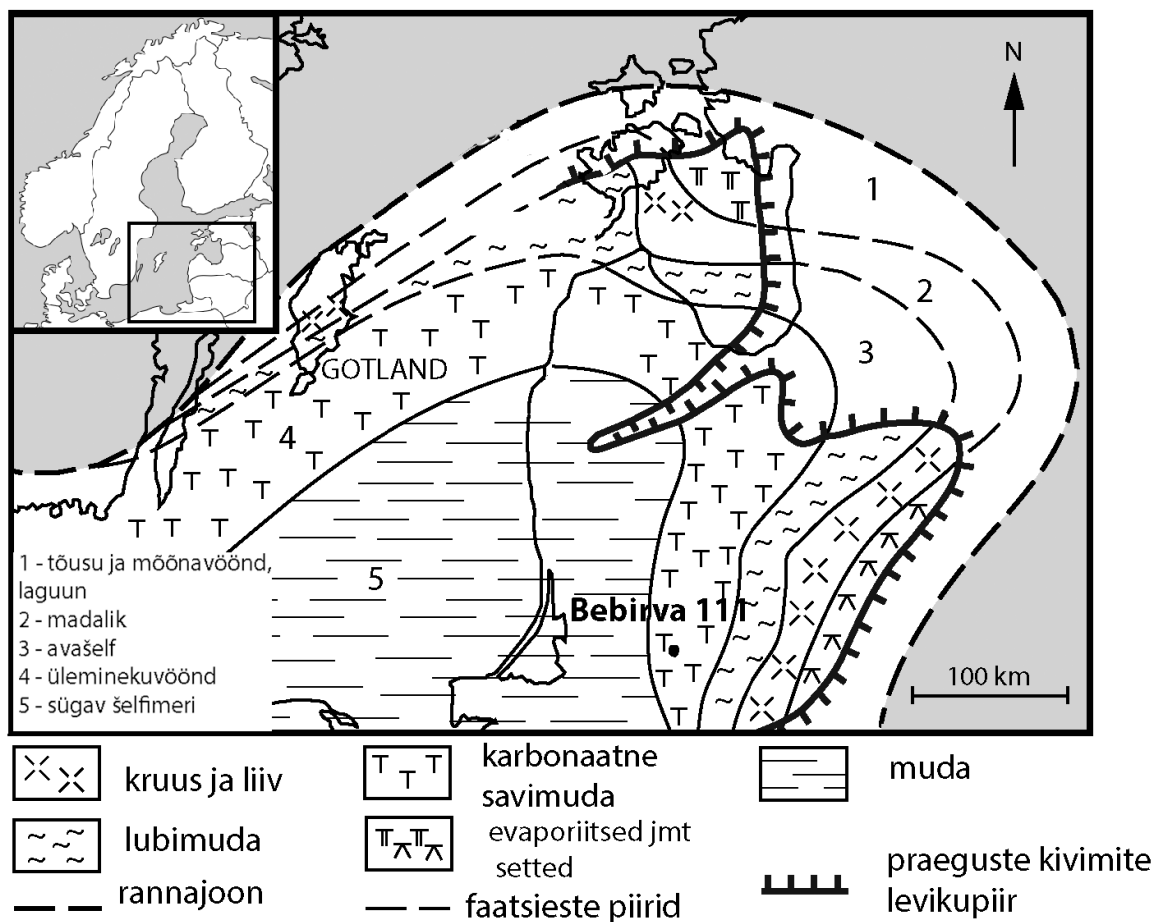
Balti paleobassein oli iseloomulik oma mitmekesisest settekeskkondade poolest, sisaldades nii sügavama- kui ka madalamaveelisi ja üsna rannikualadele iseloomulikke setteid, mis kajastuvad ka litostratigraafilises liigestuses. Paleobasseini aladelt on võimalik leida erinevaid lubjakive, dolokive, mergleid ja orgaanikarikkaid mudakive. Mitmekesisest settekeskkonda iseloomustavad ka erinevad fossiilid, nagu graptoliidid, konodondid, brahhipoodid, korallid, molluskid, trilobiidid, okasnahksed, sammalloomad jpt, mis peegeldavad paleobasseini keskkonna ulatuslikku varieeruvust (Nestor ja Einasto 1997; joonis 3).



**Joonis 3.** Siluri Balti paleobasseini sedimentoloogiline mudel (Nestor ja Einasto 1977 järgi).

Siluri ajastule on Balti paleobasseinis iseloomulik varasemate ajastutega võrreldes kiirenev setete ladestumise tempo (Šliaupa ja Hoth 2011). Balti paleobasseinis on Ülem-Proterosoikumi ja Faneroosoikumi setteid, ning kihtide paksus ulatub kohati enam kui 5 kilomeetrit. Faneroosoikumi setted moodustuvad Balti paleobasseinist 75%, millest suurem osa on pärit Siluri ajastust, luues ajaliselt pideva ja tervikliku settekompleksi. Balti paleobasseini sügavamates osades suureneb säilinud Siluri setendite paksus, kirjeldatud on enam kui 3 kilomeetri paksuseid süvamere kiltasid (Lazauskiene jt 2002).

Paleosoikumi alguses valitses Balti basseini tektoonikas vajumine, millele sekundeerisid lühiajalised tõusmisfaasid. Hilis-Ordoviitsiumis vajumine kiirenes ning jätkus kogu Siluri perioodi vältel, seda näitavad tektoonilised analüüsid. Eriti suurenes vajumine paleobasseini edelaosas, kus see ületas 100 m/Ma. Lisaks näitavad uuringud, et varajases Siluris oli peamine settematerjali sissekandeala idas, samas kui hilises Siluris tulid setted paleobasseini peamiselt läänest (Lazauskiene jt 2002; joonis 4).



**Joonis 4.** Siluri paleobasseini settekeskkonnad Ludlow ajastikul ning töös käsitletud Bebirva 111 puuraugu asukoht (Kaljo jt 2015 järgi).

### 3 Happeresistentsed mikrofossiilid

Happeresistentsete mikrofossiilide hulka loetakse organismide jäänuseid, mis on tänu oma keemilisele koostisele (fosfaatne, silikaatne või orgaanilisest ainest) vastupidavad happega töötlemisele. Mikrofossiilid on geoloogilistes uuringutes väärtuslikud tööriistad, kuna need on lihtsalt kättesaadavad ka puursüdamikest. Suurem huvi happeresistentsete mikrofossiilide vastu algas 1960ndatel, mil neid hakati kasutama nafta- ja gaasimaardlate otsingutel (Liang jt 2023).

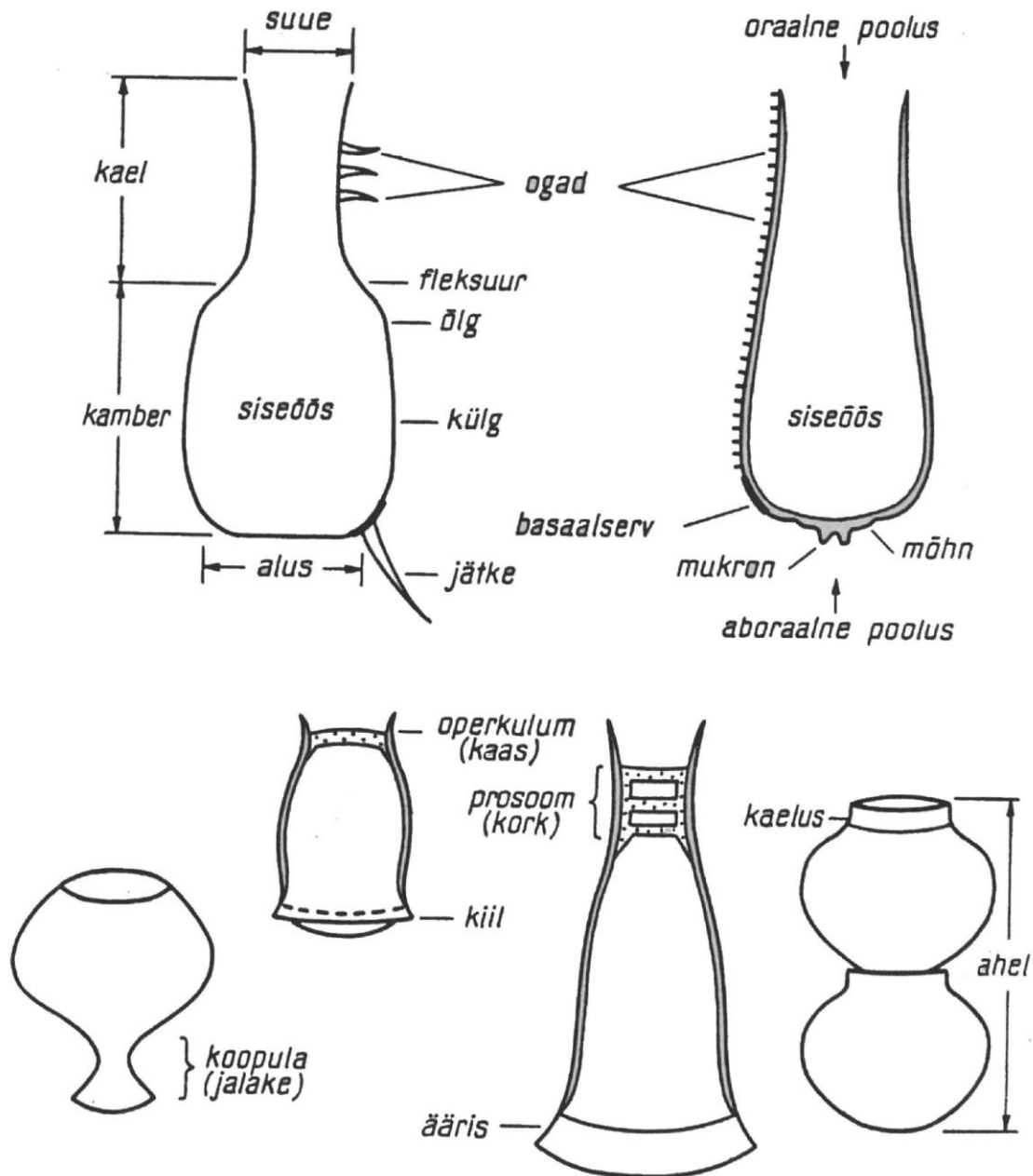
Happeresistentsus viitab materjalide võimele vastu pidada laboratoorses lahustusprotsessides kasutatavatele hapetele. Mikroskoopiliste fossiilide kogumiseks kivimiproovist kasutatakse põhiliselt vesinikfluoriidhapet (HF), vesinikloriidhapet (HCl) või lahjat äädikhapet (CH<sub>3</sub>COOH). Kasutatava happe valik sõltub fossiilide keemilisest koostisest. Orgaanilise materjali puhul, nagu akritarhide, kitiinikute, skolekodontide ja melanoskleriitide uurimisel,

võib kasutada kõiki eelnimetatud happeid. Vesinikkloriidhappe kasutamisel tuleb arvestada, et see lahustab ära ka kõik fosfaatse koostisega fossiilid nagu konodondid ja lingulaatsed brahhiopoodid. Seetõttu eelistatakse võimalusel lahjat äädikhapet, mis on vähem agressiivne, kuid fossiilide väljalahustumine on aeganõudvam, ulatudes dolokivide puhul kuni mõne kuuni. Taoline happega töötlemine teeb võimalikuks fossiilide kontsentreerimise ja edasise uurimise, kuna lahustusprotsess eemaldab põhikivimi ning allesjääv fossiilne materjal jääb muutumatuks.

### 3.1 Kitiinikud

Kitiinikud on orgaanilise kestaga mikrofossiilide rühm, mis on esindatud alates Alam-Ordoviitsiumist kuni Ülem-Devonini ja mida leidub merelistes settekivimites kõikidel kontinentidel (Miller 1996). Tänu laialdasele levikule on kitiinikud olulised biostratigraafias ja kasulikud paleogeograafiliste rekonstruktsioonide jaoks (Paris jt 1999).

Kitiinikute kest koosneb mustast, kitiini meenutavast orgaanilisest ainest, kuid kesta täpse koostise teadmatus raskendab nende klassifitseerimist. Kitiinikute keskmine pikkus varieerub vahemikus 150–250  $\mu\text{m}$ , väikseimad on umbes 50  $\mu\text{m}$  ja suurimad võivad küündida kuni 2,7 mm-ni (Nõlvak jt 2019). Morfoloogiliselt eristatakse kitiinikuid kambri kuju järgi. Kitiinikute kambriid võivad olla mitmesuguse kujuga, sealhulgas lapikud, sfäärilised, poolsfäärilised, ovaalsed, koonilised, kolvikujulised või silindrilised. Kambri siseehitus on lihtne, selle ühes otsas on suue, mis on suletud kaane- või korgilaadse struktuuriga. Kambri välispind on kas sile, poorne, vildilaadne, tüükataoline, karvade või okastega, võrkstruktuuriga, vahel hargnevate jätketega (Paris jt 1999). Eestikeelsed terminid kitiinikute ehituse kirjeldamiseks on välja pakkunud Viiu-Kai Nestor (1995 joonis 5).



**Joonis 5.** Kitiinikute morfoloogia ja põhitõrminid (Nestor 1995).

Kitiinikud esinevad enamasti üksikult, harvem kogumitena erinevates settekiivimites. Nende arvukus ulatub mõnest eksemplarist kuni mitmesaja (erandjuhtudel mitme tuhande) eksemplarini grammi kivimi kohta (Paris jt 1999). Lisaks ketikujulistele kitiinikute kogumitele on leitud ka erakordselt hästi säilinud üht liiki sisaldavaid kobaraid, mida iseloomustab kambrite paralleelne paigutus ja mille suudmed võivad olla suunatud sama või vastassuunda (Vodička jt 2022).

Kitiinikuid kirjeldas esmakordselt saksa paleontoloog Alfred Eisenack 1929. aastal, kasutades nende kogumiseks ümbriskivimi happes lahustamise meetodit. Järgmised kaks aastakümnet oli Eisenack peaaegu ainus teadlane, kes kitiinikute uurimisele pühendus. Alates 1960ndatest aastatest suurenes huvi märkimisväärselt ja kitiinikute kohta ilmus ligi 300 teadustööd (Laufeld 1974). Algset morfoloogilist terminoloogiat tutvustasid Combaz ja Poumot (1962), mida hiljem Combaz oma kaasautoritega täiendas (Combaz jt 1967). Enamik hetkel kitiinikuid käsitlevaid teadustöid kasutavad kas Laufeldi (1974) või Paris' (1981) väljatöötatud terminoloogiat (Paris jt 1999).

Paris (1999) jaotab kitiinikud morfoloogiliselt kaheks suureks rühmaks: kaelaga (sugukond Desmochitinidae) ja kaelata (sugukonnad Conochitinidae ja Lagenochitinidae), need jagunevad omakorda alamsugukondadeks. Vastavalt kambri kujule ja pinna struktuurile jaotatakse kitiinikud perekondadeks ning edasiste tunnuste järgi määratakse liik.

Kitiinikute taksonoomiline klassifikatsioon on keeruline, kuna nende evolutsiooniline ajalugu on ebaselge ja puudub konsensus, millised tunnused on kõige olulisemad – kaela olemasolu, kambri kuju või pealispinna omadused. Sellest tulenevalt klassifitseeritakse kitiinikuid parataksonomiliselt, kasutades Paris' poolt 1999. aastal välja töötatud klassifikatsioonisüsteemi, mis põhineb morfoloogilistel tunnustel, mitte geneetilistel ega evolutsioonilistel seostel (Vodička ja Manda 2019).

Kitiinikute bioloogiline olemus on jätkuvalt debattide teemaks. Varasemad uuringud on neid kokkuleppeliselt kirjeldanud kui iseseisvaid organisme. Teise, laialt levinud hüpoteesi järgi on tegemist tundmatute mereliste selgrootute organismide arengustaadiumi, munadega (Nõlvak ja Paris 1999).

2019. aastal rakendatud uued uurimismeetodid võimaldasid analüüsida kitiinikute sisemist struktuuri. Lisaks viidi läbi ka nende liigisisene suuruse ja kuju varieeruvuse analüüs. Tulemused näitasid, et nende suuruse varieeruvus erineb oluliselt teadaolevate tänapäevaste munade varieeruvusest. Liialt keerukas sisestruktuur ja liigisisene varieeruvus seab kahtluse alla varasema hüpoteesi, et kitiinikud võivad olla munad (Liang jt 2019).

Hiljutiste uuringute käigus on tänapäevaste kujutamistehnikate kasutamine võimaldanud sisemise struktuuri detaile veelgi analüüsida, mis viitab nende kuulumisele protistide hulka. See potentsiaalne liigitamine protistide hulka seab taaskord kahtluse alla senised arusaamad nende organismide olemusest ning nõuab täiendavat uurimist, et mõista nende rolli ökosüsteemides (Liang jt 2020).

Eestis alustati laialdasemalt Siluri ajastu kitiinikute uurimisega 1970ndatel Ralf Männili ja Viuu Kai Nestori poolt. Viimati mainitud autori süstemaatiline ja järjepidev töö on rikastanud biostratigraafilist andmestikku ning integreerinud Eesti Siluri kitiinikute uuringud rahvusvahelisse biotsonaalsesse skaalasse (Verniers jt 1995; Nestor 2012). Hetkel on Eestis ainus kitiinikutega igapäevaselt tegelev paleontoloog Jaak Nõlvak, kelle fookus on peamiselt Ordoviitsiumi ajastu biostratigraafial (vt Nõlvak ja Grahn 1993).

Fossiilirühma Chitinozoa eestikeelse nime – kitiinik – pakkus välja Jaak Nõlvak, kelle sõnul on see suupärasem ja täpsem kui kitinosoa, arvestades, et need organismid ei pruugi kuuluda tingimata loomariiki (*zoa*). Alates 2000ndatest aastatest kasutatakse eestikeelses teaduskirjanduses eelistatult terminit kitiinik.

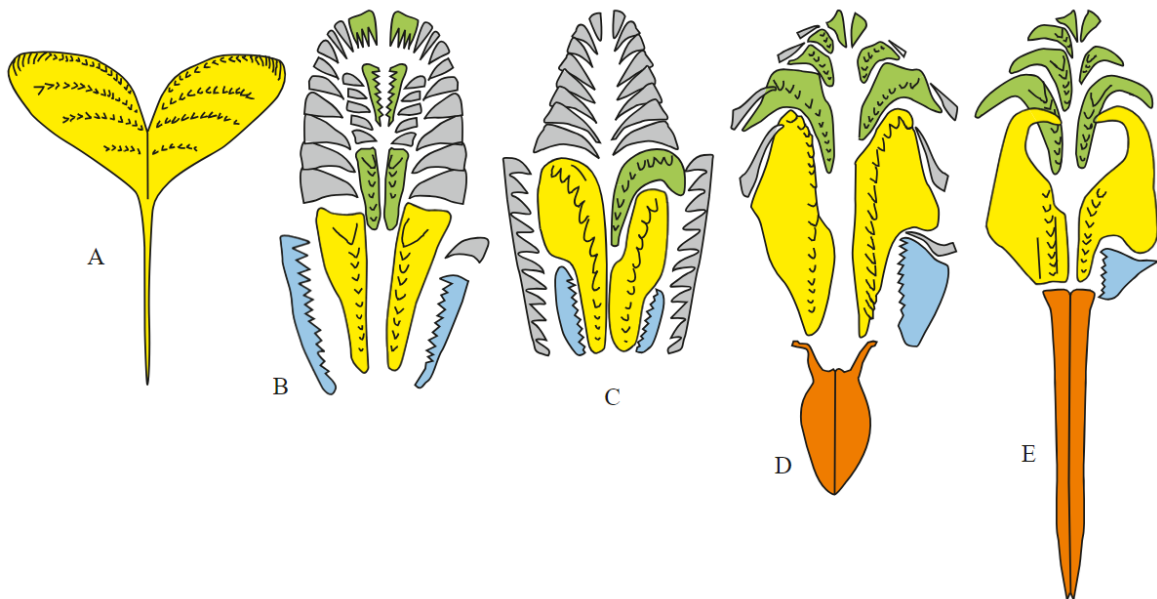
### 3.2 Skolekodondid

Skolekodondid on mikrofossiilid, mis esindavad hulkharijasusse seltsist Eunicida. Hulkharijasusside pehme keha säilimine on väga harukordne, kuid nende lõua-aparaadi elemendid, skolekodondid, on hästi fossiliseeruvad ja pakuvad olulist teavet selle loomarühma arenguloo kohta ning näitavad nende rolli merekeskkonnas (Kielan-Jaworowska 1966). Esmakordselt kirjeldasid hulkharijasusside lõua-aparaadi elemente Eichwald (1854) ja Pander (1856) (vt Eichwald 1854; Pander 1856). Hiljem, aastal 1933, nimetasid paleontoloogid Carey Croneis ja Harold William Scott need mikrofossiilid skolekodontideks (Kielan-Jaworowska 1968). Skolekodondid on tavaliselt suuruses 100-500 µm, ning neil on mitmekesine morfoloogia. Harva leidub ka suuremaid eksemplare. Välimuselt on need enamasti punakad, pruunikad või mustjad piklikud topeltseinaga plaadid, mille üks serv on varustatud hambareaga (Eriksson jt 2004).

Hulkharijasusside lõua-aparaat on kompleksne, koosnedes enamasti rohkem kui kümnest elemendist. Alates esimestest skolekodontide leidudest on nende taksonoomia olnud arutluse all, see on põhjustanud palju segadust ja muudatusi. Ajalooliselt oli kasutusel kaks klassifikatsiooni süsteemi: esimene, mis põhines üksikelementidel, ja mitmeelemendiline ehk lõua-aparaadil põhinev. Vanema süsteemi puhul peeti iga üksikut elementi eraldi liigiks, mis viis taksonite arvu kunstlikult suureks. Teine, tänapäeval kasutusel olev süsteem, toetub lõua-aparaadi mitmeelemendilisele struktuurile, mis võimaldab saada terviklikuma ülevaate ja on bioloogiliselt põhjendatud (Eriksson jt 2004). Lõua-aparaadil põhineva klassifikatsiooni juures on liigi määramisel keskse tähtsusega, olenevalt sugukonnast, esimene (MI) või teine (MII)

maksill. Kielan-Jaworowska (1968) tõi välja, et üksikul isoleeritud elemendi puhul ei ole võimalik liike eristada, kuid praktikas leides liigile iseloomuliku fragmendi, on see siiski teostatav (Eriksson jt 2004).

Esmased hulkharijassid olid tõenäoliselt üsna primitiivsed, nende lõuad olid plaatjat (*placognath*) või sümmeetrilised kamjat (*ctenognath*) tüüpi (Hints ja Eriksson 2007). Hilisemas evolutsioonis lisandusid keerukamad vormid, nagu labidognaatne (*labidognatha*), prionognaatne (*prionognatha*) ja ksenognaatne (*xenognatha*) aparaadi tüüp (Kielan-Jaworowska 1966; joonis 6).



**Joonis 6.** Hulkharijasside lõuaaparaatide 5 põhitüüpi: **A**, ksenognaatne; **B**, ktenognaatne; **C**, plakognaatne; **D**, labidognaatne; **E**, prionognaatne (Kielan-Jaworowska 1966 järgi).

Skolekodontide stratigraafiline levik on pikk, ulatudes vanimatest leidudest Kambriumi lõpus arvuka esinemiseni alates Kesk-Ordoviitsiumist (Hints ja Eriksson 2003). Skolekodondid, mis on pärit hulkharijassidest, on ka tänapäeva ookeanides laialt levinud (Hints ja Nõlvak 2006). Fossiilsete skolekodontide kirjeldamisel kasutatakse morfoloogisi termineid, mis põhinevad otsesel võrdlusel tänapäevaste vormidega (Armstrong ja Brasier 2004, Clark 1969).

Uuringud skolekodontide koostise määramiseks on olnud mitmeid, kasutades sealhulgas infrapunaspetskoopia ja gaaskromatograafia-massispektromeetria meetodeid, kuid diagenetiliste protsesside tõttu on fossiilide täpne keemiline koostis jäänud siiani mõnevõrra ebaselgeks (Dutta jt 2010).

Tänapäeval on skolekodontide uurimine pigem vähene, uurimisobjektid on erinevad ulatudes üksikutest hammastest lõua-aparaatideni. Skolekodondid, mille täielik lõua-aparaat on terviklikuna säilinud on haruldased (Eriksson jt 2004).

#### 4 Materjal ja meetodid

Käesolevas töös kirjeldatakse Leedus puuritud Bebirva 111 puursüdamikku, mis iseloomustab Siluri ajastu Balti paleobasseini lõunaosa. Puursüdamiku valis Lau sündmuse geokeemiliseks-paleontoloogiliseks süvauuringuks välja Tartu Ülikooli ja Tallinna Tehnikaülikooli teadlaste rühm. Mikropaleontoloogilised proovid kogus Peep Männik eeskätt konodontide leviku analüüsimiseks. Uuritava puuraugu geograafilised koordinaadid on määratletud järgmiselt: laiuskraad 55.2481°N ja pikkuskraad 22.84805°E. Puursüdamik on oluline, kuna sisaldab endas rikkalikult fossiile ja nende (eeldatavat) muutust Lau sündmuse kestel, andes mitmekesist teavet uuritavast ajalõigust. Kogutud mikrofossiilid on mitmel stratigraafilisel tasemel hea säilivusega. Bebirva 111 puursüdamik on hoiustatud Leedu Geoloogiamuuseumi Vievise hoidlas. Eelnevaid detailseid uuringuid kitiinikute ja skolekodontide kohta selles puuraugus tehtud ei ole.

Puursüdamikust koguti happeresistentsete mikrofossiilide uuringuks kokku 32 proovi. Oluline on märkida, et osades intervallides oli puursüdamik mittetäielik (suurte kadudega puurimisel) ja proovidevahelised lüngad materjali puudumise tõttu ulatuslikud. Eriti suur kadu oli proovide C23-211 ja C23-210 vahel, mis raskendas Lau sündmuse alguse täpset tuvastamist selles läbilõikes. Lisaks käesolevale uurimistööle, kasutati sama materjali konodontide määramiseks ja analüüsiks. Proovid on pärit sügavusest alates 1135,30 m kuni 1024,55 m, mis kajastavad vanemaid kihte alumises ja nooremaid ülemises osas. Kirjeldatud komplekside piirid puursüdamikus on märgitud meetrites. Läbilõike sedimentoloogilisel liigestamisel on kasutatud Tony Prave'i (St. Andrews'i Ülikool, Šotimaa) esialgset kirjeldust ja T. Meidla poolt tehtud puursüdamiku fotosid.

Uurimistöõ metoodika seisnes skolekodontide, kitiinikute jt orgaanilise kestaga fossiilide kogumises ja määramises ning nende reaktsiooni selgitamises Lau sündmuse ajal toimunud keskkonnamuutustele, keskendudes stratigraafilisele korrelatsioonile ja fossiilide leviku süsteemsele analüüsile, mis aitas mõista elurikkuse muutusi Lau sündmuse intervallis. Andmed koguti mitmes etapis, alustades proovide iseloomustamisest P. Männiku poolt. Iga proov märgistati, dokumenteeriti ja sisestati andmebaasi (<https://geocollections.info/>), sisaldes

vajalikku teavet proovi sügavusest, ladestikust ja esmaseid pilte mikrofossiilide preparaatidest. Puuraugust leitud orgaanika oli mitmekesine, sisaldades melanoskleriite, lõuatute kalade soomuseid, konodonts, foraminifeere, prasinofüüte, graptoliitide ja eurüpteriidide fragmente, kitiinikuid ja skolekodonte (joonis 7). Kõige arvukamaks ja mitmekesisemaks osutusid skolekodondid ja kitiinikud, mis valiti seetõttu põhjalikuma uuringu objektiks.

Proovid olid kaaluga 300-700 g, mis olid töö autorile eelnevalt Peep Männiku poolt ettevalmistatult 2-6 l anumates, lahjas äädikhappe lahuses töödeldud. Lahustamise meetod valiti fossiilide eripära arvestades. Savi ja muu lahustumatu jäägi eemaldamiseks pesti materjal voolava vee all, kasutades 45 µm läbimõõduga sõela. Sõela augusuurus sai valitud huvipakkuvate mikrofossiilide suuruse järgi. Jääk jagati 8-10 klaasist nn petri-taldriku vahel ja mikrofossiilid korjati üksikhaaval jäägist välja klaaspipetiga. Valitud orgaanika pesti piiritusega, ning pandi püsiva säilivuse tagamiseks glütseriini sisse. Iga proovi kohta, kust leiti fossiile, tehti kaks preparaati – üks kitiinikute kohta, teine muu orgaanika jaoks, sh uurimistöö jaoks huvipakkuvad skolekodondid. Preparaat märgistati vastava proovi numbriga ning lisamärkena CHIT kitiinikute ja VAR muu (sh skolekodontide) jaoks. Preparaatidest tehti esmased pildid kasutades telefonikaameraga pildistamist Zeissi stereomikroskoobis.

Järgnevalt asuti kitiinikute preparaate süsteemsemalt analüüsima, püüdes määrata preparaadi sisu. See protsess hõlmas korduvalt preparaate vaatlemist ja võrdlemist eelnevatega. Kitiinikute määramisel lähtuti peamiselt tunnustatud teosest Paris jt (1999) „A revised chitinozoan classification“, millele lisandus spetsialisti Jaak Nõlvaku oluline abi. Sarnane vaatlusprotsess kordus ka skolekodontide määramisel, kuid skolekodontite puhul puudus ühtne juhendav teos, mistõttu nende määramisel toetuti mitmetele autoriteetsetele allikatele, sealhulgas Kielan-Jaworowska, Kozłowski, Hints, Erikssoni ja Tonarová töödele, lisandusid asjatundlikud nõuanded määramisel juhendaja prof. Olle Hints poolt.

Fossiilide esialgsel analüüsil keskenduti nende taksonoomilise kuuluvuse identifitseerimisele, kitiinikute puhul ka kvantifitseerimisele, mille puhul hinnati arvukust pool-kvantitatiivselt. Esialgne vaatlus võimaldas hinnata üldist fossiilide säilivusastet ja morfoloogiat. Iga mikropaleontoloogilist preparaati uuriti korduvalt, pidades nõu spetsialistidega, et tagada usaldusväärsus. Kogutud fossiile säilitatakse püsivalt glütseriinis poolläbipaistvates plastsilindrites, ning on leitavad TalTech geoloogia instituudi teaduskollektsioonides.

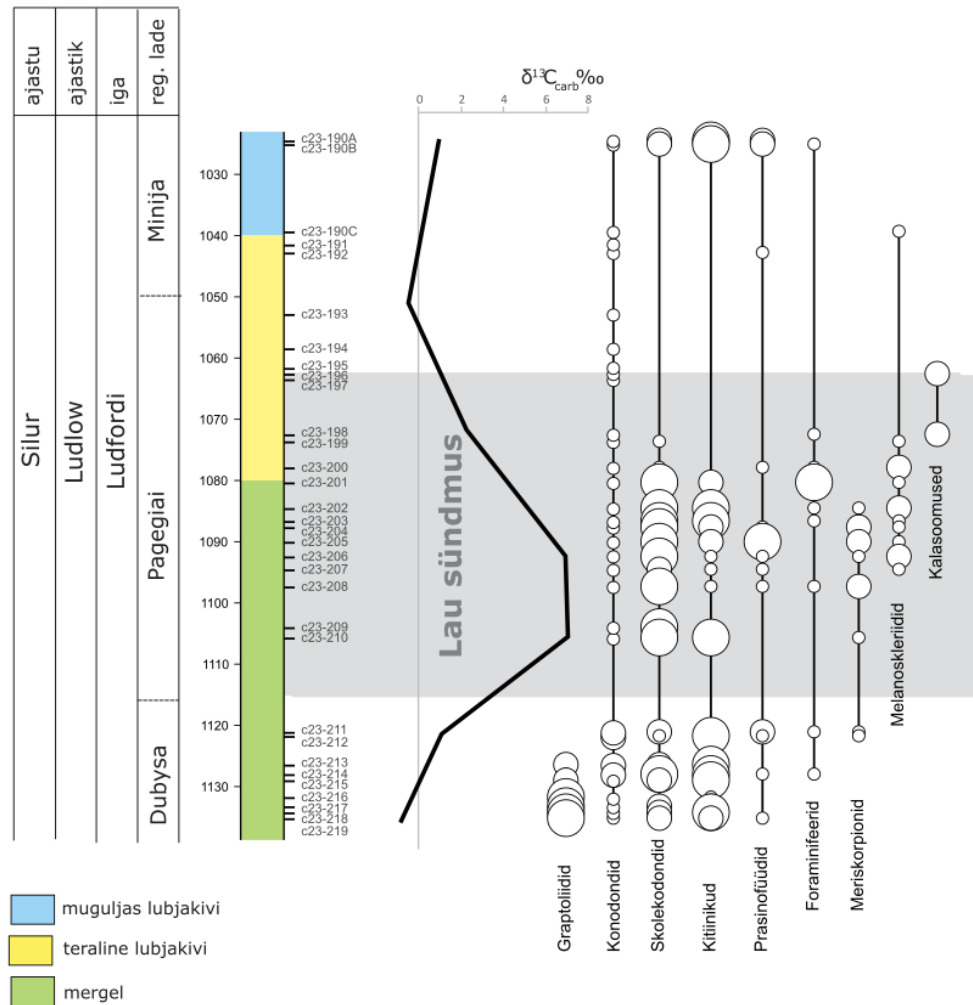
Levikuandmete visualiseerimiseks kasutati arvutiprogrammi Flog2 (<https://github.com/geocollections/flog2>) ja jooniste töötlemiseks Inkscape-i ning Adobe

Photoshopi ja Illustratorit. Laboratoorne töö ja mikroskoopia viidi läbi Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituudis laboris.

Pärast uuringut ja määramist stereomikroskoobis valmistati preparaadid skaneeriva elektronmikroskoopia (SEM) kasutamiseks. Selleks valiti välja huvipakkuvad skolekodondid ja kitiinikud, puhastati ja kuivatati need ning kleebiti SEMi preparaadialustele kasutades kaht meetodit: liimipulka ning õhukest želatiinikihti. Ühele alusele kleebiti 18-50 eksemplari. Preparaadid kaeti elektrijuhtivuse tagamiseks õhukese Au-Pd kihiga ja asetati SEMi (Zeiss EVO MA15), järgnes vaatlus sekundaarelektronide (SE) detektoriga kõrgvaakumi režiimis 10 kV pinge juures, täpsem isendite määramine ja piltide salvestamine. Pildifailide jaoks kasutati resolutsiooni 2048 x 1536 px. Joonistel 9-18 kujutatud eksemplari kuuluvad kolleksiooni GIT 902, mida säilitatakse Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituudis. Konkreetset eksemplarid on numereeritud joonistel kujutamise järjekorras numbritega GIT 902-1 kuni GIT 902-158.

## 5 Tulemused ja arutelu

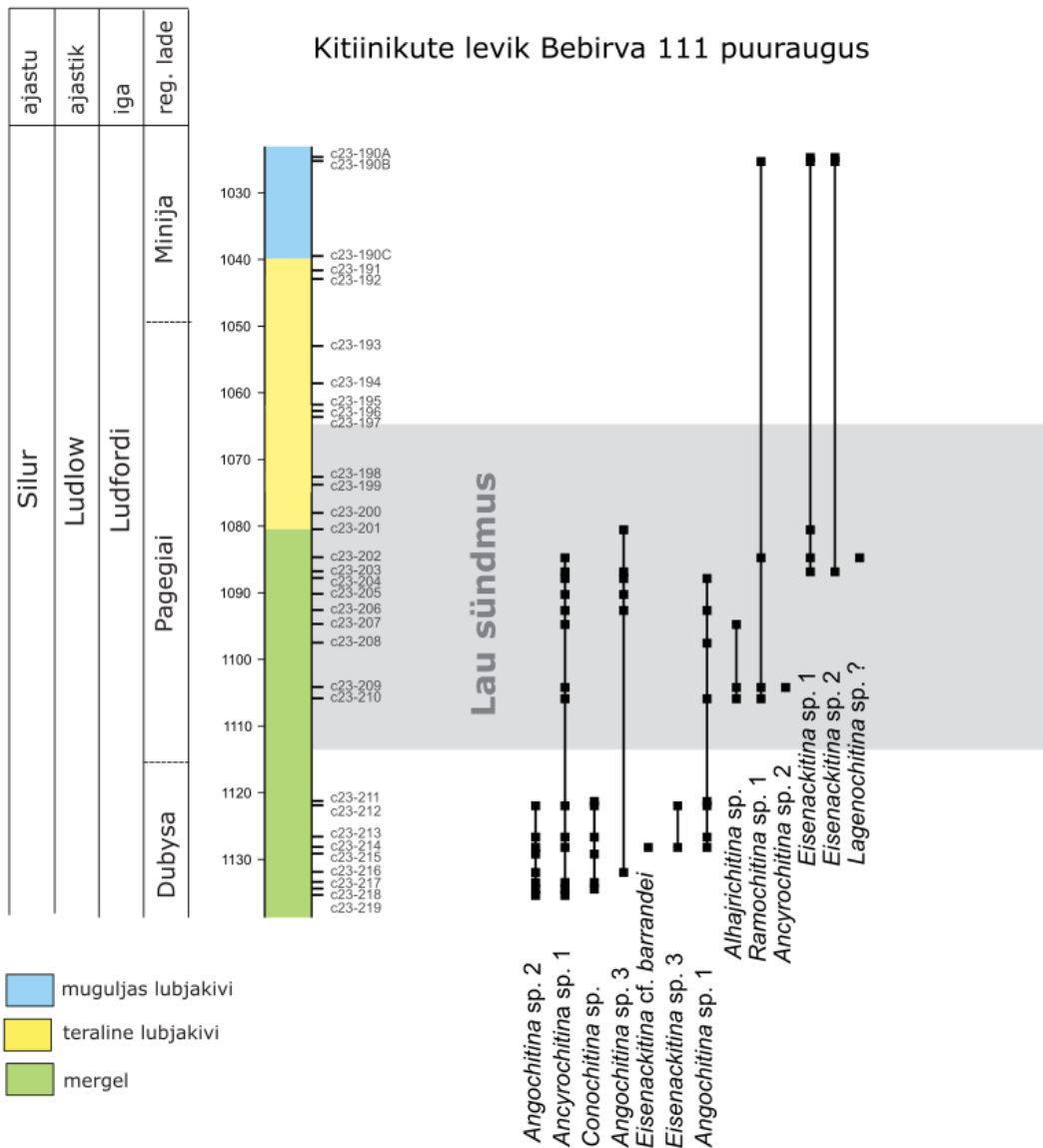
Käesolev uurimistöö on keskendunud skolekodontide ja kitiinikute liigilise mitmekesisuse dokumenteerimisele ja analüüsile Bebirva 111 puuraugus Lau sündmuse intervallis, et paremini mõista sündmuse ulatust. Nende kahe fossiilirühma ühine uurimine aitab mõista komplekselt ökoloogilist dünaamikat seoses massilise väljasuremisega ning aitab luua paralleelseid mustreid Lau sündmuse kontekstis. Puuraugust võetud 32 proovi uuringu käigus selgus, et 11 proovis orgaanilise kestaga mikrofossiilid puudusid. Orgaanikavaeste setete vahemikus domineerisid jämedeteralised bioklastilised lubjakivid, mis viitab aktiivsele settekeskkonnale ja võimalusele, et antud uurimistöös huvipakkuv kerge materjal samas keskkonnas ei settinud või ei säilinud. Mõningane muu orgaanika esines ka intervallis, kus skolekodondid ja kitiinikud puudusid. Valik keskenduda skolekodontidele ja kitiinikutele lähtus asjaolust, et nende esinemine oli antud puuraugu lõigus kõige mitmekesisem ning informatiivsem. 21 produktiivses proovis viidi läbi põhjalik kitiinikute ja skolekodontide määramine ning taksonoomilise koosseisu analüüs (joonis 7).



**Joonis 7.** Stratigraafiline läbilõige Bebirva 111 puuraugust (Bičkauskas jt 2011 järgi). Süsiniku isotoopkoostise trend on kujutatud skemaatiliselt Leho Ainsaare andmete alusel. Info konodontide esinemise kohta proovides pärineb Peep Männikult. Fossiilirühmade esinemist proovides hinnati 3-astmelisel skaalal: harv, sage, arvukas, mida iseloomustavad erineva suurusega sõõrid graafikul. Konodontide puhul on esile toodud selgelt suurem arvukus proovides C23-211 kuni C23-214.

## 5.1 Kitiinikud

Uuritud Bebirva 111 puuraugu kitiinikute leiud olid mitmekesised. Proovides tuvastati kokku 7 perekonda. Kitiinikute säilivus puuraugus oli kohati halb, ning liikide määramine seetõttu raskendatud. Säilivus varieerus palju ka proovi siseselt, mis andis alust grupeerida kitiinikuid perekondadesse vastavalt üldisele kujule. Alljärgnevalt on lühidalt iseloomustatud tuvastatud taksonite morfoloogiat ja leviku seaduspärasusi. Kitiinikute leviku koondandmestik on esitatud joonisel 8.



**Joonis 8.** Kitiinikute levik Bebirva 111 puuraugu proovides.

*Conochitina* sp. on kooniline kaelata kitiinik, mida iseloomustab suur proovisisene variaablus. Tänu heale säilivusele oli selle liigi määramine siiski hõlpsasti teostatav (joonis 9A-J). *Conochitina* sp. esmailmumine registreeriti proovis C23-218, mis jääb Lau sündmusele eelnevasse perioodi.

*Eisenackitina* sp. 1 liiki iseloomustab piklik kooniline kamber, põhja olemasolu, sellel asuv mukronilaadne struktuur. Liigi esindajad olid uuritud proovides hea säilivusega. *Eisenackitina*

sp. 1 ilmus rohkelt proovis C23-203, jäädes selgelt Lau sündmuse ajalisse intervalli, ning esines uuritud stratigraafilises lõigus kõige ülemise proovini (C23-190A), olles seega üsna pika levikuga (joonis 9O,P)

*Eisenackitina* sp. 2 puhul on tegemist kitiinikuga, millel on lühike kooniline, ilma selge põhja ja kaelata kamber. Liiki iseloomustab sarnane esinemisintervall nagu *Eisenackitina* sp. 1 puhul, kuid selle liigi arvukus oli kõigis proovides väiksem (joonis 9N,R,S).

*Eisenackitina* sp. 3 liigi puhul on tegemist perekonnale iseloomuliku koonilise kambriga. Erinevalt *Eisenackitina* sp. 1 ja *Eisenackitina* sp. 2 liikidest on *Eisenackitina* sp. 3 kamber märgatavalt lühem. Pealispind on sile ja kambrit kaelast eristada ei ole võimalik. *Eisenackitina* sp. 3 esines vaid kahes proovis, kusjuures ülemises (c23-212) olid need väga halvasti eristatavad teistest proovis esinevatest liikidest (joonis 9L,M).

*Eisenackitina* cf. *barrandei* on granuleeritud pealispinnaga, kujult silindriline või kergelt kooniline, kael ei ole kambrist selgelt eristatav, kuid siiski aimatav. Uuritavas lõigus esines vaid proovis C23-214, olles selles puuraugus markerliigiks (joonis 9K).

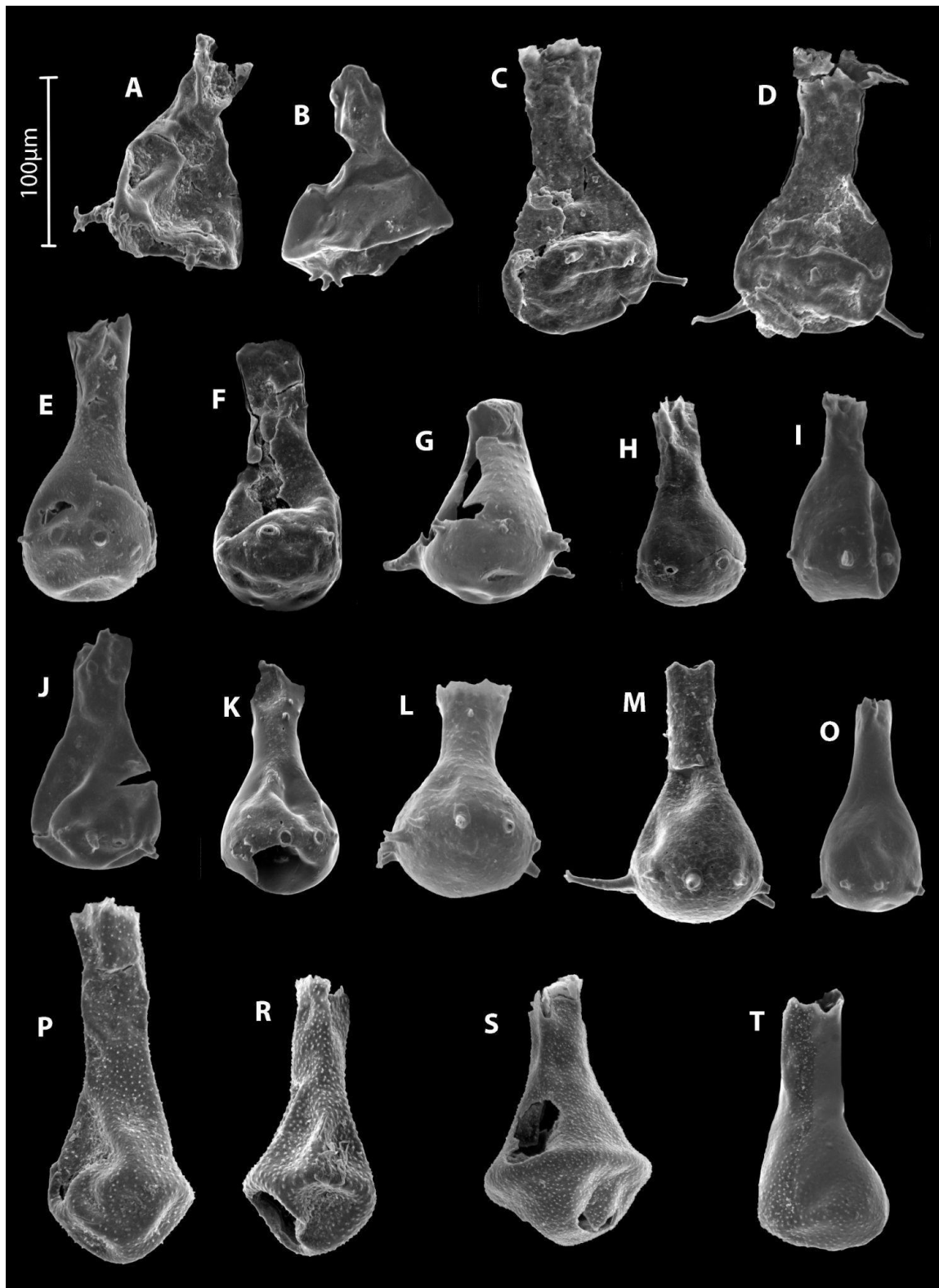


**Joonis 9.** Valik Siluri ajastu kitiinikuid Bebirva 111 puuraugust. **A-H**, *Conochitina* sp., 1121.05-.15m; **I-J**, *Conochitina* sp., 1133.20-.35 m; **K**, *Eisenackitina* cf. *barrandei*, 1127.95-1128.05 m; **L,M**, *Eisenackitina* sp. 3, 1128.95-1128.05 m; **N,R,S**, *Eisenackitina* sp. 2, 11024.45-.55 m; **O,P**, *Eisenackitina* sp. 1, 1024.45-.55 m

*Ancyrochitina* sp. 1 tunneb ära kindla põhja, selgelt eristuva kaela ja pikkade jätkete järgi põhjal, mis võivad ka hargneda (joonis 10C-O). Antud tunnused on omased kogu perekonnale. *Ancyrochitina* sp. 1 esines 14 proovis, olles kõige laiemalt levinud liik antud puuraugu lõigus.

*Ancyrochitina* sp. 2 omab eelnimetatud *Ancyrochitina* perekonna tunnuseid. Proovis C23-209 esinesid *Ancyrochitina* sp. 1 ja *Ancyrochitina* sp. 2 koos, kuid nende erinev säilivusaste takistas nende määramist samaks liigiks (joonis 10A,B).

*Alhajrichitina* sp. kuju iseloomustab uuritud proovides võrdlemisi kandiline sfääriline kamber ning selgelt eristuv kolmnurkne põhi, üleminek suudmeks on sujuv, pealispind granuleeritud ja kael on eristatav. Proovides on ruumilisus säilinud ja teemantikujuline kamber on kergesti äratuntav (joonis 10P-T). *Alhajrichitina* sp. leidude vahemik on üsna lühike, kuid liik esineb arvukamalt kahes ja vähe arvukalt ühes proovis vahemikus C23-210 kuni C23-207. Liigi rohke esinemine on tähelepanuväärne, kuna eelnevalt pole Ludlow ajastikul Balti paleobasseini aladelt selle perekonna liike määratud (Nestor 2009, Nestor 2012).



**Joonis 10.** Valik Siluri ajastu kitiinikuid Bebirva 111 puuraugust. **A,B**, *Ancyrochitina* sp. 2, (1103.95)-1104.10 m; **C,D**, *Ancyrochitina* sp. 1, 1133.20-.35 m, **E-H**, *Ancyrochitina* sp. 1, (1103.95)-1104.10 m; **I,J**, *Ancyrochitina* sp. 1, 11084.50-.65 m; **K,L**, *Ancyrochitina* sp. 1, 1127.95-1128.05 m; **M**, *Ancyrochitina* sp. 1, 1094.50-.65 m; **O**, *Ancyrochitina* sp. 1, 1086.60-.75 m; **P,R**, *Alhajrichitina* sp. (1103.95)-1104.10 m; **S,T**, *Alhajrichitina* sp. 1105.65-.80 m

*Angochitina* perekonna taksonite kuju on piklik ja sfääriline, mille ovaalne kamber läheb sujuvalt üle kaelaks, mis omakorda lõpeb suudmega. *Angochitina* pealispind võib olla granuleeritud või karvane. Uuritud proovides oli *Angochitina* säilivus üldiselt halb, seega määramine toimus peamiselt elektronmikroskoobis tuvastatud granulatsiooni järgi. *Angochitina* on Bebirva 111 puuraugus esindatud kolme liigiga vastavalt *Angochitina* sp. 1, *Angochitina* sp. 2 ja *Angochitina* sp. 3. Perekond oli puuraugus laialdaselt levinud, kuid liikide eristamine oli halva säilivuse tõttu keeruline (joonis 11A-H, J-N).

*Angochitina* sp. 2 kuju on iseloomulik *Angochitina* sp. 1 piklikule ja sfäärilisele vormile, mille ovaalne kamber läheb sujuvalt üle kaelaks ja lõpeb suudmega. Erinevalt liigist *Angochitina* sp. 1, mille pealispind on selgelt granuleeritud või karvane, on antud liigi pind valgusmikroskoobis sile, ent elektronmikroskoobiga vaatlemisel leidub selgelt granulatsiooni (joonis 11A-E). Liigi määramine proovides oli sageli raskendatud halva säilivuse tõttu. *Angochitina* sp. 2 leidub läbilõikes seitsmes proovis, alates kõige alumisest (c23-219) kuni proovini C23-212, kus selle liigi esinemine lõppes.

*Angochitina* sp. 3 puhul määrati halva säilivuse tõttu liiki vaid elektronmikroskoobis tuvastatud tunnuste järgi, mis võis antud uurimistöös lisada ekslikult levikupilti liigi, mida paremate säilimistingimuste puhul ei olnud võimalik määrata liik *Angochitina* sp. 1 või *Angochitina* sp. 2 hulka.

*Lagenochitina?* sp. tuvastati ühes proovis ühe eksemplarina, kuid selle perekonna kõik varasemad leiud pärinevad oluliselt vanematest kihtidest. Määratud perekond levis teadaolevalt kuni Ordoviitsiumi ülemiste kihtideni. Kuigi liik on tulemustes ära märgitud, ei ole seda uurimistöös põhjalikumalt käsitletud, põhjuseks vaid ühe eksemplari leid, mis võib viidata liigi ekslikule esinemisele proovis või väärarengule (joonis 11I). Kuigi eksemplari leid võib olla juhuslik, aitaks siiski lähedalasuvad sarnaste kihtidega puuraugu uuringud täpsemalt aru saada selle vormi esinemise tõenäosusest ja võimalikust levikust Siluri kihtides.

*Ramochitina* perekonna peamiseks tunnuseks on pikad jätked, mis ei ole vaid põhja äärele kinnitunud, vaid võivad esineda üle terve kambri ja kaela, moodustades karvadest selge rea (joonis 11 O-S). Puuraugus esinenud perekond *Ramochitina* kamber on piklik, kergelt sfääriline, kael selgelt eristuv. *Ramochitina* liike esineb proovides vähe, ent pika intervallina.



**Joonis 11.** Valik Siluri ajastu kitiinikuid Bebirva 111 puuraugust. **A,B**, *Angochitina* sp. 2, 1128.95-1129.10 m; **C,D**, *Angochitina* sp. 2, 1127.95-1128.05 m; **E**, *Angochitina* sp. 2, 1121.70-.85 m; **F**, *Angochitina* sp. 1, 1087.60-.75 m; **G**, *Angochitina* sp. 1, 1086.60-.75 m; **H**, *Angochitina* sp. 2, 1121.70-.85 m; **I**, *Lagenochitina*? sp., 1084.50-.65 m; **J**, *Angochitina* sp. 1, 1105.65-.80 m; **K-M**, *Angochitina* sp. 3, 1080.30-.40 m; **N**, *Angochitina* sp. 1, 1087.60-.75 m; **O**, *Ramochitina* sp. 1084.50-.65 m; **P,R**, *Ramochitina* sp. 1105.65-.80 m; **S**, *Ramochitina* sp. 1025-.15

Analüüsid 21 kitiinikuid sisaldavat proovi, ilmnes et liigiline mitmekesisus oli üldiselt väike, kuid proovide vahel oli siiski varieeruvust. Keskmiselt esines ühes proovis 3-4 liiki, ulatudes maksimaalselt viie liigini. Poolkvantitatiivsel hinnangul on täheldatav, et rikkamad proovid paiknevad uuritava perioodi alumises kolmandikus, Dubysa lademes, mis eelneb Lau sündmusele. Vahetult enne Lau sündmuse algust, lähtudes süsiniku isotoopkoostise hälbest ja konodontide levikumustri muutusest, täheldati mitmekesisuse maksimumi, mis ulatus viie liigini proovis C23-212. Samas selgus, et liigiline mitmekesisus ei ole olnud alati nii suur, vanemates proovides on liikide arvukus väga madal, ulatudes proovides C23-216 ja C23-215 vaid kahe liigini, hoolimata kitiinikute suhteliselt suurest arvukusest proovides. See muster sarnaneb akritarhide liigilise mitmekesisuse tõusule vahetult enne Lau sündmust (Bowman jt 2019 ja viited seal).

Tulemused näitavad, et teatud liigid, nagu *Angochitina* sp. 2, *Eisenackitina* sp. 3 ja *Conochitina* sp., mis esinevad hulgaliselt uuritava perioodi alumistes kihtides, ei ole tuvastatavad ülemistes kihtides. Liikide järsk kadumine, mis ajaliselt kattub Lau sündmusega, võib viidata elukeskkonna halvenemisele, mis kaasnes globaalsete muutustega aineringes. Kuigi otsesid järeldusi on ainult ühe läbilõike põhjal keeruline teha ning kitiinikute fatsiaalne levik vajab täiendavat selgitamist, annavad tulemused mõista, et mitmete taksonite samaaegne kadumine on tõenäoliselt seotud Lau sündmusega.

Käesolevas uurimistöös on täheldatud mitmete liikide kadumist sarnaselt Nestor (2012) tööle, kus Lau sündmus langeb kokku *Eisenackitina barranei* biotsooni alumise osaga, mida iseloomustab 14 kitiinikuliigi kadumine. Antud uurimustöös määratud *Eisenackitina* cf. *barrandei* esinemist ühes proovis tasub arvestada, ent see vajaks siiski pareminisäilinud eksemplaride põhjalikumat uurimist.

Uuritud andmete alusel võib väita, et *Ancyrochitina* sp. 1 on teistest kitiinikutest muutlikele keskkonnatingimustele vastupidavam, püsidis arvukas nii enne kui pärast Lau sündmuse algust. Selle taksoni esinemine algab puuraugu kõige sügavamatest uuritud proovidest, jätkates esinemist ka pärast Lau sündmuse algust, kuni proovini C23-202, kus see on viimast korda leitav, näidates enne järkjärgulist arvukuse vähenemist. Tasane taandumine viitab pigem taksoni levikuala muutumisele kui suurele keskkonnasündmusele.

Uuringu käigus täheldati, et *Eisenackitina* sp. 1 ilmub esmakordselt pärast Lau sündmuse algust ja esineb seejärel arvukalt kuni kõige nooremate uuritud kihtideni Minija lademes.

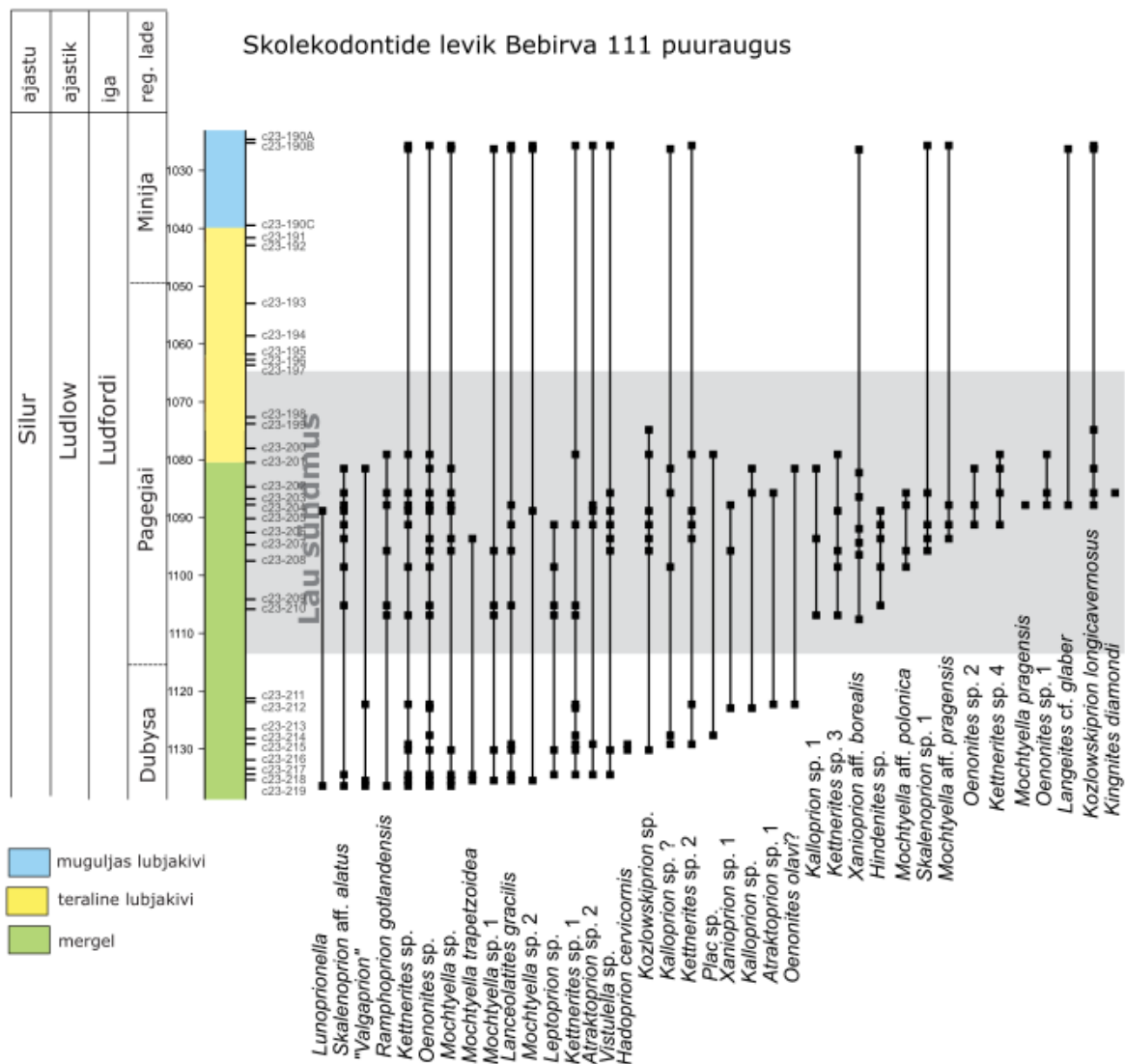
Sarnaselt tuvastati *Eisenackitina* sp. 2 levikumuster. On võimalik, et Lau sündmusega seotud keskkonnamuutused soodustasid uute liikide teket, mida on käesolevas töös näha just *Eisenackitina* sp. 1 ja *Eisenackitina* sp. 2 puhul. Kuigi proovid vahemikus C23-200 kuni C23-190C olid kitiinikutest tühjad, näitab eelmainitud liikide esinemine enne ja pärast orgaanikavaeseid kihte, et neid võis esineda ka algsetes, nüüdseks fossiilivaestes setetes.

Käesoleva töö tulemused näitavad, et käsitletud materjal oli üldiselt samalaadne Nestor (2012) uurimuses kirjeldatud materjaliga, mis pärines sarnasest perioodist. Leiti hulgaliselt samu kitiinikute perekondi (*Angochitina*, *Ancyrochitina*, *Conochitina*, *Eisenackitina* ja *Ramochitina*), kuid tulenevalt halvast säilivusest ei õnnestunud kõiki liike tuvastada, mis Nestori töös olid kindlaks määratud. Suurimaks erinevuseks on perekonna *Alhajrichitina* esinemine Bebirva 111 puuraugus, mida ei ole eelnevalt selles regioonis ja perioodis tuvastatud. Nestori (2009, 2012) töödes ei ole seda perekonda mainitud, kuna see oli tol ajal veel kirjeldamata (Al-Shawareb jt 2017). Käesolevas uurimuses tehtud taksoni *Alhajrichitina* sp. võrdlus Nestori leidudega ei tuvastanud selgeid sarnasusi varasemate materjalidega. Perekonna levikupildi edasine uurimine võiks pakkuda olulist teavet Balti paleobasseini dünaamika kohta.

Kokkuvõtvalt võib kitiinikufauna kohta öelda, et Bebirva 111 biostratigraafiline läbilõige näitab koosluses selget muutust Lau sündmuse tasemel. Tuleb arvestada võimalusega, et täheldatud muutused võivad olla seotud ka settelünkade või puursüdamiku kadudega. Saadud selgeid tulemusi peaks seetõttu kontrollima Balti paleobasseini täiendavates läbilõigetes, mis aitaksid mõista kitiinikute käitumist, eksistentsi ja rolli Lau sündmuse vältel.

## 5.2 Skolekodondid

Bebirva 111 puuraugu proovides tuvastati taksonoomiliselt mitmekesine ja hästi säilinud skolekodontide kooslus. Skolekodontide aparaadipõhise klassifikatsiooni tõttu osutus keerukaks nende liigi määramine, kuna tuvastamiseks on vaja konkreetseid aparaadi osi – vastavalt esimene (MI) või teine (MII) maksill. Paljude proovide puhul lubas materjali vähesus ja diagnostiliste elementide puudumine määrata isendeid vaid perekonna tasemeni. Kokku esines uuritud proovides vähemalt 30 liiki ja 18 perekonda, mis esindavad 9 sugukonda. Alljärgnevalt on lühidalt iseloomustatud tuvastatud taksonite morfoloogiat ja levikut. Skolekodontide leidude tulemused on esitatud joonisel 12.



**Joonis 12.** Skolekodontide levik Bebirva 111 puuraugus.

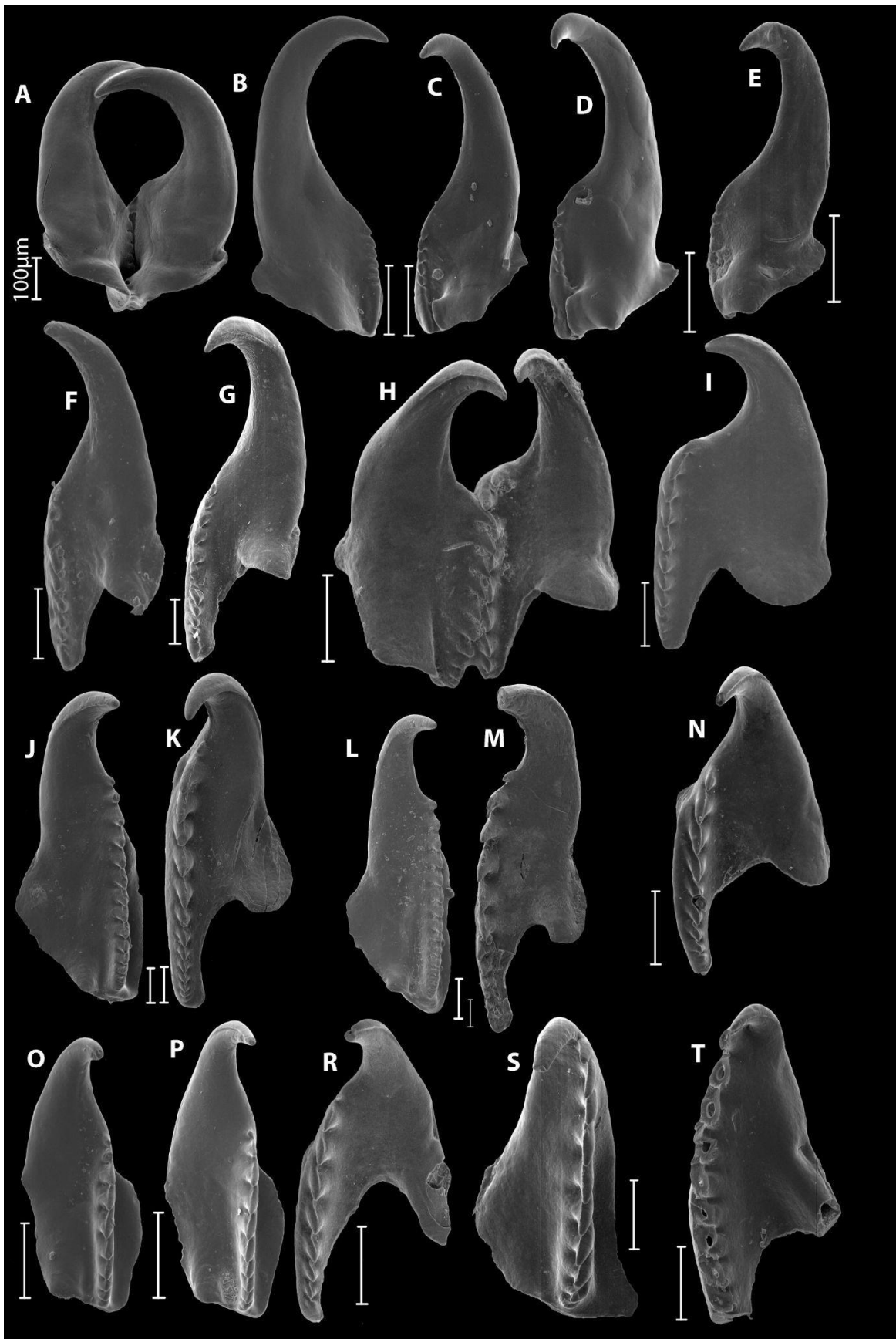
Perekonda *Skalenopriion* kuulub kolm varemkirjeldatud liiki. Kõige äratuntavam element aparaadis on MR, mis on terviklik ning basaalplaat pole eraldunud. *Skalenopriioni* MR elementi iseloomustab sile ja küllaltki tugev struktuur, mille ülemises osas on siledapinnaline kaardus, tõenäoliselt haardefunktsiooniga eraldiseisev kihv, ning selle all ühtlane hambarivi (joonis 13A-E). Bebirva puuraugu proovides leitud *Skalenopriion* hõlmab kahte liiki: *Skalenopriion aff. alatus* ja *Skalenopriion sp. 1*. Nende erinevus seisneb hambarivi kujus ja

suuruses ning küljel asuva tiiva eraldatuses ning kujus. Mõlemad liigid olid puuraugus esindatud läbivalt, esinedes ka samades proovides.

Perekond *Atraktoprion* kuulub sugukonda *Atraktoprionidae*. Perekonnale on omane, sarnaselt *Skalenoprion*-ile, üksik eraldiseisev kihv ning sellest eraldi ühene hambarida. Aparaat on asümmeetriline, kusjuures perekonna tunnuseks on parema maksilli eraldunud basaalplaat (joonis 13H,I,N). Perekond on esindatud laialdaselt terve Siluri ajastu vältel ja Bebriva 111 puuraugus samuti läbivalt tuvastatud.

Perekond *Kallopriion* kuulub sugukonda *Kallopriionidae*. Perekonna aparaat on asümmeetriline ja kihv väljaulatuv, kuid tunduvalt väiksem kui perekonnal *Atraktoprion*. (joonis 13J-M,S,T). *Kallopriion* on esindatud kahe liigiga: *Kallopriion* sp. 1 ja *Kallopriion?* sp. Perekond levis peamiselt uuritud läbilõike keskosas. Esimene ilmumine *Kallopriion?* sp. määramisega C23-214 proovis, levides üsna ulatuslike lünkadega ülemiste kihtideni. Liigi määramiseks vajalikku esimaksilli (M<sub>Ir</sub>) leidis vähe, seega kolme proovi puhul pidi määramisel piirduma üldisema määranguga (*Kallopriion* sp.). Vastavalt vaatlusele võib siiski aimata, et perekonna tasemeni määratud proovide puhul on tegemist pigem *Kallopriion* sp. 1-ga kuna *Kallopriion?* sp.-l olid varem määratud proovides kõva struktuur ja tunduvalt suuremad elemendid. *Kallopriioni* fossiilse materjali vähesuse ja ulatuslike lünkade tõttu puuraugu proovides, on keeruline teha kindlaid järeldusi Lau sündmuse mõjust antud perekonnale.

*Leptoprion* on sugukonda *Kallopriionidae* kuuluv perekond. Sellele on iseloomulik asümmeetriline aparaadi ehitus, millest liigi määramiseks on vajalik M<sub>Ir</sub> leid. Parema maksilli hambad on sirgelt reastunud ning võrdlemisi ühtlase suurusega, välja arvatud selgelt eristuv ülemine hammas - konksu meenutav kihv. Iseloomulik on M<sub>Ir</sub>-st eraldunud basaalplaat ja selle kuju, mille leid toetab tugevalt taksoni määramist. Muud aparaadi elementide leiud on vähemolulised (joonis 13O-R). *Leptoprioni* levik oli kindlaks määratud alates proovist C23-217, kuid olles lünklik, arvestades, et proovidest C23-214 kuni C23-211 *Leptoprioni* esindajaid ei leitud. Seda vahemikku iseloomustas ka fossiilide vähesus üldiselt, mis võis osaliselt seletada vaesustunud faunat antud kihis. Alates proovist C23-205 kuni uuritud intervalli ülaosani *Leptoprionit* enam ei tuvastatud, mis näitab, et antud perekond lakkab esinemast uuringus hõlmatud materjalis.



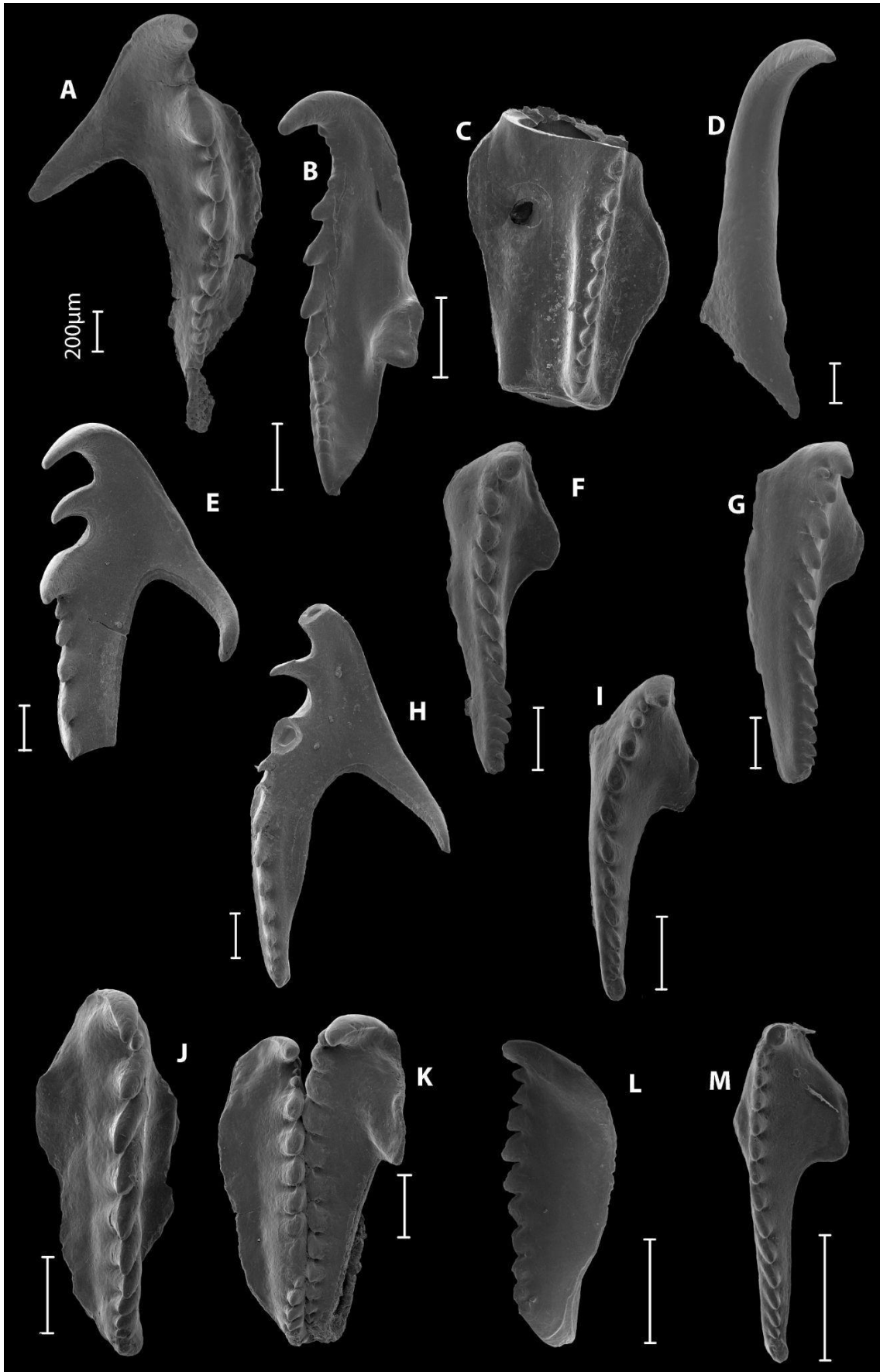
**Joonis 13.** Valik Siluri ajastu skolekodonte Bebirva 111 puuraugust.

**Joonis 13.** Valik Siluri ajastu skolekodonte Bebirva 111 puuraugust. **A**, *Skalenoprion* aff. *alatus* (aparaat), 1080.30-40 m; **B,D**, *Skalenoprion* sp. 1 (MII,MIr), 1092.40-.50 m; **C**, *Skalenoprion* sp. 1 (MIr), 1024.45-.55 m; **E**, *Skalenoprion* sp. 1 (MIr), 1084.50-.65 m; **F,G**, *Atraktoprion* sp. 2 (MIr), 1086.60-.75 m; **H,I**, *Atraktoprion* sp. 1 (aparaat,MIr), 1121.05-.15 m; **J,K**, *Kalloprion?* sp. (MII,MIr), 1080.30-40 m; **L**, *Kalloprion?* sp. (MII), 1126.40-.50 m; **M**, *Kalloprion?* sp. (MIr), 1025.05-.15 m; **N**, *Atraktoprion* sp. 2 (MIr), 1024.45-.55 m; **O**, *Leptoprion* sp. (MII), 1097.30-45 m; **P**, *Leptoprion* sp.(MII) 1128.95-1129.10 m; **R**, *Leptoprion* sp. (MIr), 1090.00-.15 m; **S**, *Kalloprion* sp. (MII), 1084.50-.65 m; **T**, *Kalloprion* sp. (MIr), 1080.30-40 m

*Ramphoprion gotlandensis* kuulub sugukonda Ramphoprionidae. Liik on morfotüübiks iseloomustamaks *Ramphoprionidae* sugukonda. Liigi määramiseks on vajalik MIr või MII maksill. *Ramphoprion gotlandensis*-el on iseloomulik piklik ja graatsiline ehitus. Maksillide esimesed hambad on selgelt eristuvad ja suuremad kui ülejäänud hambarivi. Parema maksilli eenduv osa on selgelt kandiline ning basaalplaadi koht on aimatav. Vasaku maksilli hambarivi on sarnane paremaga, kuid aparaat üldise kuju poolest on asümmeetriline. Liik eristub enamikust teistest skolekodontidest suuruse poolest (joonis 14A-D). *R. gotlandensis* esines puuraugus vaid üksikutes üksikute elementidena.

*Hadoprion cervicornis* kuulub perekonda *Hadoprion*, olles perekonnas ainus kirjeldatud liik. Aparaadi elemendil olevad hambad on valdavalt teravad ja üsna eraldiseisvad. Struktuurilt on *H. cervicornis* tugeva, tiibja ehitusega, ebatavalise ja väga iseloomuliku kujuga, mis teeb taksoni määramise hõlpsaks. Lõua-aparaat on asümmeetriline (joonis 14E,H). Bebirva 111 puuraugus tuvastati liik vaid kahes järjestikuses proovis.

Perekond *Kozlowskiprion* kuulub sugukonda Polychaetaspidae, olles Siluri setetes väga laialt levinud. Perekonna saab tuvastada MIr ja basaalplaadi järgi, olles mõlemad spetsiifiliste tunnustega eristamaks teda perekonnast *Oeonites*. MIr on voolujooneline, ning selle väljaulatuv ääris on kandiline ja *Kozlowskiprionile* iseloomulik. Hammaste kuju varieerub suuremast väiksemaks: esimesed on oluliselt väljapaistvamad kui järgnevad, mis järkjärguliselt muutuvad väiksemaks (joonis 14F,G,I-M). Perekond on oma nime saanud Poola paleontoloog Roman Kozlowski järgi, kes on panustanud skolekodontide uurimisse ja klassifikatsiooni edendamisse. Antud töös on määratud *Kozlowskiprioni* perekonnast kaht liiki: *Kozlowskiprion longicavernosus* ja *Kozlowskiprion* sp. 1. Perekond on esindatud läbi kõigi kolme puuraugu regionaalse lademe.



**Joonis 14.** Valik Siluri ajastu skolekodonte Bebirva 111 puuraugust.

**Joonis 14.** Valik Siluri ajastu skolekodonte Bebriva 111 puuraugust. **A**, *Ramphoprion gotlandensis* (MIII), 1077.85-.95 m; **B**, *Ramphoprion gotlandensis* (MIIr), (1103.95)-1104.10 m; **C**, *Ramphoprion gotlandensis* (MII), 1084.50-.65 m; **D**, *Ramphoprion gotlandensis*, 1086.60-75 m; **E,H**, *Hadoprion cervicornis* (MIIr), 1127.95-1128.05 m; **F**, *Kozlowskiprion longicavernosus* (MIIr), 1080.30-.40 m; **G**, *Kozlowskiprion longicavernosus* (MIIr), 1086.60-.75 m; **I**, *Kozlowskiprion longicavernosus* (MIIr), 1073.60-.75 m; **J-L**, *Kozlowskiprion longicavernosus* (MII, aparaat, basaalplaat), 1080.30-.40 m, **M**, *Kozlowskiprion* sp. 1 (MII), 1073.60-.75 m

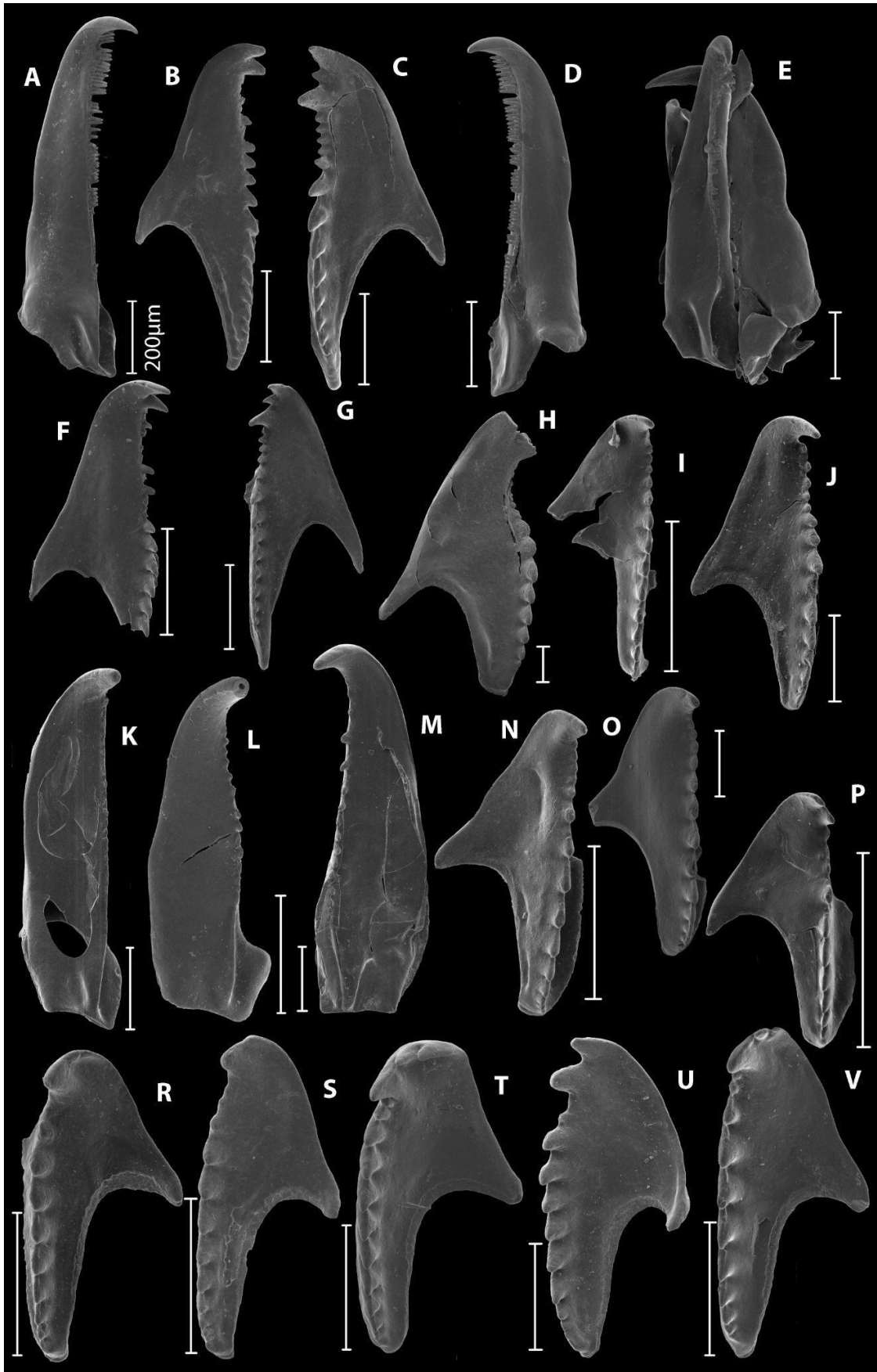
Perekond *Lanceolatites* ainus teadaolev liik on *L. gracilis*. Taksoni lõua-aparaadi kõige iseloomulikumaks elemendiks on MIIr, kuid ka MIII on liigispetsiifiline. MIIr puhul on iseloomulik kolme esimese ülemise hamba järjestus vastavalt suur-väike-suur. MIII on esimesed hambad suured ja teravad, vastates teise poole hambastruktuurile. Liigi MIIr ja MII on väga sihvakad, mille järgi liik on saanud omale ka nime. Oma tugevale struktuurile ja üsna laialdasele levikule oli Bebriva 111 proovidest liigi aparaat kergesti rekonstrueeritav (joonis 15A-G). *L. gracilis* esines pidevalt kogu uuritud intervalli ulatuses, mõnes proovis küll puududes, kuid siiski jälle ilmudes ja esinedes nii vanemates kui ka nooremates setetes.

*Langeites gaber*, mis on senini ainuke liik *Langeitese* perekonnas, kuulub sugukonda Paulinitidae. Liigispetsiifilised elemendid on selle taksoni puhul esimesed maksillid (MI), mis on piklikud, kitsad, väljapoole kaardu ja sissepoole ahenevad. Elemendi sisemine serv on kaarja konksu kujuline, ning on vähese hambumusega. See omadus on seotud ka liigi nimega "*glaber*", mis tähendab elemendi siledust vähese hambumuse osas. Liigile on omane ka tugeva struktuuriga teised maksillid (MII), mis moodustuvad taksoni ühtse ja tervikliku lõua-aparaadi (joonis 15H). *L. glaber* määrati Bebriva 111 puuraugus vaid kahes proovis, mis võib viidata liigi piiratud levikule Balti paleobasseini selles osas.

Perekonda *Kingnites* kuuluv ainuke liik *K. diamondi* kuulub sugukonda Paulinitidae. Parimaks diagnostiliseks elemendiks on esimene maksill (MI), ning selle dorsolateraalselt (külgmise ja ülemise suuna poole) suunatud mügarik (*fang*). MI on tugeva struktuuriga, alt tundvalt laiemaks muutuv ja pisut kaardu (joonis 15K). Mügarik elemendil on väga silmapaistev ja liik on tänu sellele kergesti määratav. *K. diamondi* teised maksillid (MII) on samuti üsna liigispetsiifilised - pika ja hammasterohke ehitusega, olles pisut diagonaalis või kaardu. Bebriva 111 proovidest MII ei leitud. *Kingnites diamondi* määrati vaid ühes, Pagegiai lademesse jäävas proovis C23-202, ent olles siiski märgiline leid. Proov sisaldas samuti kõige rohkemat arvu erinevaid skolekodontide liike kogu puuraugus, peegeldades perioodi mitmekesisust ökosüsteemis.

Perekond *Hindenites*, omab asümmeetrilist lõua-aparaati. Diagnostilisteks elementideks on esimesed maksillid (MI), olles oma ehituselt laiemad, paksemad ja selgelt rohkem kaardus, kui *Kettnerites* liikidel. Hambarida algab esimese suure kihva meenutava hambaga, mis jätkub selge, veidi kaardus suurenevate hammastega (joonis 15L). Teised maksillid (MII) ei oma nii perekonnaspetsiifilisi tunnuseid. *Hindenites*-e levik ei olnud puuraugu setetes laialdane, liik registreeriti proovides vahemikus C23-209 kuni C23-204, välja arvatud proov C23-207, kus taksonit ei määratud. Levikupiir ühtib eeldatava Lau sündmuse perioodiga, arvestades, et liiki ei tuvastatud puuraugu vanemates ega noorematest kihtides.

Perekond *Kettnerites* omab ligikaudu 20 seni defineeritud liiki. Antud perekonnas on oluline jälgida nii esimeste kui ka teiste maksillide ehitust, struktuuri ja sobivust omavahel, mis aitab rekonstrueerida aparaati ja määrata liiki. Liigi määramisel on parimaks elemendiks MIIr, mis on eristatav oma ühese hambarea ja tiibja kuju poolest. Hammaste ühtlus, kuju, suurus ja eelhamba olemasolu on määrava tähtsusega nende liikide süstemaatilisel kirjeldamisel. MIII hambarea ehitus sarnaneb parempoolsele, kuid erineb oluliselt struktuurilt, moodustades sedasi tervikliku, kuid asümmeetrilise hambapaari. Samuti peetakse oluliseks esimaksillide ehitust ja erisust, luues koos teiste ja väiksemate maksillidega looma funktsionaalne lõua-aparaat (joonis 15I,J,M-V). Bebirva 111 puuraugu analüüsitud proovides leidis perekonda *Kettnerites* kuuluvaid liike liike peaaegu igas produktiivses proovis, erandiks ainult proov C23-199. Enamasti oli *Kettnerites* esindatud ühe või kahe, mõnel juhul ka kolme liigiga. Kuna eksemplaride arv proovides oli piiratud, ei olnud alati võimalik täpselt kindlaks määrata millised elemendid ühe liigi moodustavad. Proovide vahelisi seoseid hinnati vastavate maksillide olemasolu põhjal. Perekonna *Kettnerites* esinemine puuraugus oli ootuspärane, kuna tegemist on väga laialt levinud taksoniga.



**Joonis 15.** Valik Siluri ajastu skolekodonte Bebirva 111 puuraugust.

**Joonis 15.** Valik Siluri ajastu skolekodonte Bebirva 111 puuraugust. **A**, *Lanceolatites gracilis* (MII), 1025.05-.15 m; **B,C**, *Lanceolatites gracilis* (MIII,MIr), 1090.00-.15 m; **D**, *Lanceolatites gracilis* (MIr), 1025.05-.15 m; **E**, *Lanceolatites gracilis* (aparaat), 1090.00-.15 m; **F,G**, *Lanceolatites gracilis* (MIII, MIr), 1025.05-.15 m; **H**, *Langeites glaber* (MIII), 1025.05-.15 m; **I**, *Kettnerites* sp. 4 (MIII), 1077.85-.95 m; **J**, *Kettnerites* sp. (MIII), 1127.95-1128.05 m; **K**, *Kingnites diamondi* (MII), 1084.50-.65 m; **L**, *Hindenites* sp. (MII), 1087.60-.75 m; **M**, *Kettnerites* sp. (MIr), 1084.50-.65 m; **N**, *Kettnerites* sp. 1, (MIII), 1121.05-.15 m; **O**, *Kettnerites* sp. 1, (MIII), 1105.65-.80 m; **P**, *Kettnerites* sp. 3, (MIII), 1077.85-.95 m; **R**, *Kettnerites* sp. 2 (MIr), 1024.45-.55 m; **S**, *Kettnerites* sp. 2 (MIr), 1121.05-.15 m; **T**, *Kettnerites* sp. (MIr), 1105.65-.80 m; **U**, *Kettnerites* sp. (MIr), 1127.95-1128.05 m; **V**, *Kettnerites* sp. (MIr), 1087.60-.75

Perekond *Oeonites* kuulub sugukonda Polychaetaspidae, mis on liigirikkaim rühm skolekodontide hulgas. Tänapäevaks on perekonnas määratud umbes 90 erinevat liiki, millest suur osa baseeruvad vanal klassifikatsioonisüsteemil ehk üksikelementidel ning vajavad taksonoomilist revisjoni. Perekonna lõua-aparaat on asümmeetriline, milles on mitmeid väga erineva suurusega elemente. Liigispetsiifilisuse seisukohalt on eriti olulised esimesed maksillid. Samuti on oluline basaalplaadi kuju, mis taksonite puhul varieerub oluliselt. Perekonna parem maksill (MIr) on ühese hambareaga ja tiivakujulise eendusega elemendiga välisküljel. Hamba välimus, suurus ja suuruste erinevus on oluline liigitunnus. Varieeruv tiivakujuline eendus on samuti üheks väga oluliseks liigitunnuseks olles mõne liigi puhul kandilise, mõnel ovaalsem ning samuti on oluline selle eenduse suund. MII põhjal on liiki raskem määrata, kuid hambareala üldine olemus peegeldab parema poole morfoloogiat, et moodustada anotoomiliselt hulkharijassu lõua ühtne tervik (joonis 16A-U).

Bebirva 111 puuraugu proovides leiti *Oeonitese* liike peaaegu kõikidest uuritud proovidest, näidates perekonna esindajate arvukust ja laia levikut. *Oeonites* on ka ülemaailmselt väga tavaline ning perekonna esinemine Bebirva 111 puuraugus oli igati ootuspärane. Sarnaselt *Kettnerites*-ega võib olla parema ja vasaku maksilli ühendamine (st samasse liiki kuuluvuse tuvastamine) keeruline, seepärast on võrreldud antud töös MIr sarnasusi.



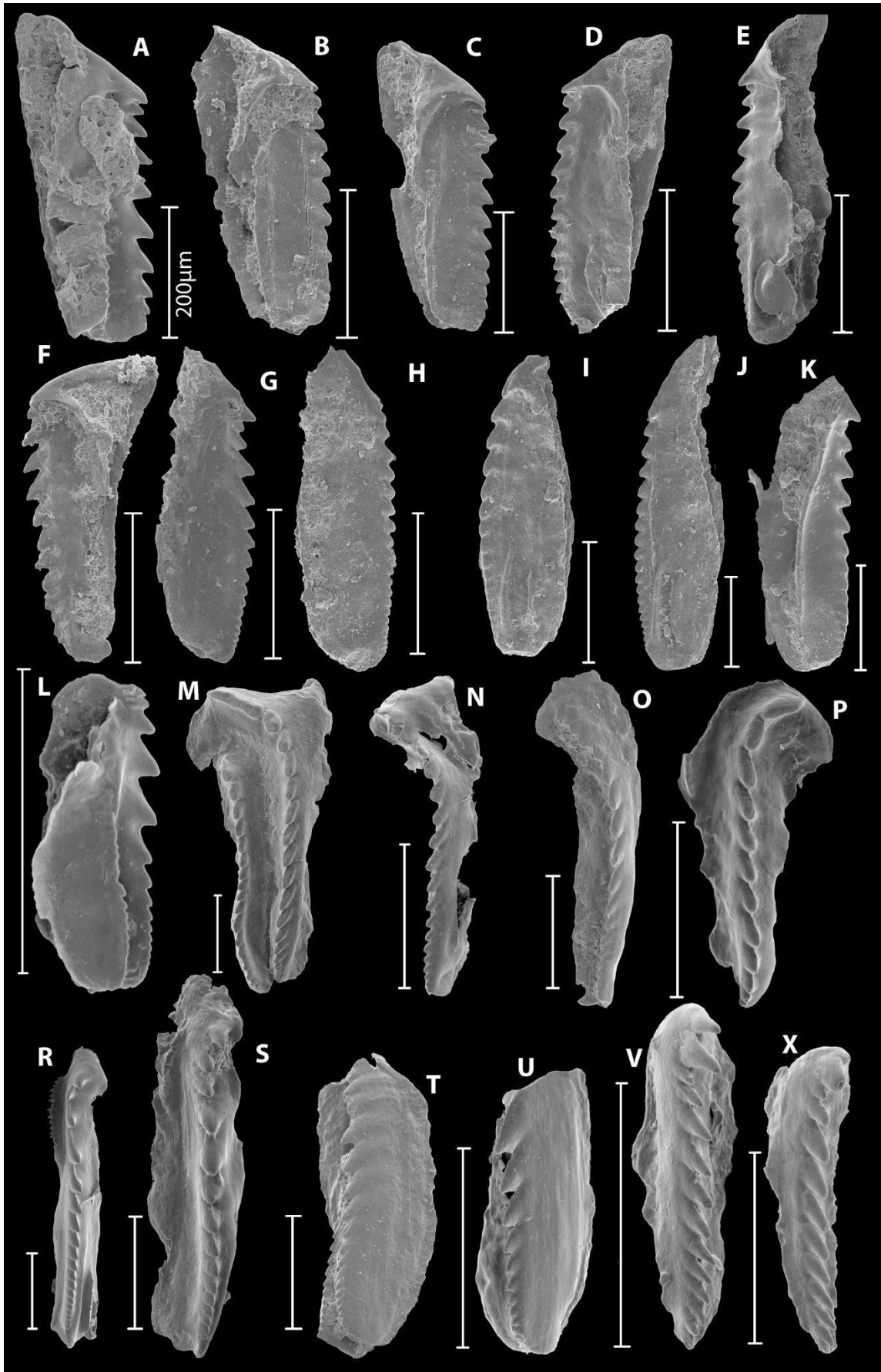
Joonis 16. Valik Siluri ajastu skolekodonte Bebirva 111 puuraugust.

**Joonis 16.** Valik Siluri ajastu skolekodonte Bebirva 111 puuraugust **A**, *Oenonites* sp. 1 (Mlr), 1086.60-.75 m; **B**, *Oenonites* sp. (Mlr), 1024.45-.55 m; **C,D**, *Oenonites* sp. (Mlr), 1087.60-.75 m; **E, F** *Oenonites* sp. 2 (Mlr), 1086.60-.75 m; **G**, *Oenonites* sp. (Mlr), 1024.45-.55 m; **H, I**, *Oenonites* sp. (Mlr), 1086.60-.75 m; **J**, *Oenonites olavi?* (Mlr), 1121.05-.15 m; **K**, *Oenonites olavi?* (Mlr), 1080.30-.40 m; **L**, *Oenonites* sp. (Mlr), 1121.05-.15 m; **M,N,U** *Oenonites* sp. (Mlr, MII), (1103.95)-1104.10 m; **O**, *Oenonites* sp. (MII), 1097.30-.45 m; **P**, *Oenonites* sp. (MII), 1126.40-.50 m; **R**, *Oenonites* sp. (MII), 1086.60-.75 m; **S**, *Oenonites* sp. (MII), 1080.30-.40 m; **T**, *Oenonites* sp. (MII), 1097.30-.45 m;

Perekonda *Mochtyella* kuuluvate isendite aparaadid on üsna primitiivsed, plaatjat (*placognatha*) tüüpi ja õhukese seinaga, mistõttu on isendid proovides tihti halvasti säilinud ja liigini määramine keeruline. *Mochtyella* perekonna identifitseerimisel on keskeks tunnuseks Mlr struktuur, sellel asuva põhihambarea välimus ja kõrvalhambarea (*second ridge*, *Sr*) olemasolu, asukoht ja suurus. MII mitteeristuv välimus võimaldas Bebirva 111 puuraugust leitud proovide puhul tihti määrata vaid *Mochtyella* perekonna tasemeni. Siiski õnnestus mõnes proovis rekonstrueerida iseloomulik lõua-aparaat, mis võimaldas määrata liigi täpsuseni, nt *Mochtyella* aff. *polonica*, *Mochtyella trapezoidea*, *Mochtyella* aff. *pragensis* (joonis 17A-U). Perekonna *Mochtyella* esindatus oli uuritud kihtides pidev ja ilma suuremate muutusteta.

*Vistulella* on sugukonda Mochtyellidae kuuluv perekond, millel on vaid üks seni defineeritud liik. Perekonda iseloomustab plaatjas asümmeetriline struktuur, mille parem esimaksill on sirge ja paralleelne ning vastasolev vasak maksill on märkimisväärselt pikem ja väljapoole kaardu. Elementidel on selgelt vaid üks hambarivi. Hambad on ühtlased, kuid siiski ülevvalt allapoole (eest tahapoole) pisenevad. Erinevalt perekonnast *Mochtyella* on *Vistulella* puhul neile omane selge ja konkreetne ääris ja sein. *Vistulella* leviku esinemine oli järjepidev, alates proovist C23-206 kuni C23-203, kus peaaegu igas proovis *Vistulella* fragmente tuvastati. Erandiks jäi proov C23-203, kus hoolimata mitmekesisest mikrofossiilide kooslusest antud perekonna esindajaid ei leitud. *Vistulella* levikuala tipp kattus selgelt Lau sündmuse perioodiga.

“*Valgaprion*” (Hints, 1998) on plaatjat tüüpi aparaadiga perekond, mille hambad on üsna ühtlased ja selgelt eristuvad. Hambad, mis on pisut diagonaalses või kaarjas reas, on üherealised ja selge äärega, olles eesmisest otsast laiem. Iseloomulikuks tunnuseks on hammaste suuruse järjekord, tavaliselt eelnevad ühele või kahele suuremale hambale kuni kolm väiksemat (joonis 17V,X). “*Valgaprioni*” lõuad on õrna struktuuriga, seetõttu on iseloomulikud elemendid tihti purunenud. Bebirva läbilõikes esines “*Valgaprion*” arvukalt, leidudes siiski vaid Dubysa ja Pagegiai lademetest.



**Joonis 17.** Valik Siluri ajastu skolekodonte Bebirva 111 puuraugust.

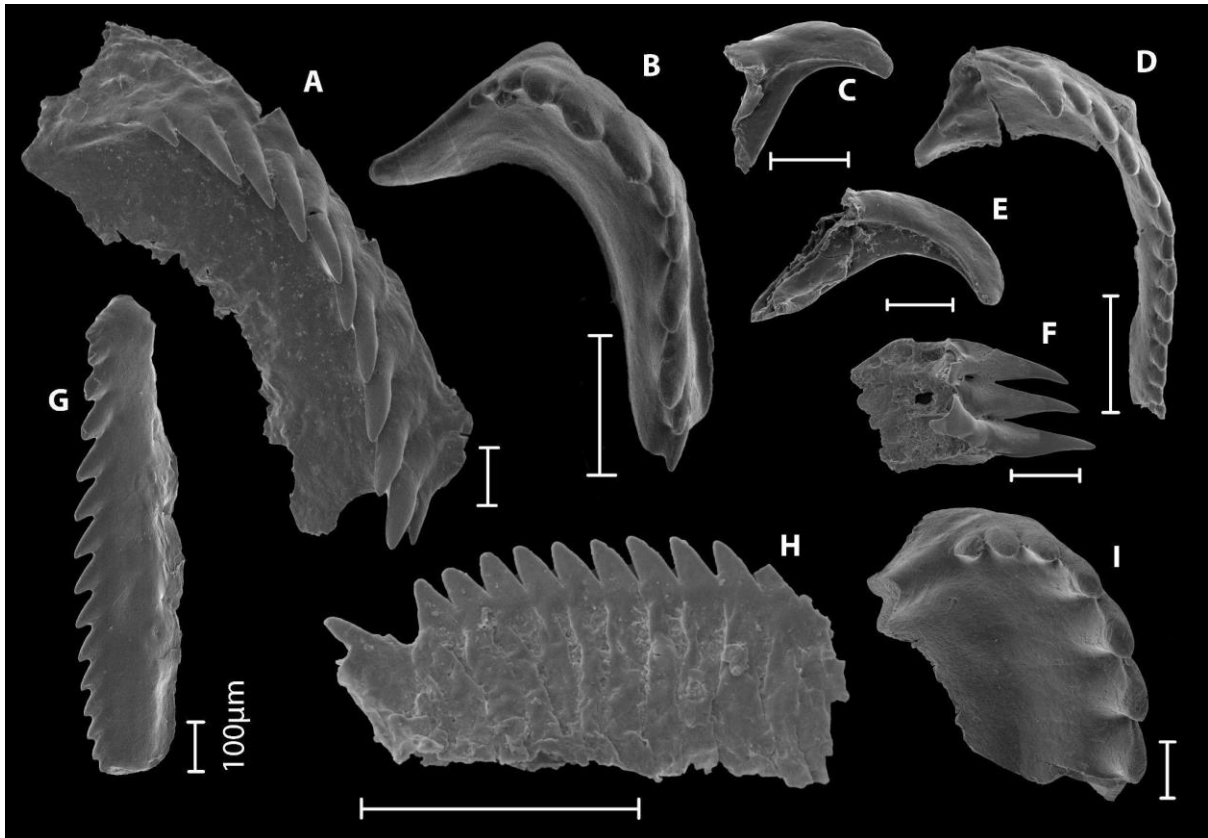
**Joonis 17.** Valik Siluri ajastu skolekodonte Bebirva 111 puuraugust. **A**, *Mochtyella trapezoidea* (MII), 1092.40-.50 m; **B,C,D**, *Mochtyella trapezoidea* (MII,MII,MIr), 1134.20-.35 m; **E**, *Mochtyella* sp. (MII, 1025.05-.15 m; **F**, *Mochtyella* sp. (MIr, 1134.20-.35 m; **G**, *Mochtyella* sp. (MII), 1025.05-.15 m; **H**, *Mochtyella* sp. (MII), 1134.20-.35 m; **I,J**, *Mochtyella* sp. 2 (MIr), 1134.20-.35 m; **K**, *Mochtyella* sp. (MII), 1134.20-.35 m; **L**, *Mochtyella* sp. (MII), 1087.60-.75 m; **M**, *Mochtyella pragensis* (MIr), 1086.60-.75 m; **N**, *Mochtyella* aff. *pragensis* (MIr), 1024.45-.55 m; **O**, *Mochtyella* aff. *pragensis* (MIr), 1090.00-.15 m; **P**, *Mochtyella* aff. *pragensis* (MII), 1092.40-.50 m; **R,S** *Mochtyella* aff. *polonica* (MIr), 1094.50-.65 m; **T**, *Mochtyella* sp.1 (MII), 1134.20-.35 m; **U**, *Mochtyella* sp. 1 (MII), 1025.05-.15 m; **V**, "*Valgaprion*" (MIr), 1121.05-.15 m; **X**, "*Valgaprion*" (MIr), 1080.30-.40

Sugukonda Xanioprionidae kuuluv perekond *Xanioprion* on esindatud uuritud materjali hulgas kahe liigiga - *Xanioprion* aff. *borealis* ja seni kirjeldamata *Xanioprion* sp. 1. Perekond on selgelt eristuv teistest taksonitest peaaegu täielikult sümmeetrilise aparaadi poolest. Oluline eristav tunnus on esimaksill, sümmeetrilisuse tõttu pole parema ja vasaku maksilli vahel olulist erisust. Perekonna tunnuseks on maksillide paralleelne paigutus ja osaline kattumine, kus MII katab MI. Võrreldes sarnaseks peetava *Vistulella*-ga on *Xanioprioni* hambad väga selgelt eraldunud, igal hambal on oma õõnsus (*pulp cavity*), mis fossiili purunemisel lubab hammastel eraldiseisvalt säiluda (joonis 18C,E). Mõnedel eksemplaridel, kus tavaliselt on hambarivi väline pind sile, on näha hamba välisküljel hambaga samasuunalisi orienteeritud jooni, luues hambastrutkuuri aimatavat jätku (joonis 18A-G, I).

Kokku määrati *Xanioprion* sp. 1 kokku kolmes proovis (c23-212, C23-207 ja C23-203), mille vahel olid ulatuslikud lüngad. See võib viidata üldisele liigi esindajate vähesusele ning sobimatule elukeskkonnale. Rohkemate leidudega oli esindatud *Xanioprion* aff. *borealis*, määrates liiki kuues proovis, samas liigi levikupilt oli katkendlik, kadudes korduvalt kahest järjestikusest proovist.

Ebaselge sugukondliku kuuluvusega perekonda *Lunoprionella* iseloomustavad pikliku, külgedelt veidi kitseneva struktuuriga elemendid. Hambad on üsna tsentraliseeritud, ühtlaselt teravatipulised, muutudes külgedelt oluliselt väiksemaks (joonis 18H). *Lunoprionella* on ülejäänud taksonitest kergesti äratuntav, kuna selle õhuke ja õrn struktuur muudab elemendi oranžikaks kuni helepruuniks, erinedes selgelt teiste skolekodontide tumedatest värvist. *Lunoprionella* esines kahes proovis (c23-219 ja C23-204), mis asusid teineteisest üsna kaugel, seega pole tema levikupildi konstrueerimine antud info põhjal kuigi usaldusväärne.

Lisaks eristati ebaselge kuuluvusega plakognaatse aparaadiga vorme (*placognatha species*), mida on raske paigutada kindlasse sugukonda. Sinna alla võivad kuuluda nt *Mochtyella*, *Vistulella*, *Xanioprioni* jt perekondade esindajad.



**Joonis 18.** Valik Siluri ajastu skolekodonte Bebirva 111 puuraugust.

**A**, *Xanioprion* sp. 1, 1094.50-.65 m; **B,I**, *Xanioprion* aff. *borealis*, 1080.30-.40 m; **C, E, F**, *Xanioprion* aff. *borealis*, 1092.40-.50 m; **D**, *Xanioprion* aff. *borealis*, 1024.45-.55 m; **G**, *Xanioprion* sp. 1, 1121.70-.85 m; **H**, *Lunoprionella*, 1135.15-.35 m;

Antud töös analüüsiti 21 fossiilirikast proovi. Proovid C23-199 kuni C23-190B olid järjestikusest fossiilsest materjalist tühjad, mis viitab ebasobivatele säilivustingimustele või suurematele fossiliseerumist pärssivatele asjaoludele. Muid suuremaid lünki skolekodontide levikupildis ei esinenud - seega võib järeldada, et skolekodontide levik oli pidev, aga samas ka pidevas muutumises, mis annab aimu Siluri ajastu ja/või uuritud piirkonna keskkonnatingimuste dünaamikast.

Lau sündmuse perioodil ei täheldatud Bebirva 111 puuraugus skolekodontide levikus olulisi muutusi. See viitab hulkharjasusside vastupidavusele keskkonnamuutustele. Võib järeldada, et

Siluri ajastu hulkharijasussid suutsid kiiresti kohaneda või ei olnud Lau sündmuse mõjud põhjaelustikule nii kriitilised ja ulatuslikud nagu senini arvatud (Bowman jt 2019). Kuigi antud töö tulemused ei täheldanud suurt mitmekesisuse vähenemist, on oluline jätkata skolekodontide ja Lau sündmuse vaheliste seoste uurimist laiemas geoloogilises ja stratigraafilises kontekstis, et aidata paremini mõista, kas Bebirva 111 puuraugu andmestik iseloomustab kohaliku piirkonna eripära või peegeldab see üldist hulkharijasusside vastupanuvõimet väljasuremistele nagu viitavad nt Hints ja Tonarová (2023).

Liikide levikupildis on oluline märkida, et teatud taksonid on tuvastatud vaid üksikutest proovidest, kuid see ei tähenda, et need liigid eksisteerisid väga lühikesel ajaperioodil. Näiteks Dubysa lademe kahest proovist leitud *Hadoprioni cervicornis*-e, levikut on kaardistatud eri piirkondadest Ülem-Ordoviitsiumist ja Silurist, kuid leiud on kõikjal harvad. Leid Bebirva 111 puuraugust laiendab varasemat infot liigi pikaajalise ja laia geograafilise leviku kohta. Samuti sobitub see eelnevalt kinnitatud liigi elukeskkonnaga, olles madala troopilise mere keskkonda eelistav vorm (Eriksson ja Bergman 1998).

Töös määratud pika levikuga *Lanceolatites gracilise* suur arvukus ja pikk levik kinnitab varasemaid andmeid, mis näitavad liigi laia levikut Siluri troopilises madalveelises Balti paleobasseinis. Seni Gotlandilt ja Eestist leitud liik levib stratigraafiliselt Llandovery ajastikust Ludlow keskpaigani, sobides Bebirva 111 puuraugu uuritavatesse kihtidesse (Bergman 1987). Liigi esinemine oli ootuspärane, ent vajalik määratlus seniste andmete kinnitamiseks. Osa käesolevas töös kajastatud eksemplaridest on erakordselt hästi säilinud, aidates kaasa oluliselt liigi elementide kogu rikastamisele, pakkudes täiendavat taksonoomilist teavet.

Üheks märkimisväärseks tulemuseks võib pidada liigi *Kingnites diamondi* avastamist Bebirva läbilõikest. Seni avaldatud andmete põhjal on antud liiki leitud vaid Wenlocki-Ludlowi piirikihtidest Gotlandilt, Rootsist ja Ludlow ladestikust Saaremaalt. Liigi levikumuster näitab, et *K. diamondi* ilmus esmalt Gotlandil ja levis seejärel paleobasseini idaosa suunas. Liiki peetakse rangelt stenotoopseks, st. kohastunud elama väga kitsastes või piiritletud ökosüsteemides. Liigi tüüpiline elukoht oli madalaveeline laguun ja madal rannikuala (Eriksson jt 2012). Leedus asuva puuraugu lisandumine levikupilti annab meile täpsema võimaluse paremini kaardistada Balti paleobasseini biofaatsiate piire. Uus informatsioon avaldab uusi võimalike uuringusuundi ja parandab arusaama Siluri mere ökosüsteemidest.

Olulise avastusena uurimistöös võib välja tuua veel *Xanioprion* sp. 1. liigi leiu proovis C23-207. *Xanioprion* sp. 1, olles mitte kuigi haruldane liik, on siiski veel kirjeldamata. Proovist

C23-207 leitud maksill on eriti oluline, kuna selle hea säilivus ja terviklikkus pakub unikaalset võimalus dokumenteerida selle liigi anatoomilisi eripäraseid ja lõua-aparaadi struktuuri. See leid täiendab varasemaid uuringuid, aidates kaasa liigi teaduslikule kirjeldamisele ja uue liigi nimetamisele.

Uurimistöös määratud liikide levikupilti on sobiv võrrelda Tonarová jt (2012) tööga, kus samuti käsitletakse Lau sündmuse mõju skolekodontide levikule. Eelnimetatud töös kirjeldatud kahest karjäärast (Kosov ja Lišči) pärit fauna näitab suuri sarnasusi Bebirva 111 puurauguga, sisaldades hulgaliselt samu perekondi (*Kettnerites*, *Oeononites*, *Vistulella*, *Leptoprion*, *Lunoprionella*, *Kalloprion*, *Mochtyella*, *Xanioprion*) ja mitmeid ühiseid liike (*Mochtyella* aff. *pragensis*, *Xanioprion* aff. *borealis*, *Ramphoprion gotlandensis*). Levinuimad perekonnad Tonarová (2012) töös olid *Kettnerites*, *Oeononites* ja *Pistoprion*, millest kaks esimest olid ka Bebirva materjalis väga arvukalt esindatud. Huvitavaks asjaoluks võib tuua välja, et perekond *Pistoprion*, mis on Tšehhi karjäärides laialt levinud ning esineb ka Gotlandi ja Eesti läbilõigetel, ei esinenud üheski Bebirva 111 puuraugu proovis. *Pistoprion*, mida peetakse madalveeliste faatsiiste indikaatorliigiks, on levinud eelkõige rannikulähedastes keskkondades, ning ei esine teadaolevalt paleobasseini keskosas (Hints 2000). Antud töös käsitletud läbilõikes oleks *Pistoprioni* leid olnud ootuspärane, kuid selle puudumine annab märku, et edasistes uurimistöodes tuleks keskenduda perekonna levikupildi täpsemale uurimisele, et paremini mõista selle ökoloogilisi eelistusi.

Käesoleva tööga paralleelselt Peep Männiku poolt uuritud konodontide hulgas täheldati konodontide massisinemist proovides C23-214 kuni C23-211. Markerliigi *Polygnathoides siluricus* esinemine intervallis C23-213 kuni C23-211 viitab tinglikult Lau sündmuse algusele. Selge muutus konodontide levikus erineb oluliselt sama läbilõike proovides skolekodontide levikust, mis võib taaskord viidata polüheetide heale vastupanuvõimele keskkonnamuutustele.

Käesolev töö raames kogutud uus andmestik Bebirva 111 puuraugust tõi esile kitiinikute ja skolekodontide selge ökoloogilise diferentseerumise. Kitiinikute selgelt tuvastatav muutus Lau sündmuse kestel, võrreldes skolekodontide stabiilsusega, viitab erinevatele kohanemisvõimetele keskkonnamuutustega toimetulekul. Taoline diferentseerumine erinevate organismirühmade vahel rõhutab, et mereliste ökosüsteemide mõistmiseks on hädavajalik uurida paralleelselt mitmeid organismirühmi. Ludlow kihtide edasised uuringud Baltikumis ja lähiumbruses võiksid pakkuda täiendavat teavet Lau sündmuse ulatuse kohta, aidates mõista, kas muutused on regionaalsed või ülemaailmsed. See lubaks anda veelgi põhjalikuma ülevaate geoloogilistest sündmustest ja nendemõjust elustikule.

## 6 Kokkuvõte

Käesolevas töös uuriti orgaanilise kestaga mikrofossiilide koosseisu ja levikut Siluri Lau sündmuse intervallis, keskendudes planktilistele kitiinikutele ja bentilistele skolekodontidele. Töö eesmärgiks oli selgitada globaalse sündmuse mõju faunakooslustele Balti paleobasseinis Bebirva 111 puuraugu näitel, kus vastavad kihid on hästi esindatud. Uuritud 32st kivimproovist 21 sisaldasid kitiinikuid ja skolekodonte, viidates pidevale levikule Siluri ajastu setetes.

Töö tulemusel selgus, et uuritud organismirühmade levikupildis toimus selge ökoloogiline diferentseerumine. Kitiinikute leviku muutus Lau sündmuse kestel oli konkreetne ja selgelt tuvastatav. Skolekodontide leidumus läbi uuritud kihtide oli stabiilsem ja läbiv, mis tõenäoliselt viitab polüheetide potentsiaalselt heale kohanemisvõimele.

Olulised skolekodontide leiud, sealhulgas *Hadoprion cervicornis* ja *Lanceolatites gracilis* kinnitasid nende liikide esinemist Siluri ajastu madalveelises Balti paleobasseinis. *Kingnites diamondi* leid laiendab liigi levikupilti ning aitab kaardistada biofaatsieste piire Balti paleobasseinis. Kogutud materjali hulgas tuvastati seni kirjeldamata liik *Xanioprion* sp. 1. Leid, olles hea säilivusega ja terviklik, annab olulist teavet taksoni lõua-aparaadi ehituse kohta. Võrdlused Praha basseini samaealiste kihtidega näitasid polüheedikoosluste suurt sarnasust ja ühiseid liike, aga ka teatud erinevusi.

Analüüsides kitiinikuid sisaldavaid proove, ilmnes, et liikide jaotus oli varieeruv. Vahetult enne Lau sündmuse algust täheldati liigilise mitmekesisuse maksimumi, millele järgnes liikide arvu järks langus, viidates tõenäoliselt keskkonnatingimuste kiirele halvenemisele. Selgus, et *Ancyrochitina* sp. 1 oli muutustele vastupidavam, püsidis arvukas nii enne kui pärast Lau sündmuse algust. Samuti ilmnes, et *Eisenackitina* sp. 1 ja *Eisenackitina* sp. 2 ilmusid esmakordselt vahetult pärast Lau sündmuse algust. Seega võisid keskkonnamuutused soodustada ka uute liikide ilmumist. Uudseks leiuks regioonis on perekonna *Alhajrichitina* esinemine. Võrdlused varem uuritud materjaliga Läti puuraugust näitavad sarnasusi.

Kokkuvõtvalt võib öelda, et kitiinikute ja skolekodontide integreeritud uuring on kasulik mõistmaks erinevate organismirühmade vastupanuvõimet ning ökosüsteemide käitumist keskkonnamuutuste tingimustes. Edasised uuringud täiendavates läbilõigetes võiksid pakkuda täiendavat teavet Lau sündmuse ulatuse ja kestuse kohta, aidates mõista kas tuvastatud trendid ja faunarühmade diferentseerumine peegeldab globaalset muutust või regionaalseid eripärasid.

## Effects of the Silurian Lau Event on organic-walled microfossils in the Bebirva 111 drill core, Lithuania. Reet Männik

### Summary

This study, the occurrence of two faunal groups, chitinozoans and scolecodonts, were investigated using samples from Bebirva 111 drill core. The study analyzed their behavior before, during and after the Lau event. Analysis of 32 rock samples revealed that 21 samples contained significant organic matter, indicating continuous distribution in Silurian sediments.

The study confirmed ecological differentiation between the faunal groups. The shift in chitinozoan distribution during the Lau event was specific and distinctly identifiable. Scolecodont species were consistent and widespread, suggesting their strong adaptability.

Significant findings, including *Hadoprion cervicornis* and *Lanceolatites gracilis*, confirmed their presence in the shallow-water Late-Silurian Baltic paleobasin. The discovery of *Kingnites diamondi* helps redefine the biofacies boundaries of the Baltic paleobasin. A well-preserved specimen of *Xanioprion* sp. 1 provides necessary information on the species jaw structure. Comparison with Czech data suggests further potential focuses for defining Silurian paleobasin boundaries. Data on the distribution of conodonts studied in the same material determines and clarifies the onset of the Lau event in Bebirva 111 drill core.

Analysis of samples containing chitinozoans showed variable species distribution. A peak in diversity was observed just before the Lau event, followed by rapid decline, indicating a swift deterioration of the living environment. The study revealed that *Ancyrochitina* sp. 1 was more resistant to environmental changes than other species. Species *Eisenackitina* sp. 1 and *Eisenackitina* sp. 2 first appeared shortly after the Lau extinction, suggesting that environmental changes may have allowed new species to emerge. The finding of the genus *Alhajrichitina* provides new insights into the region's paleofauna. Comparison with similar strata studies before from Latvia shows general similarities.

Studying chitinozoans and scolecodonts together understands how diverse faunal groups respond to environmental changes. Further similar geological strata could provide important information on the extent and duration of the Lau event, aiding in understanding whether the differentiation of two studies of fossil groups were regional or global phenomenon.

## Tänuavaldused

Suurimad tänud autori juhendajale Tallinna Tehnikaülikooli prof. Olle Hintsile asjatundliku juhendamise eest, olles asendamatuks toeks kogu uurimisprotsessi vältel, aidates leida sobivat kirjandust ja leida vastuseid keerulistele küsimustele. Tema kannatlikkus, pühendus ja motiveeriv vestlus oli uurimistöö edenemisele hindamatuks jõuks.

Samuti soovib avaldada autor tänu Tartu Ülikooli poolsele juhendajale prof. Tõnu Meidlale, kelle väärtuslikud kommentaarid ja märkused aitasid kaasa uurimistöö sisu parendamisele ja suunasid tähelepanu olulistele detailidele.

Autor soovib tänada ka Peep Männikut asjatundliku panuse eest proovide ja andmete töötlemisel ning väärtusliku info ja diskussiooni eest.

Erilised tänusõnad kuuluvad Jaak Nõlvakule tema kompetentse abi eest kitiinikute määramisel ning harivate diskussioonide eest, mis puudutasid Eesti aluspõhja paleontoloogiat ja stratigraafiat, ning vestluste eest mis aitasid avardada autori arusaamu kultuurilisest ajaloost.

Eraldi tänud Leho Ainsaart tarvilike isotoopandmestiku ja kirjanduse eest.

Tänusõnad veel Petra Tonarovále skolekodontide võrdlusmaterjali eest.

Suured tänud Tallinna Tehnikaülikooli mehaanika ja tööstustehnika instituudi vanemteadur Mart Viljusele, skaneeriva elektronmikroskoopia-alase tehnilise konsultatsiooni ja abi eest.

Tänusõnu jätkub veel ka Kairi Põldsaarele, kes juhatas autori õige inimeseni, ning tänu kellele uurimistöö algus üldse võimalikuks sai.

## Kirjanduse loetelu

- Al-Shawareb, A., Miller, M., & Vecoli, M. 2017. Late Ordovician (Katian) chitinozoans from northwest Saudi Arabia: Biostratigraphic and paleoenvironmental implications. *Revue de Micropaléontologie*, **60**(3), 333-369. <https://doi.org/10.1016/j.revmic.2017.08.002>
- Armstrong, H.A., Brasier, M.D. 2004. Scolecodonts. *Microfossils*, 101-103. <https://doi.org/10.1002/9781118685440.ch12>
- Bergman, C.F. 1987. *Silurian Paulinitid Jawed Polychaetes from Gotland. Dissertation of Ph.D. University of Lund, 1–145.* <https://doi.org/10.18261/8200374246-1989-01>
- Bičkauskas, G., Molenaar, N., Kaminskas, D., 2011. Implications from stable <sup>13</sup>C isotope stratigraphy for closed system carbonate diagenesis; an example from the Upper Silurian Baltic Basin. Rmt.: Lukševičs, E., Stinkulis, G., Vasilkova, J. (toim.). The Eight Baltic Stratigraphical Conference. Abstracts. University of Latvia, Riga, p. 14.
- Bowman, C. N., Them II, T. R., Knight, M. D., Kaljo, D., Eriksson, M. E., Hints, O., Martma, T., Owens, J. D., Young, S. A. 2021. A multi-proxy approach to constrain reducing conditions in the Baltic Basin during the late Silurian Lau carbon isotope excursion. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **581**, <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110624>
- Bowman, C.N., Young, S.A., Kaljo, D., Eriksson, M.E., Them, T.R., Hints, O., Martma, T., Owens, J.D. 2019. Linking the progressive expansion of reducing conditions to a stepwise mass extinction event in the late Silurian oceans. *Geology*, **47**, 968–972. <https://doi.org/10.1130/G46571.1>
- Calner, M. 2008. Silurian Global Events – At the Tipping Point of Climate Change. In: Elewa, A. M. T. (Ed.), *Mass Extinction. Springer*, 21–58. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-75916-4\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-540-75916-4_4)
- Clark, R.B. 1969. Chapter 1. Systematics and Phylogeny: Annelida, Echiura, Sipuncula. *Chemical Zoology*, 1–62. [https://api.pageplace.de/preview/DT0400.9780323145879\\_A24399562/preview-9780323145879\\_A24399562.pdf](https://api.pageplace.de/preview/DT0400.9780323145879_A24399562/preview-9780323145879_A24399562.pdf)
- Cooper, R.A., Sadler, P.M., Hammer, O., Gradstein, F.M. 2012. Chapter 20: The Ordovician Period. *The Geologic Time Scale*, 489–523. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59425-9.00020-2>

- Dutta, S., Hartkopf-Fröder, C., Mann, U., Wilkes, H., Brocke, R., & Bertram, N. 2010. Macromolecular composition of Palaeozoic scolecodonts: insights into the molecular taphonomy of zoomorphs. *Lethaia*, **43**, 334–343. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2009.00193.x>
- Eichwald, E. 1854. Die Grauwackenschichten von Liev- und Esthland. *Bulletin de la Imperiale des Naturalistes de Moscou*, **27**, 1–111. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/151122#page/12/mode/1up> (saksa keeles)
- Einasto, R. 2018. Balti paelasundi paleoökosüsteemidest ruumis ja ajas. *Schola Biotheoretica*, **44**. <https://dea.digar.ee/article/JVscholabiotheor/2018/10/0/5.10>
- Eriksson, M. E., Bergman, C. F., & Jeppsson, L. 2004. Silurian scolecodonts. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **131**(3-4), 269–300. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2004.04.001>
- Eriksson, M. E., Hints, O., & Bergman, C. F. 2012. *Kingnites diamondi* gen. et sp. nov., an exceptionally large Silurian paulinitid (Annelida; Polychaeta) from shallow marine settings of Baltoscandia. *GFF*, **134**(3), 217–224. <https://doi.org/10.1080/11035897.2012.704066>
- Eriksson, M. E., Nilsson, E. K., & Jeppsson, L. 2009. Vertebrate extinctions and reorganizations during the Late Silurian Lau Event. *Geology*, **37**, 739–742. <https://doi.org/10.1130/G25709A.1>
- Eriksson, M., Bergman, C.F. 1998. Scolecodont systematics exemplified by the polychaete *Hadoprion cervicornis* (Hinde, 1879). *Journal of Paleontology*, **72**(3), 477–485. <https://doi.org/10.1017/S0022336000024239>
- Frýda, J., Lehnert, O., Joachimski, M.M., Männik, P., Kubajko, M., Mergl, M., Farkaš, J., Frýdová, B. 2021. The Mid-Ludfordian (Late Silurian) Glaciation: A Link with Global Changes in Ocean Chemistry and Ecosystem Overtuns. *Earth-Science Reviews*, **220** <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103652>
- Hints, O. 1998. *Harjuan (Late Ordovician) eunicid polychaetes of Estonia M.Sc Thesis, supervisor dr. T.Meidla. Tartu University, 1-105.* <https://files.geocollections.info/ce5484a6-e300-4ec0-9abd-37f9d64c3572.pdf>

- Hints, O. 2000. Ordovician eunicid polychaetes of Estonia and surrounding areas: a review of their distribution and diversification. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **113**, 41-55. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(00\)00051-8](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(00)00051-8)
- Hints, O. & Eriksson, M. E. 2007. Diversification and biogeography of scolecodont-bearing polychaetes in the Ordovician. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **245**(1–2), 95-114. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.02.029>
- Hints, O., & Tonarová, P. 2023. A diverse Hirnantian scolecodont assemblage from northern Estonia and resilience of polychaetes to the end-Ordovician mass extinction. *Estonian Journal of Earth Sciences*, **72**, 46–49. <https://doi.org/10.3176/earth.2023.20>
- Kaljo, D., Einasto, R., Martma, T., Märss, T., Nestor, V., Viira, V. 2015. A bio-chemostratigraphical test of the synchronicity of biozones in the upper Silurian of Estonia and Latvia with some implications for practical stratigraphy. *Estonian Journal of Earth Sciences*, **64**(4), 267–283. <https://doi.org/10.3176/earth.2015.33>
- Kielan-Jaworowska, Z. 1966. Polychaete jaw apparatuses from the Ordovician and Silurian of Poland and comparison with modern forms. *Palaeontologia Polonica*, **16**, 1-152. <http://www.palaeontologia.pan.pl/Archive/1966-16.pdf>
- Kielan-Jaworowska, Z. 1968. Scolecodonts versus jaw apparatuses. *Lethaia*, **1**(1), 39-49. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1968.tb01726.x>
- Lazauskiene, J., Stephenson, R., Šliaupa, S., van Wees, J-D. 2002. 3-D Flexural Modelling of the Silurian Baltic Basin. *Tectonophysics*, **346**, 115–135. [https://doi.org/10.1016/S0040-1951\(01\)00231-1](https://doi.org/10.1016/S0040-1951(01)00231-1)
- Laufeld, S. 1974. Silurian Chitinoma from Gotland. *Fossils and Strata*, **5**. [https://foreninger.uio.no/ngf/FOS/pdfs/F&S\\_05.pdf](https://foreninger.uio.no/ngf/FOS/pdfs/F&S_05.pdf)
- Liang, Y., Bernardo, J., Goldman, D., Nölvak, J., Tang, P., Wang, W., & Hints, O. 2019. Morphological variation suggests that chitinozoans may be fossils of individual microorganisms rather than metazoan eggs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **286**(1908). <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1270>
- Liang, Y., Hints, O., Nölvak, J., Tang, P. 2023. On future directions of Ordovician chitinozoan research. *Estonian Journal of Earth Sciences*, **72**(1), 58–61. <https://doi.org/10.3176/earth.2023.34>

- Liang, Y., Hints, O., Tang, P., Cai, C., Goldman, D., Nölvak, J., Tihelka, E., Pang, K., Bernardo, J., Wang, W. 2020. Fossilized reproductive modes reveal a protistan affinity of Chitinozoa. *Geology*, **48**(12), 1200–1204. <https://doi.org/10.1130/G47865.1>
- Mannik, P. 2014. The Silurian System of Estonia. In: *4th Annual Meeting of IGCP 591*, Estonia, 2014, 123-128
- Melchin, M.J., Sadler, P.M., Cramer, B.D. 2020. Chapter 21 - The Silurian Period. *Geologic Time Scale 2020*, 695–732. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-824360-2.00021-8>
- Miller, M. A. 1996. Chapter 11. Chitinozoa. *Palynology: Principles and Applications*, **1**, 307–336.
- Nestor, H., & Einasto, R. 1977. Fatsialno-sedimentologicheskaya model siluriyskovo Paleobaltiyskovo perikontinentalnovo basseyna (Facies-sedimentary model of the Silurian Paleobaltic pericontinental basin. Facies and Fauna of the Baltic Silurian), *Academy of Sciences of the Estonian S. S. R. Institute of Geology*. 89-121. <https://files.geocollections.info/f0cf7c68-c3a0-4ec7-940e-2cd1e90570bd.pdf> (vene keeles)
- Nestor, H., Einasto, R. 1997. "Ordovician and Silurian carbonate sedimentation basin." *Estonian Journal of Earth Sciences*, **61**, 192–204.
- Nestor, V. 1995. Kitinosoad - atraktiivsed pisikivistised. *Eesti Loodus*, **9**, 258–259. <http://www.digar.ee/id/nlib-digar:341631>
- Nestor, V. 2009. Biostratigraphy of the Ludlow chitinozoans from East Baltic drill cores. *Estonian Journal of Earth Sciences*, **58**, 170–184. <https://doi.org/10.3176/earth.2009.3.02>
- Nestor, V. 2012. A summary and revision of the East Baltic Silurian chitinozoan biozonation. *Estonian Journal of Earth Sciences*, **61**(4), 242–260. <https://doi.org/10.3176/earth.2012.4.05>
- Nölvak, J. & Grahn, Y. 1993. Ordovician chitinozoan zones from Baltoscandia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **79**, 245–269. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(93\)90025-P](https://doi.org/10.1016/0034-6667(93)90025-P)
- Nölvak, J., Liang, Y. and Hints, O. 2019. Early diversification of Ordovician chitinozoans on Baltica: New data from the Jägala waterfall section, northern Estonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **525**, 14–24. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.04.002>

- Pander, C. H. 1856. Monographie der fossilen Fische des Silurischen Systems der RussischBaltischen Gouvernements. Kaiserliche Akademie Wissenschaften, St. Petersburg, 1-91. <http://books.e-heritage.ru/book/10075452> (saksa keeles)
- Paris, F., Grahn, Y., Nestor, V., & Lakova, I. 1999. A Revised Chitinozoan Classification. *Journal of Paleontology*, **73**(4), 549–570. <https://doi.org/10.1017/S0022336000032388>
- Paris, F. & Nõlvak, J. 1999. Biological interpretation and paleobiodiversity of a cryptic fossil group: The “chitinozoan animal”. *Geobios*, **32**(2), 315–324. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(99\)80045-X](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(99)80045-X)
- Rõõmusoks, A., Puura, V., Raukas, A., & Mark-Kurik, E. 1997. History of Geological Research. *Geology and Mineral Resource of Estonia*, 15-27 <https://geoloogia.info/geology/>
- Šliaupa, S., Hoth, P. 2011. Geological Evolution and Resources of the Baltic Sea Area from the Precambrian to the Quaternary. *The Baltic Sea Basin*. Springer, Berlin, Heidelberg. **13-51**, [https://doi.org/10.1007/978-3-642-17220-5\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-642-17220-5_2)
- Tonarová, P., Eriksson, M., & Hints, O. 2012. A jawed polychaete fauna from the late Ludlow Kozlowskii event interval in the Prague Basin (Czech Republic). *Bulletin of Geosciences*, **87**, 713–732. <https://doi.org/10.3140/bull.geosci.1317>
- Torsvik, T.H., & Cocks, L.R.M. 2013. Chapter 2: New global palaeogeographical reconstructions for the Early Palaeozoic and their generation. In *Geological Society, London, Memoirs*, **38**, 5–24. <https://doi.org/10.1144/M38.2>
- Verniers, J., Nestor, V., Paris, F., Dufka, P., Sutherland, S. and Van Grootel, G. 1995. A global Chitinozoa biozonation for the Silurian. *Geological Magazine*, **132**, 651–666. <https://doi.org/10.1017/S0016756800018896>
- Vodička, J., Manda, Š. 2019. A taxonomical and statistical study of chitinozoan distribution across the lundgreni Event (Wenlock, Silurian) from the Prague Basin, Czech Republic: A specific pattern driven by ecological changes. *Marine Micropaleontology*, **149**, 44-63. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2019.04.002>
- Vodička, J., Muir, L. A., Botting, J. P., Špillar, V., & Fatka, O. 2022. Palaeobiological significance of chitinozoan clusters with parallel vesicles. *Marine Micropaleontology*, **172**, 102109. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2022.102109>

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Reet Männik,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose

Siluri ajastu Lau sündmuse mõju mikrofossiilidele Bebirva 111 puuraugus Leedus

mille juhendajad on Olle Hints ja Tõnu Meidla

1.1 reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Reet Männik

24.05.2024