

Tartu Ülikool

Loodus- ja täppisteaduste valdkond

Ökoloogia ja Maateaduste instituut

Geoloogia osakond

Botaanika osakond

Stefi Guitor

Kalana *lagerstätte* makrofauna analüüs

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Juhendajad: Tõnu Meidla, Ph.D.

Meelis Pärtel, Ph.D.

Oive Tinn, Ph.D.

Tartu 2016

Kalana *lagerstätte* makrofauna analüüs

Kalana *lagerstätte*'s leiduv mitmekesine ning märkimisväärse detailsusega säilinud lubistumata vetikate floora Balti paleobasseinis tõstatab küsimuse erakordset säilimist soodustavatest keskkonnatingimustest Siluri paleotroopikas. Käesolevas töös on Kalana *lagerstätte* madalmerelise koosluse ökoloogilise ja taksonoomilise koosseisu ning settekeskkonna hindamiseks kasutatud vetikasäilmetega kaasneva makrofauna kivistismaterjali. Analüüsid, mis põhinevad Tartu Ülikooli geoloogia osakonna kollektsioonil, viitavad fatsiaalse litoraali- või laguuni-, madaliku-, avatud mandrilava-, ülemineku- ning süvavööndite esinemisele Kalana *lagerstätte*'s. Lisaks ilmneb enamiku lokaliteedis leiduvate makrofauna taksonite kuulumine sessiilsete filtreerivate organismide hulka ning herbivooride kivistise puudumine Kalana *lagerstätte*'s.

Macrofaunal analysis of Kalana's *lagerstätte*

A highly diverse and exceptionally preserved flora of noncalcareous algae from the palaeobasin of Baltica raises a question about the environmental conditions contributing to such a remarkable preservation in the Silurian palaeotropics. The fossils of macrofauna accompanying the algal remains were used to evaluate ecological and taxonomical composition and sedimentary conditions of the shallow sea community of Kalana's *lagerstätte*. The analysis based on a collection from the Department of Geology at the University of Tartu implicate the presence of tidal flat or lagoonal, shoal, open shelf, transitional and basin depression facies belts in Kalana's *lagerstätte*. The analysis also implicate most of the taxa being sessile suspension feeders and the absence of fossils of herbivorous taxa in Kalana's *lagerstätte*.

Kalana, lagerstätte, paleoecology, brachiopods, facies zones

B330 paleozooloogia, fülogenees

P450 stratigraafia

SISUKORD

1. Sissejuhatus.....	5
1.1. Paleoökoloogia.....	5
1.2. Kalana <i>lagerstätte</i>	5
1.3. Töö eesmärk.....	6
2. Materjal ja meetodid.....	7
2.1. Lokaliteet.....	7
2.2. Stratigraafia.....	8
2.3. Metoodika.....	9
2.4. Andmetöötlus.....	10
3. Probleemi referatiivne ülevaade.....	10
3.1. Paleogeograafia- ja klimatoloogia.....	10
3.2. Raikküla lademes kirjeldatud fauna.....	11
3.3. Kalana <i>lagerstätte</i> 's kirjeldatud fauna.....	12
3.4. Kalana <i>lagerstätte</i> ja Raikküla lademe fauna võrdlus.....	13
3.5. Kalana <i>lagerstätte</i> makrofauna paleoökoloogia.....	13
4. Tulemused.....	14
4.1. Kivimpala mõõtmed ja sellel esinevate taksonite arv.....	14
4.2. Makrofauna taksonite sageduse jaotus.....	15
4.3. Brahhiopoodide taksonite sageduse jaotus.....	16
4.4. Makrofauna taksonite sageduse jaotus ökoloogiliste rühmade vahel.....	16
4.5. Brahhiopoodide koosluste klasteranalüüs.....	17
4.6. Makrofauna taksonite koosluste klasteranalüüs.....	20

4. Arutelu.....	22
Kokkuvõte.....	25
Viited.....	26
Internetiallikad.....	29
Lisa 1. Ülevaattetabel kasutatud kirjanduses esinevate brahhiopoodide liiginimede sünonüümikast.....	30
Lisa 2. Ülevaattetabel brahhiopoodide levikust mööda rekonstrueeritud sügavusgradienti.....	31

SISSEJUHATUS

Paleoökoloogia

Paleontoloogia kui geoloogia ja bioloogia piirteadus uurib floora ja fauna kivistunud säilmeid. Paleoökoloogia on paleontoloogia suund, mis käsitleb fossiilsete organismide, nende populatsioonide ning koosluste ja keskkonnatingimuste vastastikuseid suhteid. Käesolev töö keskendub Eesti ainsa *konservat-lagerstätte* fossiilse makrofauna paleoökoloogiale. *Konservat-lagerstätte* on leiukoht, mille fossiilne materjal on erakordse säilivusega, vastandudes *konzentrat-lagerstätte*'le, mis on rohke, kuid mitte nii hea säilivusega fossiilse materjali leiukoht. Antud terminitel puuduvad eestikeelsed vasted.

Kalana lagerstätte

Kesk-Eestis asuvast Otisaare ehk Kalana uuest (edaspidi Kalana) karjäärast avastati 2008. aastal mitmekesine ning märkimisväärse detailsusega säilinud lubistumata tallofüütsete vetikate floora. Materjal on pärit Siluri ajastust, Llandovery ajastikust, ning on ca 440 miljonit aastat vana. Kuigi lubistumata vetikate floora oli Paleosoikumi meredes tõenäoliselt laialt levinud, on sellise materjali väga hea säilivus erakordne. Enamasti säilivad kivististena vaid tugeva kaltsiitse toese organismid, mistõttu pehmekehaliste organismide fossiilide leiukohad on üsna haruldased. Siluri kivimitest on selliseid fossiile leitud ainult mõnest *lagerstätte*'st, millest vaid väheste fossiilne materjal on samaväärselt säilinud morfoloogiaga (Tinn et al., 2009). Üks mitmekesisem floora on kirjeldatud Ludlow ladestikust Põhja-Ameerika idaosas ning seda *lagerstätte*'t tuntakse kui *Medusaegraptus*'e epibooli (Ruedemann, 1925; LoDuca & Brett, 1997).

Töö eesmärk

Pehmekehaliste fossiilidega rikkalik ja mitmekesine *lagerstätte* Balti paleobasseinis viitab Siluri madalmerelise keskkonna suurele mitmekesisusele ning tõstatab küsimuse erakordset säilimist soodustavatest keskkonnatingimustest Siluri paleotroopikas. Varasemad artiklid Kalana *lagerstätte*'st käsitlevad põhiliselt floorat, mis tähendab, et antud lokaliteedis ei ole kaasneva fauna põhjal uuringuid teostatud. Käesolev töö aitab neid tingimusi mõista, kasutades Kalana *lagerstätte* paleokeskkonna rekonstrueerimiseks vetikasäilmetega kaasneva fauna kivistismaterjali. Töö eesmärk on makrofaunal põhinevate analüüside põhjal hinnata Kalana *lagerstätte* madalmerelise koosluse ökoloogilist ja taksonoomilist koosseisu ning settekeskkonda.

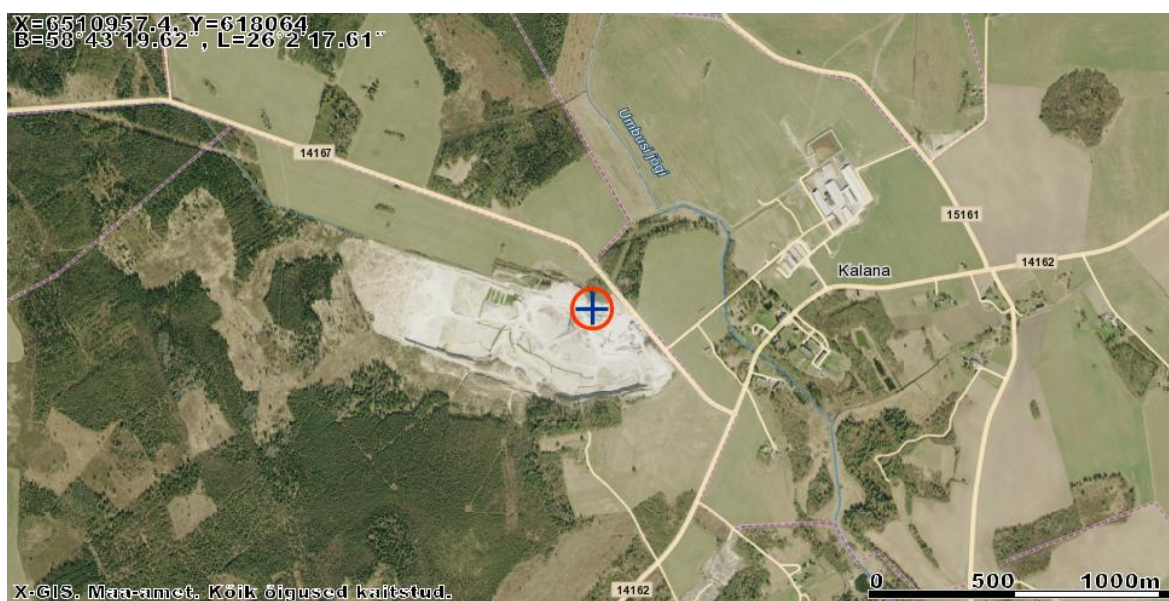
MATERJAL JA MEETODID

Lokaliteet

Kalana paekarjäär asub Jõgeva maakonnas Pajusi vallas, ca 1 km Kalana külast läänes, Kalana–Pisisaarde tee ääres (joonis 1, 2). Tegemist on töötava paekarjääriga ning kaevandamine avab teadlastele aina uusi kivimkihte.



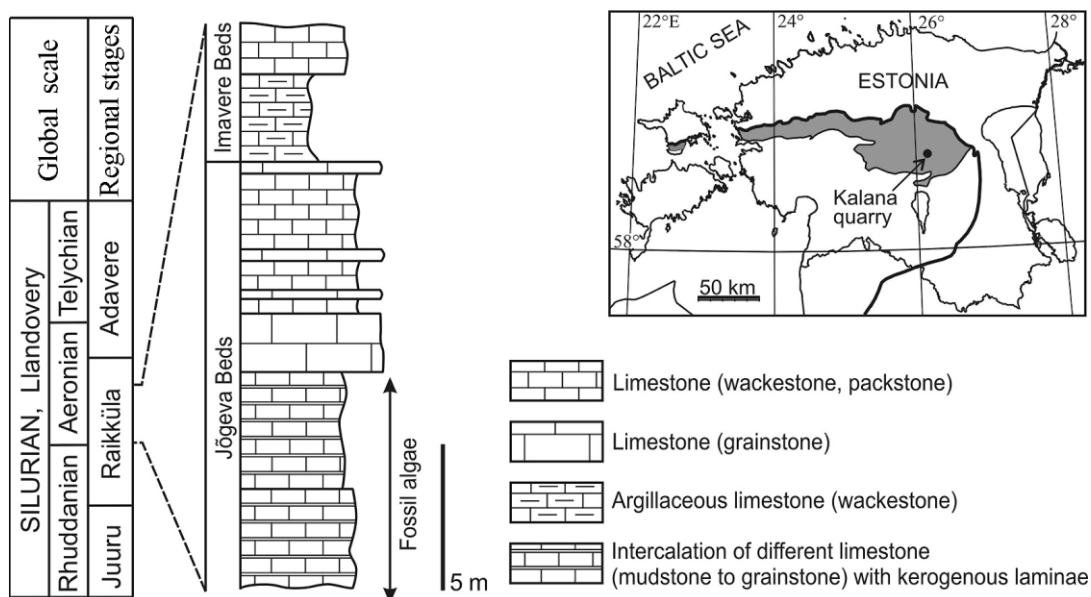
Joonis 1. Kalana paekarjääri asukoht



Joonis 2. Kalana paekarjääri asend

Stratigraafia

Kalana karjääris avanevad Siluri ajastu Llandovery ajastiku kivimid, mis on ca 440 miljonit aastat vanad (Tinn et al., 2009). Stratigraafiliselt kuuluvad need Raikküla lademesse, Nurmekunna kihistu (Nestor, 1993) Jõgeva ja Imavere kihtidesse (Tinn et al., 2009). Tasub märkida, et Nurmekunna kihistu kuulub sõltumatute üksuste süsteemi ning tegu ei ole Raikküla lademe alajaotusega. Raikküla lademe ida suunas laienev avamus ulatub Mandri-Eesti läänerrannikust Ida-Eestini (joonis 3). Puuraukudest saadud informatsiooni kohaselt varieerub lademe paksus 16,3 meetrist Loode-Eestis 176,3 meetrini Edela-Eestis. Enamjaolt jääb lademe paksus 20 ja 75 m vahele. Raikküla lade koosneb valdavalt karbonaatkivimitest, millest kõige iseloomulikumad on mikro- ja peitkristallilised lubjakivid, mis kaldalähedases vööndis vahelduvad teralis-mikriidiliste lubjakividega ning sügavaveelisemas vööndis merglite või domeriitidega. Mitmel pool leidub hilistekkelisi dolomiite, kuid mõnedes Kesk-Eesti läbilõigetel on kirjeldatud ka varatekkelisi dolomiite, mis moodustavad ülespoole madalduvate tsükliitide ülemise osa (Nestor, 1997). Kalana karjääris avaneb Jõgeva ja Imavere kihtide piiri-intervall, mis on iseloomustatud lainjaskihiliste kuni muguljate hilistekkeliste dolomiitidega, milles esinevad õhukesed domeriidi vahekihid. Domeriidi vahekihid on enamasti helepruunid, mikrolamineeritud ning sisaldavad kerogeenset materjali ja iseloomulikke orgaanilisi vetikasäilmeid (Tinn et al., 2015).



Joonis 3. Kalana karjääri geograafiline asukoht ja stratigraafiline asend. Kaardil on kujutatud Raikküla lademe avamus (hall) ning leviala piir (tugev joon) (Tinn et al., 2009).

Metoodika

Käesolev töö põhineb Tartu Ülikooli geoloogia osakonna kollektsioonil, mille eksemplarid on kogutud Kalana karjäärist aastatel 2008 kuni 2016. Kollektsioonist valiti välja 211 pala, mille fossiilne materjal sobib antud töö eesmärkidega ning on määramiseks piisavalt hea säilivusega. Kivimpalade koostises vaheldub mudalis-mikriidiline põhimass tormikuhjelise materjaliga. Töö käigus registreeriti taksoni esinemine või puudumine kivimpalal ning vaatluse alla võeti järgmised makrofauna rühmad: brahhiopoodid (*Brachiopoda*), gastropoodid (*Gastropoda*), meriliiliad (*Crinoidea*), nautiloidid (*Nautiloidea*), karbid (*Bivalvia*), rugoosid (*Rugosa*), tabulaadid (*Tabulata*), trilobiidid (*Trilobita*), sammalloomad (*Bryozoa*), konulariidid (*Conulata*), graptoliidid (*Graptolithina*), käsnad (*Porifera*) ja leperditiidid (*Leperditicopida*). Kõik rugooside esindajad kollektsioonis on üksikelulised. Nautiloidide hulgas leidub nii sirge kojaga kui keerdus kojaga vorme. Tabulaatide esindajad kuuluvad valdavalt seltsi *Favositida*. Brahhiopoodide liikide määramisega abistas töö juhendaja Oive Tinn. Kollektsioonis on esindatud *Eostropheodonta delicata* (Baarli, 1995), *Coolinia applanata* (Salter, 1846) ning *Clintonella aprinis* (de Verneuil, 1845). Lukulised brahhiopoodid, mille koja pinna ornamentika eelnevate liikide koja pinna ornamentikaga ei ühtinud või oli liigini määramiseks ebapiisava säilivusega, ühendati rühma A. *Koigia extenuata* (Rubel, 1970) ja *Hindella crassa* (J. de C. Sowerby, 1839) koja pinnal puudub kergesti äratuntav ornamentika, misõttu ühendati need liigid käesoleva töö raames rühma B. Rühmas B võib leiduda ka selle töö raames määramata ornamentikata koja pinnaga lukuliste brahhiopoodide liike. Eksemplarid, mille säilivusest võib järeldada vaid kuuluvust lukuliste brahhiopoodide hulka, ühendati rühma C. Kollektsioonis leidub ka mõningaid lingulaatide (*Linguliformea*) fossiile. Kohati esineb kollektsioonis *Eostropheodonta delicata* vorme, mille ornamentika näib olevat kirjeldustest veidi erinev. Üksikud ribad näivad olevat esilekerkivamad, kui seda *E. delicata* puhul oodata võiks ning eksemplaride erineva säilivuse tõttu esineb ka vahepealseid vorme. Lisaks tekitab küsimusi suure osa kollektsioonis esinevate *E. delicata* kivististe suhteline tugevus ning väikesed mõõtmed. Tegu võib olla juveniilsete vormidega, kuid ei saa välistada, et tegu on teise liigiga. Käesolevas töös on kõiki vorme käsitletud liigina *E. delicata*.

Andmetöötlus

Käesolevas töös kasutati mitme muutuja põhiste statistiliste analüüside läbiviimiseks tarkvara PAST (Hammer, Harper & Ryan, 2001). Täpsemalt viidi antud tarkvara abil läbi koosluste klasteranalüüs, mille algoritmiks valiti paarisgrupp. Kuna alganalüüsis registreeriti teatud taksoni esinemine või puudumine, mitte isendite arv, valiti sarnasuse mõõtmeks Simpsoni indeks. Eristunud kooslused nimetati neis enimlevinud taksoni järgi.

PROBLEEMI REFERATIIVNE ÜLEVAADE

Paleogeograafia ja –klimatoloogia

Balti paleobassein paiknes Siluri ajastul umbes 10 – 20 kraadi ekvaatorist lõunas (Cocks & Torsvik, 2005) ning setete ladestumine Eesti alal toimus üldiselt madalaveelistes merelistes tingimustes (Rõõmusoks, 1983). Karbonaatide settimiskiirus oli suur ning basseini madalamas osas tekkisid ariidsele ja troopilisele kliimale iseloomulikud varatekkelised dolomiidid ning korall-stromatoporoidiffid (Nestor & Heinasto, 1997). Ajastu vältel leidis aset regressioon, mille tulemusena taandus veekogu läände ja edelasse. See peegeldub fatsiaalsete vööndite järkjärgulises nihkumises edelasse. Seoses lühiajaliste madalveeliste ehk regressiivsete episoodidega, asendus normaalne avamereline bassein ajuti laguunidega (Rõõmusoks, 1983), mida kinnitavad ka fossiilsed leiud. Eelnevaid asjaolusid arvestades võib öelda, et Llandovery ajastikul oli Eesti alal kliima tõenäoliselt troopiline kuni subtroopiline. Kalana *lagerstätte*'s ei ole läbi viidud spetsiaalseid tafonoomilisi uuringuid, kuid läbilõike kirjeldused koos fauna koosseisus esinevate lukuliste brahhiopoodide (*Rhynchonelliformea*) ning ostrakoodidega (*Ostracoda*) alamseltsist *Palaeocopa* viitavad, et materjal on settinud normaalse soolsusega merelistes tingimustes, kuid tõenäoliselt üsna madalas vees, mis oli kaitstud otsese lainetegevuse eest (Tinn et al., 2009). Sarnased tingimused esinesid ka teisel pool Iapetuse ookeani Laurentia paleokontinendil, kust on kirjeldatud nn *Medusaegraptus*'e epibooli vetikafloora ja teised Kalana *lagerstätte*'le sarnased Põhja-Ameerika *konservat-lagerstätte*'d (LoDuca & Brett, 1997).

Raikküla lademes kirjeldatud fauna

Käesoleva töö referatiivne materjal pärineb kohati mitukümmend aastat vanadest allikatest, mistõttu mõnede liikide taksonoomiline kuuluvus on muutunud. Siinkohal on kasutatud kaasaegseid liiginimetusi ning sünonüümika kirjanduses esinevate liiginimetustega on esitatud lisades. Raikküla lademe paleokoosluse moodustavad valdavalt rugoosid, tabulaadid, stromatoporaadid (*Stromatoporoidea*) ja brahhiopoodid (Kaljo, 1970). Lisaks esineb suhteliselt arvukalt graptoliite (Nestor, 1997). Massiliselt on levinud brahhiopoodide perekondade *Borealis* (Boucot, Johnson & Rubel, 1971) ja *Pentamerus* (J. de C. Sowerby 1813) kivistised (Kaljo, 1970). Nestori ja Einasto (1977) loodud üldistav mudel kirjeldab faatsiese lateraalset suktsessiooni mööda sügavusgradienti. Siluri ajastu Balti paelobasseinis on võimalik eristada viit peamist fatsiaalset vööndit: litoraali-/laguuni-, madaliku-, avatud mandrilava-, ülemineku- ja süvavöönd. Esimesed kolm neist moodustavad karbonaatse platvormi vööndi ning viimased kaks peeneteraliste purdsetetega iseloomustatud sügavama vööndi. Iga fatsiaalset vööndit iseloomustab sellele omane kivististe liigiline kooslus, mis nimetatakse neis enimlevinud taksoni järgi. Siluri ajastu brahhiopoodide kooslusteks on laguunivööndis *Lingula*, madalikulvööndis *Linoporella* ja *Borealis*, avatud mandrilavavööndis *Stricklandia* ning üleminekulvööndis *Clorinda* (Kaljo, 1970). Llandoverly ajastikule omase *Lingula* koosluse moodustavad lingulaadid, lukulised brahhiopoodid perekonnast *Stegerhynchus* (Foerste, 1909) ja karbid. *Borealis*'e kooslus koosneb brahhiopoodidest seltsist *Pentamerida*, üksikelulistest rugoosidest ja brahhiopoodidest perekonnast *Gotatrypa* (Struve, 1966). *Stricklandia* koosluses domineerivad brahhiopoodid perekonnast *Stricklandia* (Billings, 1859). *Clorinda* koosluse moodustavad brahhiopoodid perekondadest *Clorinda* (Barrande, 1879), *Coolinia* (Bancroft, 1949) ning *Eoplectodonta*. (Cocks & McKerrow, 1984). Raikküla lademe litoraali- ja laguunivööndi brahhiopoodidest on teada väga vähe (Kaljo & Klamann, 1982) ning süvavööndi moodustavad põhiliselt graptoliite sisaldavad mudadena settinud argilliidid (Clarkson, 2005), mistõttu antud töös on keskendudutud avatud mandrilava- ning üleminekulvööndi brahhiopoodide kivististe kooslustele, mida illustreeriv tabel on esitatud lisades. D. Kaljo (1970) andmetel on Raikküla lademe avatud mandrilava fatsiaalses vööndis levinud brahhiopoodide kivistised liikidest *Borealis pumilus* (Eichwald, 1860), *Pentamerus oblongus* (J. de C. Sowerby, 1839), *Hesperorthis imbecilla* (Rubel, 1962), *Neoplatystrophia affabilis* (Rubel, 1962), *Dalejina sp.* (Havliček, 1953), *Fardenia sp.* (Amsden, 1951), *Parastrophinella indistincta*

(Rubel, 1970), *Zygospiraella duboisi* (de Verneuil, 1845), *Gotatrypa hedei* (Struve, 1966), *Septatrypa* (*Septartyra*) *reclinis* (Rubel, 1970) ja *Meristina tumida* (Dalman, 1828). Kaljo & Klaamanni (1982) andmetel esineb lademe leviala põhjaosas ka haruldasmaid liike *Clintonella aprinis* ja *Stegerhynchus borealis* (von Buch, 1834) ning lademe leviala lõunaosas *Stricklandia lens progressa* (Williams, 1951) ja *S. lens ultima* (Williams, 1951). Raikküla lademe fatsiaalse üleminekuvööndi brahhiopoodide kivististe koosluse moodustavad *Skenidioides lewisi* (Davidson, 1848), *Onniella trigona* (Rubel, 1962), *Leangella* sp. (Öpik, 1933), *Eoplectodonta* sp. (Kozłowski, 1929), *Clorinda undata* (J. de C. Sowerby, 1839), *Zygospiraella duboisi* (de Verneuil, 1845), *Meifodia ovalis* (Williams, 1951), *Dicoelosia* aff. *osloensis* (Wright, 1968), *Leangella* (*Leangella*) *scissa* (Davidson, 1871) ja *Protatrypa malmoeyensis* (Boucot, Johnson & Staton 1964) (Kaljo, 1970; Kaljo & Klaamann, 1982). D. Kaljo (1970) järgi on *Fardenia* sp. avatud mandrilava fatsiaalset vööndit asustanud perekond. Cocks ja McKerrow (1984) andmete kohaselt on *Coolinia* sp. fatsiaalset üleminekuvööndit asustanud perekond. Brahhiopoodide perekondi *Fardenia* ning *Coolinia* käsitletakse tihti sünonüümidenä, mistõttu nende taksonite levik mööda rekonstrueeritud sügavusgradienti vajab lisaselgitusi.

Kalana lagerstätte 's kirjeldatud fauna

Suurem osa Kalana *lagerstätte* faunast on primaarselt kaltsiitne ning enamasti ka sellisena säilinud, kuid esineb ka dolomiidistunud või ränistunud isendeid. Normaalkereline lukuliste brahhiopoodide ja gastropoodide fauna esineb peamiselt läätsedena, mille mõõtmed varieeruvad paksuses mitme sentimeetrini ning lateraalselt kümnetest sentimeetritest mitmete meetriteni. Kohati võib esineda ka tabulaatide, käsnade nautiloidide, meriliiliate ja sammalloomade esindajaid. Mõningad kihid sisaldavad ka graptoliite sugukondadest *Diplograptidae* ja *Monograptidae*. Mikropaleontoloogilised proovid näitavad madala liigirikkusega skolekodontide (*Eunicida*) ja ostrakoodide fauna olemasolu (Tinn et al., 2015; Tinn et al., 2009). Lisaks normaalsuursusega madalamereliste tingimustele viitavale faunale esinevad mõningates kihtides kuivalõhed, õhuke laminatsioon, ohtralt leperditiide ning harvad meriskorpionite (*Eurypterida*) säilmed. Selle põhjal võib öelda, et Kalana *lagerstätte* arenguloos esines lühiajalisi perioode, mil settekeskkonnaks oli madalaveeline laguun (Tinn et al., 2015; Tinn et al., 2009).

Kalana lagerstätte ja Raikküla lademe fauna võrdlus

Seniste leidude kohaselt esineb Kalana *lagerstätte*'s Raikküla lademe fauna koosseisus kirjeldatud brahhiopoodidest *Clintonella aprinis*. Brahhiopoodide perekondi *Coolinia* ja *Fardenia* käsitletakse tihti sünonüümidenä, mistõttu *Coolinia sp.* Raikküla lademe fauna kirjeldatud koosseisus esinemine ei ole selge. *Eostropheodonta delicata* on 1995. aastal kirjeldatud liik, mistõttu vanemas kirjanduses, millel antud töö suuresti põhineb, selle kohta teave puudub. Hilisemad andmed näitavad, et *Eostropheodonta delicata* on siiski Raikküla lademest teada (Rubel, 2011). *Hindella crassa* ning *Koigia extenuata* on kirjelduste kohaselt levinud Juuru, mitte Raikküla lademes (Rubel, 1970).

Kalana lagerstätte makrofauna paleoökoloogia

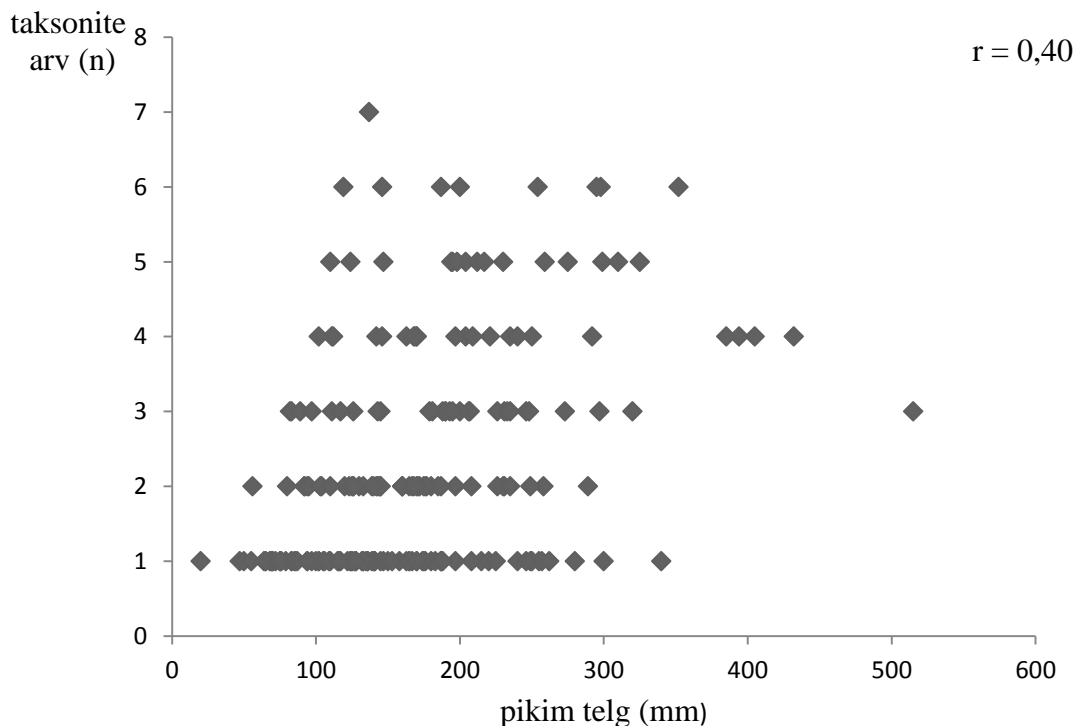
Siluri ajastu meriliiliad, rugoosid, tabulaadid, käsnad ja brahhiopoodid olid sessiilsed epifaunalised organismid, mis toitusid veest sestoni filtreerides. Raikküla lademes esinevad fossiilsed karbid kuulusid samuti filtreerivate epifaunaliste organismide hulka, kuid olid võimelised mõningal määral liikuma (Clarkson, 2005). Ka gastropoodid ning leperditiidid kuulusid vagiilsete epifaunaliste organismide hulka (Clarkson, 2005; Walker & Laporte, 1970). Kui leperditiide peetakse bento- või nekrofaagideks (Walker & Laporte, 1970), siis gastropoodide klass on väga mitmekesine ning Kalana *lagerstätte*'s esinevate fossiilsete liikide toitumisviiside kohta informatsioon puudub. Suurem osa trilobiitide liikidest on bentilised (Clarkson, 2005) ning kuna Raikküla lademe faunas ei ole kirjeldatud spetsiifilisi pelaagilisi vorme, võib Kalana *lagerstätte*'s esinevaid liike käsitleda epifaunaliste vagiilsete nekro- või bentofaagidena. Nii fossiilsed kui ka retsentsed nautiloidid on eluviisilt pelagiaali asustavad kiskjad või nekrofaagid. Graptoliidid olid planktonoidulised loomad, kelle hulgas esines nii sessiilseid kui pelaagilisi vorme (Clarkson, 2005). Kalana *lagerstätte*'s leiduvad graptoloidide (*Graptoloidea*) seltsi esindajad kuulusid pelaagiliste vormide hulka (Cooper et al., 2012). Pelaagiliste graptoliitide planktoniline või nektoniline kuuluvus ei ole selge. Traditsioonilisema vaatenurga kohaselt kandsid pelaagilisi graptoliite edasi hoovused ning tegu oli passiivselt hõljuvate organismidega (Bulman, 1964; Rickards, 1975). Alternatiivse seisukoha järgi oli tegu aktiivselt ujuvate organismidega (Kirk, 1972). Fossiilsed ja retsentsed sammalloomad on toitumisviisilt filtreerijad organismid. Esineb nii püstiseid ja koorikjaid vorme kui vagiilseid bentilisi ja pelaagilisi vorme. Kalana *lagerstätte*'s esinevad sammalloomad olid sessiilse eluviisiga. Konulariidide paleoökoloogia kohta on teada väga vähe. Osa autoreid

liigitab konulariidid sessiilseteks organismideks (Van Iten, 1991; Harland & Pickerill, 1987), kuid on ka hüpoteese, et konulariidid olid juveniilselt sessiilsed ning läksid hilisemas eluetapis üle pelaagilisele eluviisile (Webby et al., 2012).

TULEMUSED

Kivimpala mõõtmed ja sellel esinevate taksonite arv

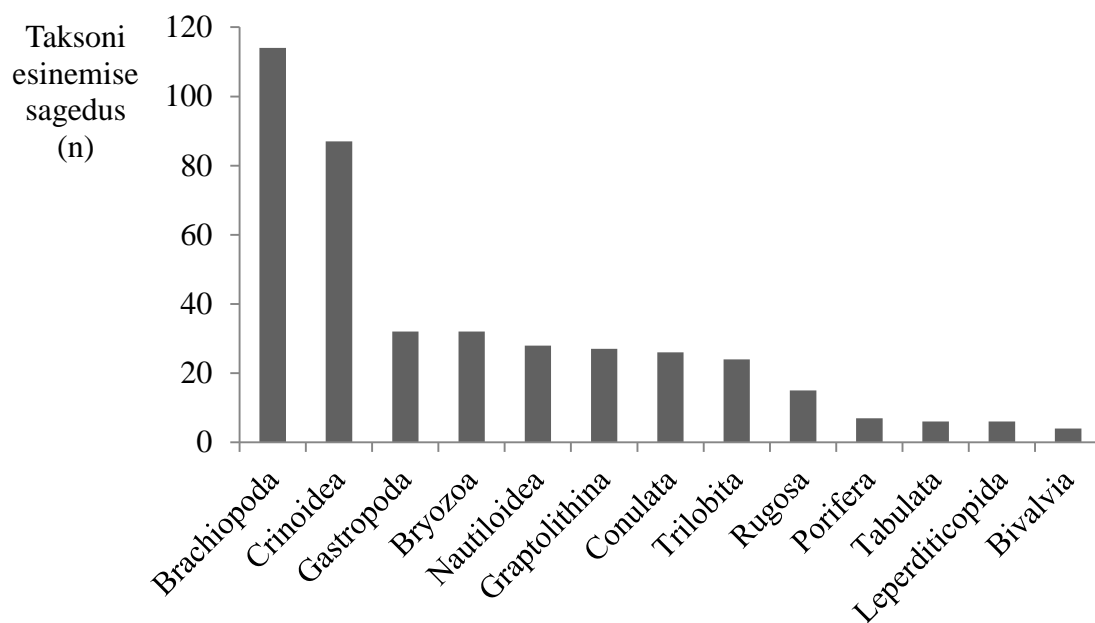
Kivimpala mõõtmete ja taksonite arvu vahelise seost hinnati korrelatsioonanalüüsi alusel. Analüüsi läbiviimiseks olulised elemendid on palade suhtelised mõõtmed, mitte täpne pindala. Seetõttu peeti palade domineerivast riskülikulaadsest kujust lähtuvalt piisavaks mõõtmete kirjeldamist vaid ühe dimensiooniga, milleks antud juhul oli pikima telje pikkus millimeetrites. Analüüs näitab, et prooviks võetud kivimpala suuruse ja taksonite arvu vahel on tugev positiivne seos (joonis 4). Alganalüüsis registreeriti vaid teatud taksoni esinemine või puudumine, mistõttu korrelatsioonanalüüs ei arvesta isendite rohkust proovis.



Joonis 4. Pala mõõtmed ning sellel esinevate taksonite arv. Horisontaalsel teljel on kujutatud pala pikima telje pikkust ning vertikaalsel teljel taksonite arvu.

Makrofauna taksonite sageduse jaotus

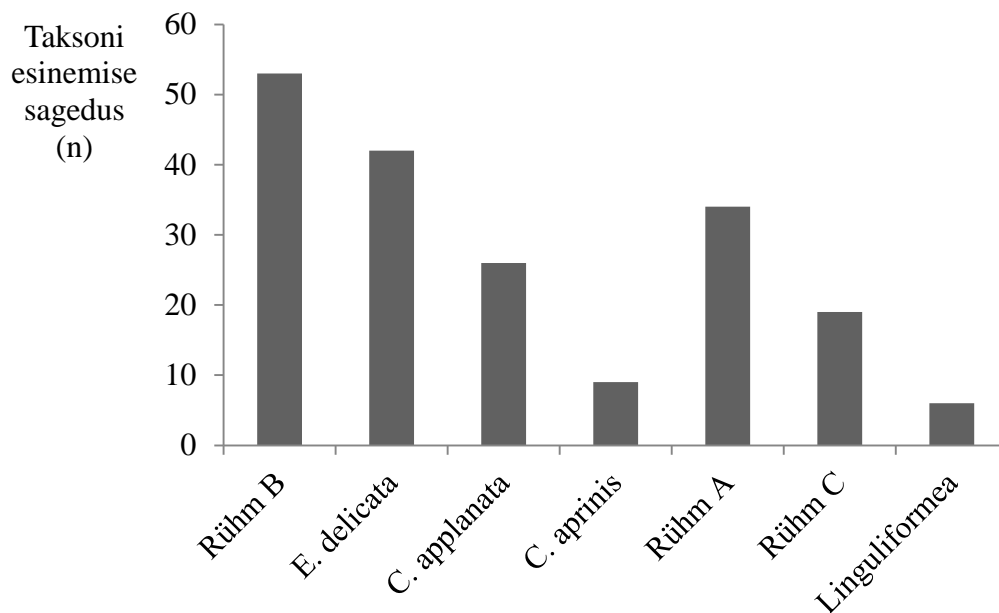
Sagedamini esinevateks taksoniteks proovipaladel on brahhiopoodid ning meriliiliad. Vähem esineb gastropoode, sammalloomi, nautiloide, graptoliite, konulariide, trilobiite ning rugoose. Käsnae, tabulaatide, leperditiidide ning karpide esinemise sagedus on kõige madalam (joonis 5).



Joonis 5. Taksonite sageduse jaotus. Vertikaalsel teljel on kujutatud taksoni esinemise sagedus kolleksioonis.

Brahhiopoodide taksonite sageduse jaotus

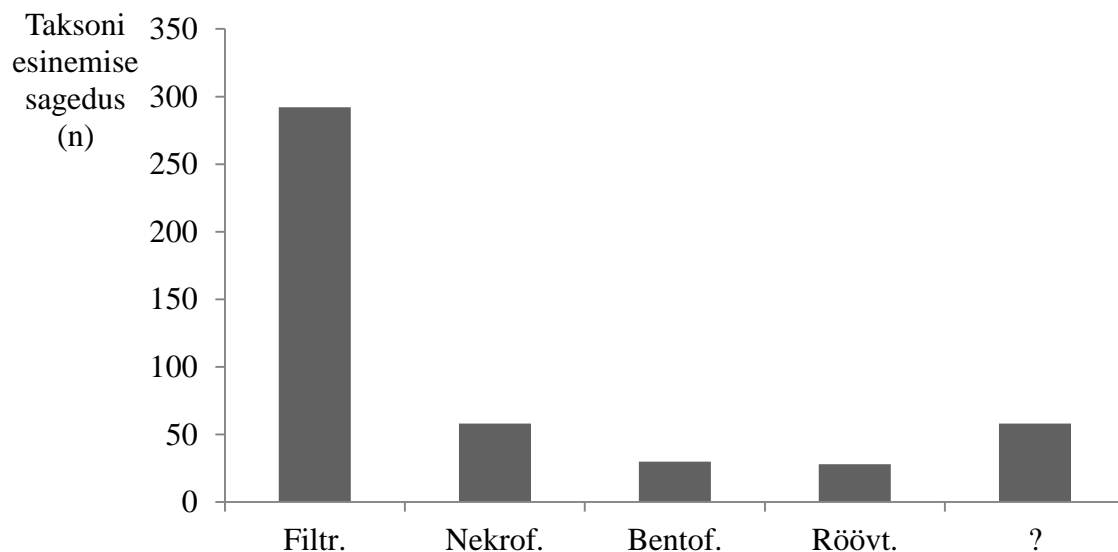
Sagedamini esinevad brahhiopoodide kivistised proovipaladel kuuluvad rühma B, mis hõlmab endas *Hindella crassa*, *Koigia extenuata* ning muud silmapaistva ornamentikata kojaga lukulised brahhiopoodid. Rühm A brahhiopoodide kivistised on samuti võrdlemisi sagedad. Selle rühma moodustavad ornamentikaga kojaga lukulised brahhiopoodid, mida ei õnnestunud antud töö raames määrata ning tõenäoliselt ka kehva säilivusega *Eostropheodonta delicata*, *Coolinia applanata* ning *Clintonella aprinis*. Rühma C esindajaid, mille säilivus on ornamentika või selle puudumise hindamiseks ebapiisav, esineb eelmisest kahest rühmast tunduvalt vähem. Liigini määratud brahhiopoodidest esineb kolleksioonis kõige sagedamini *Eostropheodonta delicata* fossiile. *Coolinia applanata* kivistised on samuti üsna sagedased. *Clintonella aprinis* ja lingulaatide alamhõimkonna esindajad on kolleksioonis haruldasemad (joonis 6).



Joonis 6. Brahhiopoodide taksonite sagedus. Vertikaalsel teljel on kujutatud taksoni esinemise sagedus kolleksioonis.

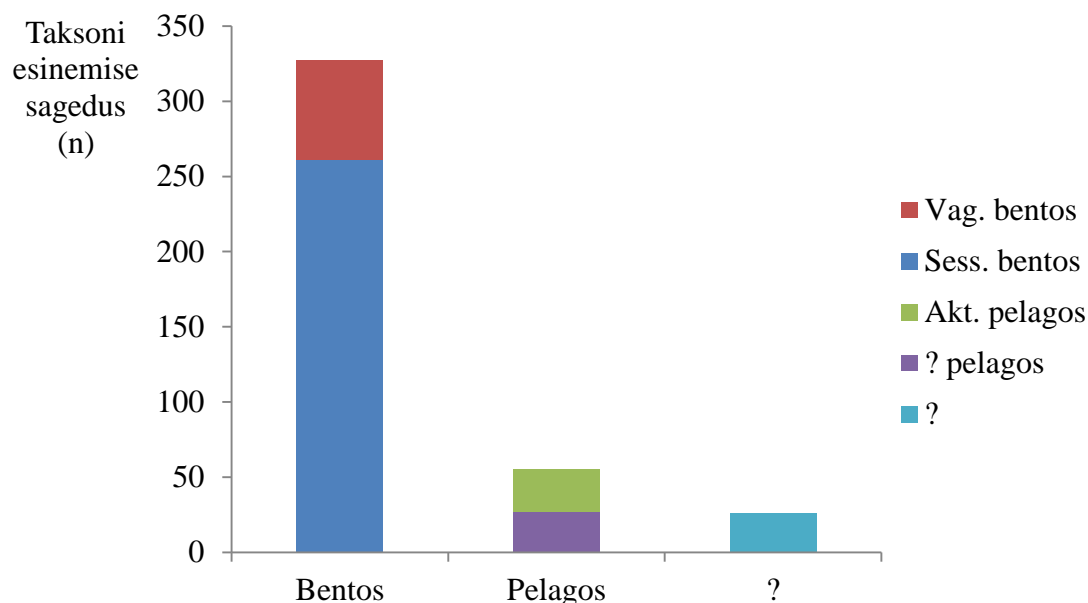
Makrofauna taksonite sageduse jaotus ökoloogiliste rühmade vahel

Põhiosa proovipaladel esinevatest eksemplaridest olid oma eluajal filtreerijad organismid, mis omastasid toitu veest sestonit kurnates. Filtreerijate rühma moodustavad brahhiopoodid, sammalloomad, graptoliidid, karbid, rugoosid, tabulaadid, meriliiliad ja käsnad. Röövloomade, bentofaagide, nekrofaagide ning teadmata toitumisviisiga loomade kivististe esinemine kolleksioonis on oluliselt haruldasem. Röövtoidulistest loomadest leidub kolleksioonis vaid nautiloidide fossiile. Bentofaagide rühma moodustavad trilobiidid ning leperditiidid. Kuigi röövloomade rühma moodustab üks takson ning bentofaagide rühma kaks taksonit, on nende rühmade esinemissagedus võrdne ning see väljendub ka eelnevas taksonite sageduse jaotuse analüüsis. Nautiloidid, trilobiidid ja leperditiidid on paralleelselt röövloomade või bentofaagidena ka nekrofaagid. Seetõttu moodustub nekrofaagide rühm röövloomade ja bentofaagide rühmadest ning on arvuliselt võrdväärne röövloomade ja bentofaagide taksonite esinemise sageduse summaga. Gastropoodid ja konulariidid moodustavad teadmata toitumisviisiga loomade rühma, mille sagedus on võrdne nekrofaagide sagedusega ning röövloomade ja bentofaagide sageduse summaga (joonis 7).



Joonis 7. Taksonite sageduse jaotus toitumisviisi põhjal. Vertikaalteljel on kujutatud taksoni esinemise sagedus kollektsioonis. Filtr. – filtreerija; Nekrof. – nekrofaag; Bentof. – bentofaag; Röövt.– röövtoiduline; ? – toitumisviisi kohta pole piisavalt andmeid.

Põhiosa proovipaladel esinevatest kivististe taksonitest kuulusivad bentose hulka. Enamik neist olid sessiilse eluviisiga ning väike osa vagiilse eluviisiga. Sessiilse bentose hulka kuuluvad brahhiopoodid, meriliiliad, sammalloomad, rugoosid, tabulaadid ja käsnad. Vagiilse bentose hulka kuuluvad gastropoodid, trilobiidid, karbid ning leperditiidid. Pelaagiliste organismide esinemissagedus on bentiliste organismide esinemissagedusest oluliselt madalam. Proovipaladel leiduva pelagose hulgas on võrdselt organisme, mis liikusid aktiivselt ning organisme, mille liikumisviis pole teada. Aktiivselt ujuva pelagose rühma moodustavad nautiloidid. Pelaagiliste organismide rühma, mille liikumis- või kulgemisviisis ei ole üksmeelt, moodustavad graptoliidid. Samuti ei ole autorid üksmeelel konulariidide eluviisis ning lokomotsiooni tüübis, mistõttu on need paigutatud rühma „?“. Puuduliku informatsiooniga rühma sagedus on pelaagiliste organismide rühma sagedusest poole madalam. Puuduliku informatsiooniga taksonite, aktiivselt ujuva pelagose ning teadmata lokomotsiooni tüübiga pelagose esindajaid leidub kollektsioonis võrdväärselt (joonis 8).

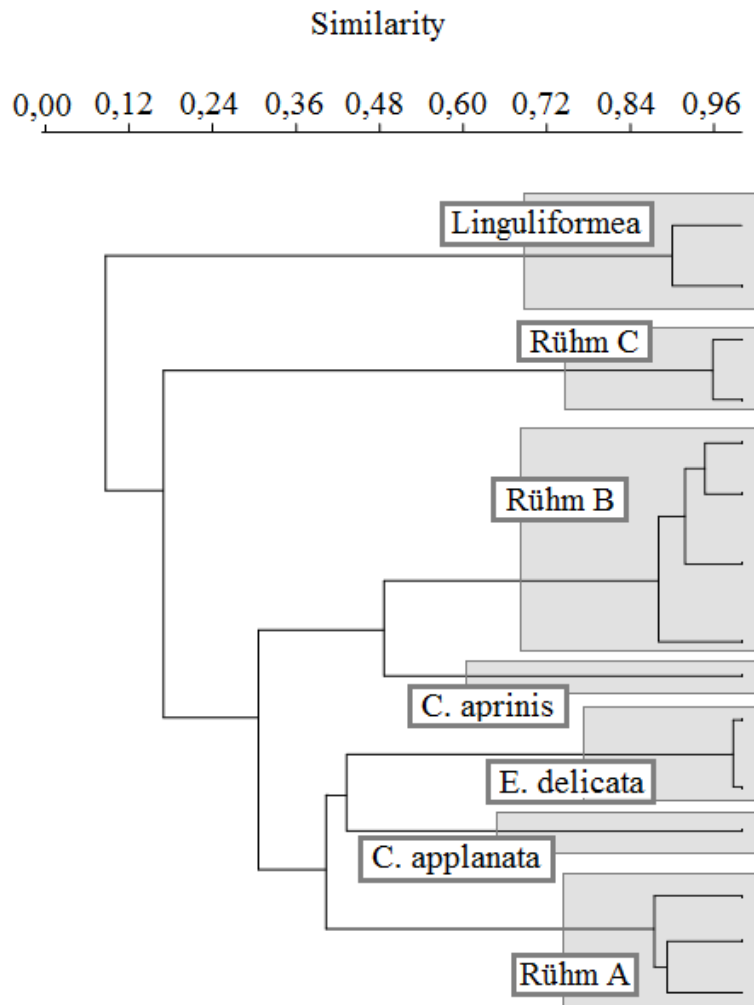


Joonis 8. Taksonite sageduse jaotus elukeskkonna ja lokomotsiooni või selle puudumise põhjal. Vertikaalteljel on kujutatud taksoni esinemise sagedus kollektisoonis. Elukeskkond jaguneb tulpadesse. Tulbad jagunevad lokomotsiooni tüübi või selle puudumise põhjal. Vag. bentos – vagiilne bentos; Sess. bentos – sessiilne bentos; Akt. pelagos– aktiivselt ujuv pelagos; ? pelagos –pelagos, lokomotsiooni kohta informatsioon puudub; ? – eluviisi ning lokomotsiooni kohta informatsioon puudub.

Brahhiopoodide koosluste klasteranalüüs

Brahhiopoodide koosluste klasteranalüüs eristab selgelt lingulaatide ja lukuliste brahhiopoodide kooslused. Kivimpaladel, millel leidis lingulaatide kivistisi, ei leidunud lukuliste brahhiopoodide kivistisi ning vastupidi. Järgnevalt on eristatavad rühm C ja muud lukuliste brahhiopoodide kooslused. Rühm C koosluse moodustavad peamiselt määramiseks ebapiisava säilivusega lukuliste brahhiopoodide kivistised ning vähemal määral rühm B kivistised. Haruldased on rühm A esindajad, *Coolinia applanata* ning *Eostropheodonta delicata*. Lukulistest brahhiopoodide kivististest puudub antud koosluses *Clintonella aprinis*. Rühm B ja *C. aprinis* kooslused eristuvad selgelt rühm A, *E. delicata* ja *C. applanata* kooslustest. Rühm B koosluse moodustavad valdavalt ornamentikata koja pinnaga lukuliste brahhiopoodide kivistised, millega kaasneb vähemal määral *E. delicata* kivistisi. Harvemini leidub antud koosluses *C. applanata* ning rühm A kivistisi. Rühm B kooslusele on sarnasim *C. aprinis* kooslus, mis moodustub *C. aprinis* ning rühm B kivististest. *E. delicata* koosluse moodustavad valdavalt *E. delicata* kivistised. Eelnevale

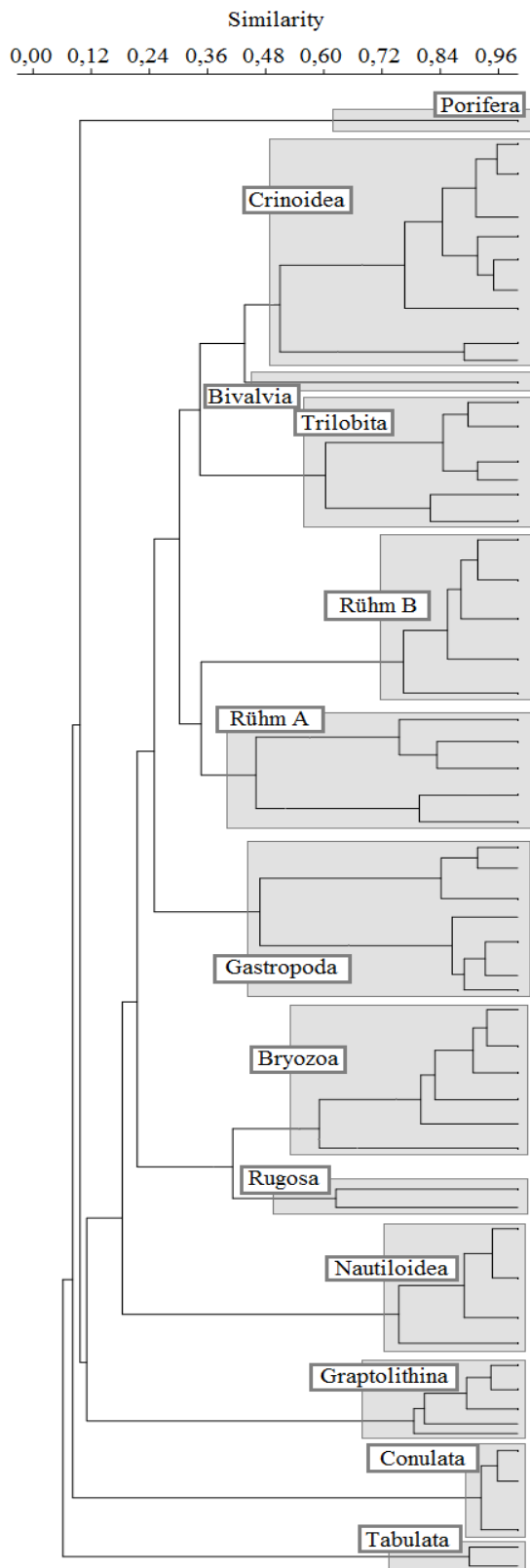
kooslusele on sarnaseim *C. applanata* kooslus, milles leidub lisaks *C. applanata* kivististele vähemal määral *E. delicata* ning rühm A kivistisi. Rühm B kivistised antud koosluses on haruldased. *E. delicata* ning *C. applanata* kooslustest eristub rühm A kooslus, mille moodustavad peamiselt ornamentikaga kojaga lukuliste brahhiopoodide kivistised. Koosluses leidub ka *E. delicata* ning rühm B kivistisi. *C. applanata* kivistised on selles koosluses haruldasemad (joonis 9).



Joonis 9. Brahhiopoodide koosluste klasteranalüüs. Horisontaalteljel on kujutatud sarnasuse määdet Simpsoni indeksi põhjal. Rühm A – ornamentikaga koja pinnagaga lukuga brahhiopoodide kooslus; Rühm B – ornamentikata koja pinnagaga lukuga brahhiopoodide kooslus; Rühm C – määramiseks ebapiisava säilivusega brahhiopoodide kooslus.

Makrofauna taksonite koosluste klasteranalüüs

Klasteranalüüs eristab selgelt tabulaatide, konulariidide, käsnade ning graptoliitide kooslused, mis erinevad üksteisest ning muudest kooslustest. Tegemist on kooslustega, mis moodustuvad valdavalt sellele nime andnud taksonitest ning muud taksonid on haruldased. Nautiloidide koosluses esineb võrdlemisi rohkelt meriliiliate ning veidi vähem rühm C brahhiopoodide kivistisi. Klasteranalüüs eristab sammalloomade ja rugooside kooslused gastropoodide, rühm A, rühm B, trilobiitide, karpide ja meriliiliate kooslusest. Rugooside kooslus koosneb peamiselt rugooside ning sammalloomade kivististest. Sammalloomade koosluses koosneb peamiselt sellele nime andnud taksoni, leperditiidide ning meriliiliate kivististest ning vähemalt määral rühm B brahhiopoodide kivististest. Analüüs eristab gastropoodide koosluse rühm A, rühm B, trilobiitide, karpide ja meriliiliate kooslusest. Gastropoodide koosluses esineb gastropoodide, rühm C brahhiopoodide ning meriliiliate kivistisi. Analüüs eraldab rühm B ning rühm A kooslused trilobiitide, karpide ja meriliiliate kooslustest. Rühm A kooslus eristub rühm B kooslusest. Rühm A koosluse moodustavad rühm A ning rühm B brahhiopoodide kivistised. Vähemal määral esineb ka *Eostropheodonta delicata* ning *Coolinia applanata* kivisti. Rühm B koosluse moodustavad rühm B brahhiopoodide ning meriliiliate kivistised. Vähesel määral leidub *E. delicata* ning rühm A brahhiopoodide kivistisi. Trilobiitide kooslus eristub karpide ja meriliiliate kooslusest. Trilobiitide koosluse moodustavad trilobiitide, *C.applanata* ning meriliiliate kivistised. Karpide kooslus eristub meriliiliate kooslustest ning moodustub karpide ning meriliiliate kivististest. Meriliiliate kooslus mis moodustub valdavalt meriliiliate kivististest, jaguneb kaheks alamkoosluseks, millest ühes esineb rühm A brahhiopoodide kivistisi ning teises lingulaatide kivistisi (joonis 10).



Joonis 10. Taksonite koosluste klasteranalüüs. Horisontaalsel teljel on kujutatud sarnasuse mõõdet Simpsoni indeksi põhjal.

ARUTELU

Kivimpala mõõtmete ja taksonite arvu vaheline tugev positiivne seos on igati ootuspärane. Suuremõõtmelisel kivimpalal leidub rohkem taksoneid kui väikesemõõtmelisel kivimpalal, mis viitab kivimpalade mudalis-mikriidilises põhimassis ja tormikuhjelises materjalis leiduvate taksonite arvu ühtlustumisele analüüsis. Taksonite sageduse jaotus ökoloogiliste näitajate põhjal näitab, et põhiosa Kalana *lagerstätte*'t asustanud liikidest olid filtreerijad organismid. Nekrofaage, bentofaage ning röövtoidulisi loomi esineb kollektsioonis oluliselt vähem. Läbiviidud analüüsi kohaselt puuduvad kollektsioonis herbivoorsed taksonid. Põhjused võivad peituda säilivuses või herbivoorsete taksonite mittekuulumises antud töös käsitletud makrofauna hulka. Põhjus võib olla ka liiga vähestes teadmistes Siluri elustiku bioloogiast ning ökoloogiast. Enamik kollektsioonis leiduvatest eksemplaridest olid oma eluajal sessiilsed organismid, mida kinnitab ka filtreerijate organismide fossiilide sage esinemine kivimpaladel. Pelaagiliste ning vagiilsete bentiliste organismide fossiilid on kollektsioonis oluliselt haruldasemad. Lingulaadite fossiilide esinemine proovipalal viitab selle päritolule settimisaegsest laguunivööndist ning klasteranalüüsis joonistub antud koosluse erisus teistest selgelt välja. Analüüs näitab ka rühm B ja *Clintonella aprinis* koosluste ning rühm A, *Eostropheodonta delicata* ja *Coolinia applanata* koosluste eristumist. *C. aprinis* on avatud mandrilava fatsiaalset vööndit asustanud liik. Nagu eelnevalt märgitud, siis perekondi *Coolinia* ja *Fardenia* käsitletakse tihti sünonüümidenä. *C. applanata* on L. R. M. Cocks ja W. S. McKerrow (1984) andmetel üleminekuvööndit asustav liik ning *Fardenia* sp. D. Kaljo (1970) andmetel avatud mandrilava vööndit asustav liik. Analüüsis *C. aprinis* ja *C. applanata* koosluste eristumine viitab, et antud töö puhul ei ole õige pidada brahhiopoodide perekondi *Coolinia* ja *Fardenia* sünonüümideks. Rühm B, rühm A ja *E. delicata* koosluseid moodustavate liikide levik mööda rekonstrueeritud sügavusgradienti ei ole teada, kuid arvestades *C. aprinis* ja *C. applanata* levikut, on tõenäoline rühm B ja *C. aprinis* koosluste levik avatud mandrilava fatsiaalses vööndis ning *C. applanata*, rühm A ja *E. delicata* koosluste levik üleminekuvööndis. Kivistise koja pinna ornamentika puudumisel grupeeriti eksemplar rühma B ning koja pinna ornamentika hindamiseks ebapiisava säilivusega eksemplarid grupeeriti rühma C. Analüüsist järeldub, et määramiseks ebapiisava säilivusega eksemplaridel on siiski ornamentika või selle puudumine säilinud. Rühm C koosluse moodustumine peamiselt rühm C ja rühm B brahhiopoodide kivististest viitab kogu rühm C koosnemisele valdavalt ornamentikata

kojaga lukuliste brahhiopoodide kivististest ning seetõttu ka rühm C koosluse levikule avatud mandrilava fatsiaalses vööndis. Rühm A koosluse eristumine *E. delicata* ja *C. appplanata* kooslusest näitab, et rühm A koosneb valdavalt antud töö raames määramata liikidest, mitte eelnevate liikide puuduliku säilivusega eksemplaridest. Brahhiopoodide taksonite sageduse jaotuse analüüsis ilmnenud Rühm B sage esinemine võib tuleneda *Hindella crassa* ja *Koigia extenuata* kõrge esinemissagedusest, kuid võib tuleneda ka töös nimetamata ornamentikata kojaga liikide kõrge esinemissagedusest. Rühm A sage esinemine tuleneb tõenäoliselt selle mitmetaksonilisest koosseisust. Kirjalikud allikad koos brahhiopoodide koosluste klasteranalüüsiga viitavad Rühm B, rühm C ja *Clintonella aprinis* levikule fatsiaalses avatud mandrilava vööndis, rühm A, *Eostropheodonta delicata* ja *Coolinia appplanata* levikule üleminekuvööndis ning lingulaatide levikule laguunivööndis. Analüüsist ilmneb laguunivööndit asustanud taksonite väiksem esindatus. Avatud mandrilava vööndit ja üleminekuvööndit asustanud taksonite sageduses ei ole olulist erinevust. Makrofauna taksonite koosluste klasteranalüüsi eristatud tabulaatide, konulariidide ning käsnade kooslused ei võimalda hinnata nende levikut mööda rekonstrueeritud sügavusgradienti. Antud koosluseid moodustavad eksemplarid esinevad tihti eraldi kivimpalana, mistõttu on need klasteranalüüsis eristunud. Graptoliitide koosluse moodustavad valdavalt graptoliitide fossiilid, kuid need ei esinenud eraldi kivimpalana. Kooslus on hästi eristunud, sest graptoliitide fossiilide rohkus viitab fatsiaalsele süvavööndile, milles muid fossiile leidub harva. Fatsiaalse süvavööndi koosluse selge eristumine teistest kooslustest viitab viimaste avatud mandrilava- või üleminekuvööndilisele päritolule. Nautiloidide koosluses esinevad nautoloidid on aktiivselt liikuva pelaagilise eluviisiga organismid, mistõttu nende fossiilide põhjal pole võimalik koosluse fatsiaalset levikut hinnata. Nautiloidide koosluses esinevate meriliiliate kivististe põhjal pole samuti võimalik fatsiaalset levikut hinnata, sest meriliiliate fragmendid on vete poolt erinevatesse vöönditesse laiali kantud. Üksikelulised rugoosid asustasid madalikuvööndit ning rühm B brahhiopoodid tõenäoliselt avatud mandrilava vööndit. Kuna rühm B brahhiopoodid koosnevad mitmest taksonist ning on rugooside koosluses vähemlevinud, võib väita, et rugooside kooslus levis madalikuvööndis. Eristatud sammalloomade koosluses esinevaid leperditiidide seostatakse laguunivööndiga, mistõttu näib, et sammalloomade kooslus levis laguunivööndis. Asjaolu, et analüüsis eristuvad rugooside ja sammalloomade kooslused teistest kooslustest, kuid on sarnased teineteisele, kinnitab antud fatsiaalsete vööndite paikapidavust. Gastropoodide koosluses rühm C brahhiopoodide sage esinemine võib viidata selle koosluse levikule avatud mandrilava

vööndis. Rühm A ja rühm B koosluste fatsiaalne levik antud analüüsis ei väljendu. Trilobiitide koosluses esinevad *Coolinia applanata* kivistised võivad viidata koosluse päritolule fatsiaalsest üleminekuvööndist. Karbid on laguunivööndile omased organismid, mistõttu võib karpide kooslust pidada laguunivööndit asustanud koosluseks. Meriliiliate koosluse lingulaatide alamkooslus viitab samuti laguunivööndilisele päritolule, kuid rühm A brahhiopoodide alamkooslus võib viidata koosluse üleminekuvööndilisele päritolule. Lingulaadid on selgelt laguunivööndit asustanud organismid ning rühm A koosneb mitmetest brahhiopoodide taksonitest, mistõttu võib väita, et tegemist on siiski laguunivööndit asustanud kooslusega. Makrofauna taksonite sageduse analüüsist järelduv brahhiopoodide ja meriliiliate taksonite kõrgeim sagedus kollektisoonis on igati ootuspärane, sest tegu on laialtlevinud kivististega. Meriliiliate kivistised on enamikel juhtudel segmentideks lagunened ning laiali kantud, mistõttu on üllatav brahhiopoodide kivistise kõrgem sagedus kivimpaladel. Alganalüüsis registreeriti vaid taksoni esinemine või puudumine kivimpalal, mistõttu on võimalik meriliiliate kivistise arvuline ülekaal, kuid selle kinnitamine või ümberlukkamine nõuab edasiseid uuringuid. Karpide ja leperditiidide puhul on tegu haruldaste fossiilidega ning nende taksonite madal sagedus on ootuspärane. Tabulaatide madal sagedus viitab, et Kalana *lagerstätte* puhul ei ole tegu kunagise riffivööndiga, mida kinnitavad D. Kaljo (1970) andmed. Käsnade madala sageduse põhjus ei ole teada.

KOKKUVÕTE

Kesk-Eestis paiknevas Kalana *lagerstätte*'s avanevad Siluri ajastu Llandoverý ajastiku kivimid, mis kuuluvad stratigraafiliselt Raikküla lademesse. Kalanas leiduv mitmekesine ning märkimisväärse detailsusega säilinud lubistumata tallofüütsete vetikate floora Balti paleobasseinis viitab Siluri madalmerelise keskkonna suurele mitmekesisusele ning tõstatab küsimuse erakordset säilimist soodustavatest keskkonnatingimustest Siluri paleotroopikas. Käesolevas töös on Kalana *lagerstätte* madalmerelise koosluse ökoloogilise ja taksonoomilise koosseisu ning settekeskkonna hindamiseks kasutatud vetikasäilmetega kaasneva fauna kivistismaterjali. Analüüsid põhinevad Tartu Ülikooli geoloogia osakonna kollektsioonil, millest valiti välja 211 määramiseks piisavalt hea säilivusega pala, mille fossiilne materjal sobis antud töö eesmärkidega. Töö käigus registreeriti taksoni esinemine või puudumine kivimpalal, mistõttu analüüsid ei arvesta isendite arvukust. Kolleksioonis leidub brahhiopoodide (*Brachiopoda*), gastropoodide (*Gastropoda*), meriliiliate (*Crinoidea*), nautiloidide (*Nautiloidea*), karpide (*Bivalvia*), rugooside (*Rugosa*), tabulaatide (Tabulata), trilobiitide (*Trilobita*), sammalloomade (*Bryozoa*), konulariidide (*Conulata*), graptoliitide, käsnade (*Porifera*) ja leperditiidide (*Leperditicopida*) kivistisi. Brahhiopoodidest leidub kollektsioonis *Eostropheodonta delicata*, *Coolinia applanata*, *Clintonella aprinis*, *Koigia extenuata*, *Hindella crassa* ning lingulaatide (*Linguliformea*) kivistisi. Kolleksioonis esinevad antud töö raames määramata brahhiopoodide kivistised ühendati gruppidesse koja pinna ornamentika olemasolu või puudumise alusel. Seniste leidude kohaselt esineb Kalana *lagerstätte*'s Raikküla lademe fauna koosseisus kirjeldatud brahhiopoodidest *C. aprinis* ning *E. delicata*. *Coolinia* sp. Raikküla lademes kirjeldatud fauna koosseisus esinemine on ebaselge. Siluri ajastu Balti paleobasseinis on võimalik eristada fatsiaalset litoraali- või laguuni-, madaliku-, avatud mandrilava-, ülemineku- ja süvavööndit, millest igauht iseloomustab erinev kivististe liigiline koosseis. Lingulaatide, karpide ning leperditiidide kivistised viitavad koosluse fatsiaalsele laguunivööndilisele päritolule. Üksikeluliste rugooside kivististe esinemine viitab koosluse madalikulivööndilisele levikule, *C. aprinis* avatud mandrilava vööndilisele levikule, *C. applanata* üleminekulivööndilisele levikule ning graptoliidid süvavööndilisele levikule. Läbiviidud analüüsides järeldub, et Kalana *lagerstätte*'s on esindatud litoraali- või laguuni-, madaliku-, avatud mandrilava-, ülemineku- ning süvavöönd. Üksikud graptoliitide kivistisi sisaldavad kihid viitavad ajutisele meretaseme tõusule valdavalt madalmerelise faunaga Kalana *lagerstätte*'s. Kuigi

Raikküla lademes on fatsiaalsed laguuni- ja madalikuvööndid haruldased, leidub Kalana *lagerstätte*s küllaldaselt viiteid nende olemasolule. Brahiopoodid on enimlevinud takson, kuid ohtralt leidub ka meriliiliate kivistisi. Leperditiidide, käsnade, tabulaatide ja karpide kivistised on haruldased. Enamik antud lokaliteedis leiduvatest makrofauna taksonitest kuuluvad sessiilsete filtreerivate organismide hulka. Herbivooride kivistisi Kalana *lagerstätte*'s ei leidu.

VIITED

- Amsden, T.W., 1951. Brachiopods of the Henryhouse Formation (Silurian) of Oklahoma. *Journal of Paleontology*, pp. 69–96.
- Baarli, B.G., 1995. Orthacean and strophomenid brachiopods from the Lower Silurian of the central Oslo Region. *Lethaia*, **28**, pp. 354–354.
- Bancroft, B.B., 1949. *Welsh Valentian brachiopods and the Strophomena antiquata group of fossil brachiopods*. Yorks, Times Print. Company.
- Barrande, J., 1879. *Système silurien du Centre de la Bohême*. Author, Prague.
- Billings, E., 1859. On some new genera and species of Brachiopoda, from the Silurian and Devonian rocks of Canada. *Canadian Naturalist and Geologist*, **4**, pp. 131–135.
- Boucot, A.J., Johnson, J.G. & Staton, R.D., 1964. On some atrypoid, retzioid, and athyroid Brachiopoda. *Journal of Paleontology*, pp. 805–822.
- Boucot, A.J., Johnson, J.G. & Rubel, M., 1971. Descriptions of brachiopod genera of subfamily Virgininae Boucot and Amsden 1963. *Easti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised, Keemia Geoloogia*, **20**, pp. 271–281.
- Boucot, A.J., Rong, J.Y. & Blodgett, R.B., 2002. Pentameridina. *Treatise on Invertebrate Palaeontology. Pt. H. Brachiopoda (revised)*, **4**, pp. 960–1026.
- von Buch, L., 1834. *Über terebrateln: mit einem versuch, sie zu classificiren und zu beschreiben*. Gedruckt in der Druckerei der Königlichen Akademie der Wissenschaften.
- Bulman, O.M.B., 1964. Lower Palaeozoic plankton. *Quarterly Journal of the Geological Society*, **120**, pp. 455–476.
- Clarkson, E., 2005. *Invertebrate palaeontology and evolution*. Blackwell Science Ltd, Oxford, pp. 85–387.

- Cocks, L.R.M. & McKerrow, W.S., 1984. Review of the distribution of the commoner animals in Lower Silurian marine benthic communities. *Palaeontology*, **27**, pp. 663–670.
- Cocks, L.R.M. & Torsvik, T.H., 2005. Baltica from the late Precambrian to mid-Palaeozoic times: the gain and loss of a terrane's identity. *Earth-Science Reviews*, **72**, pp. 39–66.
- Cooper, R.A., Rigby, S., Loydell, D.K. & Bates, D.E., 2012. Palaeoecology of the Graptoloidea. *Earth-Science Reviews*, **112**, pp. 23–41.
- Copper, P., 2002. Reef development at the Frasnian/Famennian mass extinction boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **181**, pp. 27–65.
- Dalman, J.W., 1828. *Uppställning och Beskrifning af de i Sverige funne Terebratuliter*. Norstedt & Söner.
- Davidson, T. 1848. Memoire sur les brachiopodes du système silurien superieur d'Angleterre. *Bulletin de Societé géologique de France*, **5**, pp. 309–338.
- Eichwald, E., 1860. Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie, décrite et figurée.
- Foerste, A.F., 1909. Fossils from the Silurian formations of Tennessee, Indiana, and Kentucky. *Bulletin of the Scientific Laboratory of Denison University*, **14**, pp. 61–107.
- Hammer, U., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**, pp. 9.
- Harland, T.L. & Pickerill, R.K., 1987. Epizoic Schizocrania sp. from the Ordovician Trenton Group of Quebec, with comments on mode of life of conulariids. *Journal of Paleontology*, **61**, pp. 844–849.
- Havlíček, V., 1953. On several new brachiopods from the Czech and Moravian Middle Devonian. *Věstník Ústředního Ústavu Géologické-ho*, **28**, pp. 4–9.
- Kaljo, D., 1970. *The Silurian of Estonia*. Valgus, Tallinn, pp. 142–231.
- Kaljo, D. & Jürgenson, E., 1977. Facies-sedimentary model of the Silurian Paleobaltic pericontinental basin. In: Kaljo, D. (ed.), *Facies and fauna of the Baltic Silurian*. Tallinn, pp. 122–148.
- Kaljo, D. & Klaamann, E., 1982. Communities and biozones in the Baltic Silurian. Eesti NSV Teaduste Akadeemia Geologia Instituut, Valgus, Tallinn, pp. 17–20.

- Kirk, N.H., 1972. More thoughts on the automobility of the graptolites. *Journal of the Geological Society*, **128**, pp. 127–133.
- Kozłowski, R., 1929. *Les brachiopodes gothlandiens de la Podolie Polonaise*. Dépôt: Caisse J. Mianowski.
- LoDuca, S.T. & Brett, C.E., 1997. The Medusaegraptus epibole and lower Ludlovian Konservat-Lagerstätten of eastern North America. *Paleontological Events: Stratigraphic, Ecological, and Evolutionary Implications*, pp. 369–405.
- Mørk, A., 1981. A reappraisal of the Lower Silurian brachiopods Borealis and Pentamerus. *Palaeontology*, **24**, pp. 537–553.
- Nestor, H., 1993. Catalogue of Silurian stratigraphic units and stratotypes in Estonia and Latvia. Baltic Stratigraphic Association; Institute of Geology, Estonian Academy of Sciences, Tallinn, pp. 1–23.
- Nestor, H., 1997. Silurian. In: Raukas, A., Teedumäe, A. (eds.), *Geology and Mineral Resources of Estonia*. Estonian Academy Publishers, Tallinn, pp. 89–196.
- Nestor, H. & Einasto, R., 1997. Ordovician and Silurian carbonate sedimentation basin. In: Raukas, A., Teedumäe, A. (eds.), *Geology and mineral resources of Estonia*. Estonian Academy Publishers, Tallinn, pp. 192–204.
- Rickards, R.B., 1975. Palaeoecology of the Graptolithina, an extinct class of the phylum Hemichordata. *Biological Reviews*, **50**, pp. 397–436.
- Rubel, M., 1962. Brachiopods of the superfamily Orthacea from the Llandovery of Estonia. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Geology*, **9**, pp. 75–95.
- Rubel, M., 1970. *Silurian pentamerid and spiriferid brachiopods of Estonia*. Eesti NSV Teaduste Akadeemia Geoloogia Instituut, Valgus, Tallinn.
- Rubel, M. & Pak, D.N., 1984. Theory of stratigraphic correlation by means of ordinal scales. *Computers & Geosciences*, **10**, pp. 97–105.
- Rubel, M., 2011. Silurian brachiopods Dictyonellida, Strophomenida, Productida, Orthotetida, Protorthida and Orthida from Estonia. *Fossilia Baltica*, **4**, pp. 24–25.
- Ruedemann, R., 1925. Some Silurian (Ontarian) faunas of New York. *New York State Museum Bulletin*, **265**, 1–134.
- Rõõmusoks, A., 1983. *Eesti aluspõhja geoloogia*. Valgus, Tallinn, pp. 149–165.
- Salter, J.W., 1846. Addendum containing descriptions of new species. *A Synopsis of the Silurian Fossils of Ireland, Collected from the Several Districts by Richard Griffith*, FGS, pp. 69–72.

- Sowerby, J. de C. 1839. Shells. In: Murchison, R.I., *The Silurian System*. John Murray, London.
- Struve, W., 1966. Einige Atrypinae aus dem Silurium und Devon. *Senckenbergiana Lethaea*, **47**, pp. 123–63, pls. 15–16.
- Tinn, O., Meidla, T., Ainsaar, L. & Pani, T., 2009. Thallophtic algal flora from a new Silurian Lagerstätte. *Estonian Journal of Earth Sciences*, **58**, pp. 38–42.
- Tinn, O., Mastik, V., Ainsaar, L. & Meidla, T., 2015. *Kalania pusilla*, an exceptionally preserved non-calcified alga from the lower Silurian (Aeronian, Llandovery) of Estonia. *Palaeoworld*, **24**, pp. 207–214.
- Van Iten, H., 1991. Anatomy, patterns of occurrence, and nature of the conulariid schott. *Palaeontology*, **34**, pp. 939–954.
- Van Iten, H., Vyhlásová, Z., 2012. Conulariids. In: Webby, B.D., Paris, F., Droser, M.L. & Percival, I.G. (eds.), *The great Ordovician biodiversification event*. Columbia University Press, New York, pp. 121–125.
- Verneuil, E.D., 1845. Paléontologie, mollusques, brachiopodes. *Géologie de la Russie d'Europe et des Montagnes de l'Oural*, **2**.
- Walker, K.R. & Laporte, L.F., 1970. Congruent fossil communities from Ordovician and Devonian carbonates of New York. *Journal of Paleontology*, pp. 928–944.
- Williams, A., 1951. Llandovery brachiopods from Wales with special reference to the Llandovery District. *Quarterly Journal of the Geological Society*, **107**, pp. 85–136.
- Wright, A.D., 1968. A new genus of dicoelosiid brachiopod from Dalarna. *Arkiv for Zoologi*, **22**, pp. 127–138.
- Õpik, A. A., 1930. Über Plectamboniten. *Acta et commentationes Universitatis Tartuensis*, **34**, pp. 1–79, pls. 1–48.

INTERNETIAALLIKAD

xgis.maaamet.ee

https://paleobiodb.org/cgi-bin/bridge.pl?a=displayTaxonomicNamesAndOpinions&reference_no=7218&display=opini

<http://fossiilid.info/4001>

**LISA 1. ÜLEVAATETABEL KASUTATUD KIRJANDUSES ESINEVATE
BRAHHIOPOODIDE LIIGINIMEDE SÜNONÜUMIKAST**

Tabel 1. Sünonüümika. Kirjanduses esinevate liiginimede allikas on Kaljo, D., 1970. *The Silurian of Estonia*. Valgus, Tallinn.

Kirjanduses esinev liiginimi	Kaasaegne liiginimi	Viide
<i>Platystrophia</i> cf. <i>brachynota</i> (Hall)	<i>Neoplatystrophia</i> <i>affabilis</i> (Rubel 1962)	Rubel, 2011, pp. 43, joon. 23: 1–2.
<i>Stricklandia lens</i> (Sowerby) <i>forma b</i>	<i>Stricklandia lens</i> <i>progressa</i> (Williams 1951)	Boucot et al., 2002, pp. 998, fig. 674: 1f–1g.
<i>Pentamerus pumilus</i> (Eichwald)	<i>Borealis pumilus</i> (Eichwald 1860)	Rubel et al., 1984, pp. 18.
<i>Stegorhynchella</i> <i>borealis</i> (Schlotheim)	<i>Stegerhynchus borealis</i> (von Buch 1834)	Internet 2
<i>Atrypa hedei</i> Struve	<i>Gotatrypa hedei</i> (Struve 1966)	Copper, 2002, pp. 1396, fig. 945: 1a-1g.
<i>Atrypopsis reclinis</i> Rubel	<i>Septatrypa (Septartyra)</i> <i>reclinis</i> (Rubel 1970)	Internet 3

**LISA 2. ÜLEVAATETABEL BRAHHIPOODIDE LEVIKUST MÖÖDA
REKONSTRUEERITUD SÜGAVUSGRADIENTI**

Tabel 2. Brahhiooodide levik mööda rekonstrueeritud sügavusgradienti D. Kaljo (1970) andmetel

Liik	Avatud mandrilava vöönd	Üleminekuvöönd
<i>Hesperorthis imbecilla</i>	•	
<i>Neoplatystrophia affabilis</i>	•	
<i>Dalejina sp.</i>	•	
<i>Parastrophinella indistincta</i>	•	
<i>Stricklandia lens progressa</i>	•	
<i>S. lens ultima</i>	•	
<i>Borealis pumilus</i>	•	
<i>Pentamerus oblongus</i>	•	
<i>Fardenia sp.</i>	•	
<i>Stegerhynchus borealis</i>	•	
<i>Clintonella aprinis</i>	•	
<i>Meristina tumida</i>	•	
<i>Gotatrypa hedei</i>	•	
<i>Septatrypa (Septartyra) reclinis</i>	•	
<i>Zygospiraella duboisi</i>	•	•
<i>Meifodia ovalis</i>		•
<i>Clorinda undata</i>		•
<i>Leangella sp.</i>		•
<i>Eoplectodonta sp.</i>		•
<i>Skenidioides lewisi</i>		•
<i>Dicoelosia osloensis</i>		•

Leangella (Leangella) scissa

•

Protatrypa malmoeyensis

•
