

VILNIAUS UNIVERSITETAS
GAMTOS TYRIMŲ CENTRAS

ANDREJ SPIRIDONOV

SILŪRO PERIODO BALTIJOS SEDIMENTACINIO BASEINO
KONODONTŲ MAKROEVOLIUCIJA IR MAKROEKOLOGIJA

Daktaro disertacija
Fiziniai mokslai, Geologija (05P)

Vilnius, 2014

Disertacija rengta 2010-2014 metais Vilniaus universitete

Mokslinis darbo vadovas:

Doc. dr. Antanas Brazauskas (Vilniaus universitetas, fiziniai mokslai, geologija – 05 P)

Konsultantai:

Doc. dr. Rūta Levulienė (Vilniaus universitetas, fiziniai mokslai, matematika – 01 P)

Habil. dr. Valentina Karatajūtė-Talimaa (Gamtos tyrimų centras, fiziniai mokslai, paleontologija – 07 P)

TURINYS

Įvadas	5
1 Tyrimų apžvalga	10
1.1 Paleontologiniai konodontų tyrimai bioįvykių kontekste silūro periodo Baltijos sedimentaciniame baseine	10
1.2 Makroevoliuciniai ir makroekologiniai paleontologinio metraščio tyrimai	29
2 Tyrimų medžiaga ir metodikos	54
2.1 Tyrimų medžiaga, situaciniai žemėlapiai ir geologinės aplinkybės	54
2.2 Bandinių apdorojimas bei konodontų elementų išgavimas	59
2.3 Kontekstinės litologinės ir geofizikinės medžiagos rinkimas ir paruošimas	62
2.4 Statistiniai ir skaitiniai metodai, naudoti Irevikeno įvykio konodontų išmirimo selektyvumo analizėse	63
2.4.1 Duomenų šaltinio aprašymas	63
2.4.2 Išmirimo selektyvumo prediktoriai (numatantieji veiksniai)	65
2.4.3 Išmirimo selektyvumo nustatymo metodai	70
2.5 Statistiniai ir skaitiniai metodai, naudoti Mulde įvykio konodontų biostratigrafijos, paleoekologijos bei viršutinio homerio integruotos stratigrafijos tyrimuose	71
2.5.1 Spektrinės analizės metodai Viduklės-61 gręžinio ciklostratigrafijoje	71
2.5.2 Pirmojo taksono pasirodymo įvykio neparametrinio pasikliauties intervalo radimo metodika	73
2.5.3 Konodontų taksonominės įvairovės, ekstirpacijos ir imigracijos dinamikos Ledų-179 gręžinyje tyrimo metodai	75
2.6 Statistiniai ir skaitiniai metodai, naudoti viršutinio pržidolio konodontų gausos dinamikos tyrimuose	77

2.6.1 Laikinio konodontų gausumo svyravimų maštavavimo nustatymo metodai: lakūnariškumas, Hurst'o eksponentės ir gausumo pokyčių spektrai	77
2.6.2 Konodontų gausumo dinamikos stabilumas – maksimalios Lyapunov'o eksponentės nustatymo metodas	80
2.6.3 Koreliacijos tarp konodontų gausumo ir aplinkos indikatorių nustatymo metodai	81
2.6.4 Spektriniai ciklinių procesų konodontų gausume tyrimo metodai	82
3 Tyrimų rezultatai ir diskusija	83
3.1 Landoverio-Uenlokio Irevikeno įvykis	83
3.1.1 Konodontų rūšių išlikimą Irevikeno masinio išmirimo metu nulėmę veiksniai	83
3.2 Vėlyvojo uenlokio konodontai bei integruota stratigrafija	95
3.2.1 Vėlyvojo uenlokio ciklostratigrafija giliose aplinkose Vakarų Lietuvoje	95
3.2.2 Konodontų biostratigrafija giliose aplinkose (Viduklės-61 gręžinys) ..	98
3.2.3 Konodontų biostratigrafija ir paleoekologinė įvairovės dinamika seklioje aplinkose (Ledų-179 gręžinys)	101
3.3 Viduriniojo ir vėlyvojo pržidolio konodontų gausos dinamika	106
3.3.1 Pržidolio konodontų dinamikos tyrimų rezultatai	106
3.3.2 Pržidolio konodontų dinamikos tyrimų diskusija	115
Išvados	129
Priedai	132
Viršutinio pržidolio konodontų gausa Šešuvios-11 gręžinyje	132
Viršutinio pržidolio konodontų gausa Viduklės-61 gręžinyje	135
Literatūros sąrašas	137
<i>Curriculum Vitae</i>	176
Mokslinių darbų sąrašas	171

IVADAS

Šis darbas skirtas silūro periodo Baltijos baseine egzistavusių konodontų rūšių makroevoliucijai ir makroekologijai pažinti, remiantis Lietuvos geologinių pjūvių medžiaga. Silūro periodas, kaip rodo paskutinių dviejų dešimtmečių tyrimų rezultatai, yra vienas iš pačių dinamiškiausių Žemės ir gyvybės vystymosi laikotarpių. Nagrinėjamo laikotarpio metu Žemės sistema patyrė keletą (gal būt net keliolika) taip vadinamų „bioįvykių“ – klimato ir okeanografinių perturbacijų, kurių metu įvykdavo koncentruoti laike biotinės apyvartos (rūšių išmirimų ir rūšiadarų) epizodai. Konodontai savo ruožtu yra viena iš paleozojaus nektobentos ir pelaginių bendrijų sudedamųjų dalių. Ilgą laiką konodontai buvo ir yra viena iš svarbiausių paleozojaus eros stratigrafinėi koreliacijai naudojamų grupių. Tačiau, pati ši grupė buvo retai naudojama paleobiologiniams tyrimams, nagrinėjant ją sudarančių rūšių paleoekologinę ir evoliucinę dinamiką. Dėka to, kad Lietuvos silūro periodo pjūviai pasižymi išskirtiniu pilnumu ir dideliais storiais, šio darbo metu buvo atlikti aukštos raiškos konodontų gausos pokyčių, taksonominės sudėties, biostratigrafijos ir išmirimų selektyvumo tyrimai.

Darbo aktualumas. Šiuo metu (antropocene) remiantis įvairiais įverčiais egzistuoja nuo kelių iki keliolikos milijonų organizmų rūšių, tačiau tai sudaro tikrai procento dalį nuo visų mūsų planetoje kada nors egzistavusių rūšių skaičiaus (Raup 1992). Rūšių įvairovė bei jos pokyčiai yra evoliucinių ir ekologinių procesų sąveikos rezultatas. Laiko gelmės (geologinė) perspektyva yra būtina aprašant šių ilgalaikių procesų indelį atsirandant esamai biotos struktūrai. Paleobiologiniai tyrimai atskleidė ypatingai netolygų biotos evoliucinės dinamikos pobūdį, kuomet stabilūs „normalių“ evoliucijos režimų laikotarpiai yra pertraukiami epizodiškų masinių išmirimų (Bambach 2006). Jų priežastys gali skirtis bet rezultatas visuomet yra vienodas – rūšinės įvairovės kritimas bei bendrijų funkcionavimo kolapsas. Remiantis paleontologiniais, šiuolaikinių sistemų ekologiniais ir klimatologiniais tyrimais, žmonijos veikla paskutinių kelių tūkstančių metu bėgyje, vykstant civilizacijos išsiplėtimui,

veda į globalų ekosistemų žlugimą ir perėjimą į alternatyvią mažesnio produktyvumo būseną, kuri savo ruožtu gali neigiamai atsiliepti mūsų rūšies trumpalaikiams (kelių šimtų metų perspektyvoje) išlikimo šansams (Barnosky et al. 2012), Paleontologinis metraštis – informacijos apie praeities gyvybės apraiškas visuma – yra vienintelis tiesioginis šaltinis, kuris leidžia suprasti globalių perturbacijų vaidmenį ekologinėje dinamikoje, lyginant įvairius praeityje buvusius įvykius su dabartine pokyčių eiga. Šiame darbe tiriamo silūro periodo metu buvo keliolika stiprių klimatinių pertvarkų, perėjimuose iš šalto į šiltą (netgi super-šiltnamio arba „karštanmio“ *sensu* (Lehnert et al. 2013)) ir iš šilto į šaltą klimatą, kurių metu įvykdavo žymūs biotinės apyvartos įvykiai. Konodontai savo ruožtu dėka savo gausos, puikaus išlikimo ir plataus paplitimo paleoaplinkų atžvilgiu yra puikūs didelio masto makroekologinių ir makroevoliucinių procesų eigos indikatoriai. Šiame darbe atlikti konodontų išmirimo selektyvumo, aukštos raiškos biostratigrafijos ir konodontų gausos dinamikos tyrimai suteikia naujos informacijos apie ekologines rūšių savybes, kurios leido konodontams išlikti Ireviken'o masinio išmirimo metu, apie tai, kad atsistatymas po Mulde's biotinio įvykio buvo greitesnis nei manyta prieš tai bei tai, kad konodontų gausumo dinamika buvo kontroliuojama ilgalaikių Žemės orbitos ekscentriciteto variacijų sukeltų klimato pokyčių.

Darbo tikslas. Silūro Baltijos baseino pasirinktų dinamiškiausių laiko intervalų – viršutinio landoverio-apatinio uenlokio, viršutinio uenlokio-apatinio ludlovio, bei viduriniojo ir viršutiniojo pržidolio konodontų pagrindinių makroevoliucinės ir makroekologinės dinamikos bruožų atskleidimas.

Darbo uždaviniai:

Naudojantis dvimatėmis ir daugiamatėmis logistinės regresijos metodikomis bei regresinių medžių metodu, nustatyti konodontų išlikimą Ireviken'o masinio išmirimo metu nulėmusius veiksnius.

Naudojantis spektrinės signalų analizės metodais, gama spinduliuotės Viduklės-61 pjūvyje kaitos pagrindu sudaryti viršutinio homerio ciklost-ratigrafinę skalę.

Patikslinti viršutinio homerio konodontų biostratigrafinę skalę.

Išnagrinėjus Ledų-179 gręžinį, atskleisti viršutinio homerio konodontų taksonominės paleoekologinės dinamikos bruožus sekliose baseino aplinkose.

Atskleisti viduriniojo ir viršutinio prėdolio konodontų gausumo pokyčių dinamines savybes ir galimus jų kontrolės veiksnius.

Darbo naujumas ir reikšmė. Darbo metu buvo pirmą kartą įvertinta konodontų ekologinių požymių reikšmė išmirimo selektyvumui Ireviken'o masinio išmirimo įvykio metu. Paleoekologiniai gausumo dinamikos bruožai niekuomet anksčiau nebuvo tiriami kaip galimi makroevoliucijos pokyčius (šiuo atveju – išmirimo riziką) kontroliuojantys veiksniai. Šiame tyrime yra parodoma, kad rūšys, pasižyminčios didesniu gausumo pasiskirstymų asimetrijos laipsniu ir didesne laikine gausumo pokyčių autokoreliacija, turėjo didesnę išlikimo tikimybę masinio išmirimo metu. Ankstesni teoriniai ir šiuolaikinių sistemų trumpalaikiai (neo-ekologiniai) tyrimai pateikdavo prieštarigus rezultatus gausos dinamikos autokoreliacijos laipsnio atžvilgiu. Šis rezultatas gali būti panaudotas aiškinantis šiuolaikinių rūšių išnykimo riziką veikiant antropogeniniam stresui, žinant jų ilgalaikius gausumo svyravimų pobūdžius (pvz. išnagrinėjus kvartero periodo paleontologinį metraštį). Taipogi, pirmą kartą nedviprasminškai susieta konodontų rūšių išmirimo rizika su jų gyvavimo aplinka, kas susiaurina galimą Ireviken'o masinio išmirimo mechanizmų spektrą.

Atlikus viršutinio homerio biostratigrafinę analizę, Lietuvos medžiagoje išskirtos biostratigrafinės zonos leis susieti lietuviškus geologinius pjūvius su kitų regionų pjūvių informacija apie Mulde's masinio išmirimo ir poišmiriminio atsistatymo eigą.

Pirmoji kiekybinė ciklostratigrafinė skalė Baltijos sedimentacinio baseino viršutinio uenlokio nuoguloms, kuri buvo sukurta naudojantis geofizikiniais duomenimis, bus panaudota tolimesnei geobiologinių pokyčių, masinių išmirimų ir „normalių režimų“ metu analizei. Ta pati kiekybinė ciklostratigrafinė skalė, integruota su konodontų ir graptolitų biostratigrafinėmis skalėmis, galės būti panaudota bendrame silūro periodo nuogulų suskirstyme ir naudin-

gųjų iškasenų (naftos ir „dujinių skalūnų“) paieškoje ir jų išteklių vertinime.

Pirmą kartą pasaulyje kiekybiškai įrodytas (dalinai) periodinis konodontų gausumo svyravimų pobūdis, išnagrinėjus viduriniojo ir viršutinio pržidolio konodontų gausumo pokyčius, įgalina konodontų gausumo pokyčių naudojimą kuriant astrochronologines skales. Tokiu būdu potencialiai gali būti pasiektas kelių dešimčių tūkstančių metų tikslumas, tiriant kelių šimtų milijonų metų senumo geologinius ir paleobiologinius pokyčius.

Pagrindiniai ginamieji teiginiai:

Ireviken'o įvykio metu su didesne tikimybe išgyveno tos konodontų rūšys, kurios pasižymėjo didesne lokalių gausumų pasiskirstymo asimetrija bei gyveno seklesnėse (arčiau kranto esančiose) aplinkose.

Lietuvos pjūviuose (Viduklė-61 ir Ledai-179) yra išskirtos *Ozarkodina bohemica longa* ir *Kockelella ortus absidata* konodontų zonos.

Viršutinio uenlokio konodontų taksonominė paleoekologinė dinamika sekliose Baltijos silūro baseino aplinkose patyrė kelis pokyčius parametruose, kurie buvo susiję su baseino užpildymu (normalia regresija).

Viduriniojo ir viršutinio pržidolio konodontų gausumų dinamika pasižymi multifraktaline struktūra, kuri nurodo į dauginamąjį ir hierarchinį kontrolės mechanizmų pobūdį, taipogi ji pasižymi chaotiškumu (stipria priklausomybe nuo pradinių sąlygų, pvz. pradinio gausumo). Nagrinėjamame laiko intervale buvo trys alternatyvios ekosistemų funkcionavimo būsenos, nužymėtos kritinių perėjimų, bei pasižymėjusios skirtingais koreliacijos tarp konodontų gausumų ir stabilių anglies izotopų režimais. Taipogi, konodontų gausos dinamika buvo kontroliuojama dviejų Milankovičiaus cikliškumų nulemtų klimatinių perturbacijų.

Padėkos. Norėčiau visų pirma padėkoti savo darbo vadovui Antanui Brazauskui už ilgametę pagalbą suteikiant tyrimų medžiagą, konsultuojant konodontų taksonomijos ir silūro stratigrafijos klausimais bei už bendradarbiavimą moksliniuose darbuose. Taipogi, ačiū Sigitui Radzevičiui už mokslines diskusijas, dalykinius patarimus, techninę pagalbą ruošiant iliustracijas ir kompaniją konferencijose bei kongresuose. Ačiū Valentinai Karatajūtei-

Talimaa už paleontologines konsultacijas, lingvistinius patarimus, ir nepakartojamą humorą („ne v brov‘ a v glaz“). Dėkui Rūtai Levulienei už statistines konsultacijas nagrinėjant didžiausio tikėtinumo metodą ir „R“ programavimo kalbos įsisavinimą. Be to, norėčiau padėkoti Donatui Kaminskui už daugelį naudingų dalykinių ir kalbos redakcijos pastabų. Taipogi, norėčiau padėkoti Geologijos ir mineralogijos katedros darbuotojams – Eugenijai Rudnickaitei ir Petrui Šinkūnui už logistinę pagalbą ieškant lėšų kelionėms į konferencijas ir doktorantų mokyklas. Ačiū visiems bendradarbiams, kolegoms ir mano studentams už bendravimą ir diskusijas įdomiais klausimais. Galiausiai, norėčiau padėkoti mano šeimos nariams ir ypač mano sužadėtinei Mildai Mickutei už visą kantrybę ir palaikymą disertacijos rengimo metu.

Šiame darbe atlikti tyrimai buvo finansuojami Lietuvos mokslo tarybos projekto „Ankstyvojo ir viduriniojo paleozojaus revoliucija“ (MIP034/2012) lėšomis.

1 TYRIMŲ APŽVALGA

1.1 Paleontologiniai konodontų tyrimai bioįvykių kontekste silūro periodo Baltijos sedimentaciniame baseine

Konodontai yra diskutuotinos filogenetinės prigimties dvišalės simetrijos gyvūnai, kurie arba priklauso karūninės grupės stuburiniams arba yra artimi jai (Friedman and Sallan 2012; Janvier 2013). Kai kurių stuburinių filogeniją tyrinėjusių paleontologų nuomone, kuri yra paremta interpretuotinių požymių perkodavimu, konodontai negali būti priskirti prie stuburinių klados, nes jų liemens srities raumenynas pasižymėjo „V“ formos miomeromis, tuo tarpu pažangūs stuburiniai turi „W“ formos miomeras, taip pat skyrėsi ir jų elementų („dantukų“) biomineralizacija (Turner et al. 2010). Į nepriklausomą nuo kitų stuburinių kai kurių konodontų pažangių mineralizuotų audinių, tokių kaip emalė, atsiradimą nurodo ir sinchrotronu atliktos trimatės mineraloginės-struktūrinės konodontų elementų analizės (Murdock et al. 2013). Tačiau, šios gyvūnų grupės nepaprastai gerai išlikusių elementų aparatų biomechaniniai – kinematiniai tyrimai atskleidė jų burnos veikimo ir elementų naudojimo maisto dorojime ypatumus, kurie, kaip yra nustatyta, yra analogiški dabartinių nęgių burnos (karūninės grupės stuburiniai) aparatų veikimui (Goudemand et al. 2011). Į tai, kad konodontų elementai buvo naudojami analogiškai stuburinių dantims taip pat nurodo jų skaitmeninių modelių baigtinių elementų analizės bei mikroįbrėžimai rasti numanomuose funkciniuose paviršiuose (Jones et al. 2012; Purnell 1995). Kaip jau ir minėta, nors ir egzistuoja tam tikra kontraversija dėl konodontų evoliucinės prigimties, stuburinių paleontologo Philippe'o Janvier'o nuomone, konodontai yra primityvūs stuburiniai, o kai kurie neatitinkimai minkštųjų audinių sandaroje gali būti susiję su diferencijuotu (neatsitiktiniu filogenetinio informatyvumo atžvilgiu) pomirtiniu požymių išsisaugojimu (Janvier 2013), kuris buvo nustatytas atliekant tafonominius eksperimentus su šiuolaikiniais iešmučiais ir nęgėmis (Sansom et al. 2010).

Dažniausios konodontų liekanos, randamos paleontologiniame metrašty-

je, yra bioapatitinės sudėties bei praturtinti karbonatais ir panašūs savo morfologija ir funkcija į kitų stuburinių dantis burnos aparato elementai [toliau tiesiog elementai] (Trotter and Eggins 2006). Konodontų elementai šiame darbe sudarė visą šios grupės faktinę tyrimų medžiagą. Pačios elementų liekanos yra randamos nuo vėlyvojo kambro iki triaso periodo pabaigos (Ogg et al. 2008). Dėka savo atsparumo dūlėjimui, mažo dydžio ir santykinai didelės gausos, visame jų egzistavimo intervale jie yra naudojami biostratigrafiniam zonavimui, paleoklimatinėse ir paleokeanografinėse stabiliais izotopais ir jų gausa paremtose analizėse, baseinų sedimentacinių ir tektoninių aplinkų tyrimuose (Harris 1979; Joachimski and Buggisch 2002; Märss and Männik 2013; Žigaitė et al. 2010). Konodontai taipogi turi vieną iš pačių pilniausių paleontologinių metraščių tarp visų gyvūnų kladų (Foote and Sepkoski 1999), t.y. jų pasirodymo eiga ir paplitimo dėsningumai geologiniuose sluoksniuose turėtų puikiai atspindėti pirminius biologinius (ekologinius, biogeografinius, evoliucinius) procesus. Šis faktas įgalina efektyvų konodontų taksonų naudojimą evoliuciniuose paleobiologiniuose bei žemės sistemos geobiologiniuose tyrimuose.

Istoriškai paleontologiniai konodontų tyrimai Baltijos sedimentacinio baseino teritorijoje ir bendrai visame pasaulyje prasidėjo nuo Christian'o Panderio darbų, paskelbtų XIX amžiaus viduryje, kur buvo išskirta keletas ordovikinių ir silūrininių (pagal šiuolaikinį įsivaizdavimą) jų genčių ir rūšių (Pander 1856). Tačiau, tolimesni Europos silūro konodontų tyrimai patyrė apytiksliai amžiaus trukmės pertrauką, kol juos XX a. viduryje neatnaujino Otto Walliser'is (Walliser 1957; Walliser 1964) ir nepateikė pirmąją silūro periodo Karniškųjų Alpių konodontų stratigrafinę schemą. Ši pažanga paskatino šiame darbe nagrinėjamo Baltijos silūro sedimentacinio baseino konodontų biostratigrafinių tyrimų pradžią. Lietuvoje pirmieji silūro konodontų tyrimai, paremti gręžinių medžiaga, buvo pradėti 1966 m V. Saladžiaus, o vėliau (kitais metais) pratęsti ir plačiau išvystyti V. Baltrūno bei A. Brazausko (Brazauskas 1993). A. Brazausko ir kolegų buvo sukurtos ir nuolatos tobulinamos silūro periodo konodontų biostratigrafinės schemos, jas gretinant su kitų organizmų

grupių (brachiopodų ir graptolitų) pagrindu sukurtomis skalėmis, bei tiriama konodontų tafocenozių (dažnai tiesiog vadinamų „bendrijomis“) dinamika laike ir erdvėje (Brazauskas 1983; Brazauskas 1986; Brazauskas 1987; Brazauskas 1991; Brazauskas and Musteikis 1991; Brazauskas et al. 2004; Šileikytė and Brazauskas 2008). Šių tyrimų metu buvo aprašytos 97 konodontų rūšys ir porūšiai, tarp kurių dalis buvo naujos mokslui, o remiantis jų stratigrafinė evoliucijos eiga buvo išskirtos 20 konodontų biostratigrafinių zonų, kurios apima visus stratigrafinius padalinius nuo landoverio aukšto apačios iki pat pržidolio viršaus (Brazauskas 1993; Brazauskas et al. 2004).

Labai panašiu laiku kaip ir Lietuvoje silūro konodontų tyrimai pradėti ir Švedijoje, kurios Skonės ir Gotlando pjūviai atspindi Vakarinę Baltijos sedimentacinio baseino dalį. Septintojo dešimtmečio pabaigoje šias organinio pasaulio grupės liekanas pradėjo tirti L. Jeppsson'as, kuris pirmajame savo konodontams skirtame straipsnyje apjungė pagal naują multielementinę (aparatinę) taksonomiją kelias prieš tai žinomas formų rūšis iš viršutinio silūro (Jeppsson 1969). Pirmosios konodontais paremtos Švedijos regiono stratigrafinės schemos pradėtos vystyti XX a. aštuntojo dešimtmečio viduryje ir nuo to laiko yra peržiūrimos ir detalizuojamos (Jeppsson 1974; Jeppsson 1982; Jeppsson et al. 2006). Dėka išskirtinio atodangumo ir galimybės paimti didelius bandinius (iki kelių dešimčių kilogramų svorio), Gotlando konodontų stratigrafija pasiekia didžiausią tikslumą visame pasaulyje, nes leidžia stebėti tikslią išnykimų, atsiradimų ir taksonų imigracijos įvykių eigą netgi labai retuose taksonuose, nagrinėjant įvykius pasluoksniui, imant bandinius kas keletą cm. Kaip to pasekmė, nuo viršutinio landoverio iki ludlovio viršaus, Gotlande yra išskirtos 23 konodontų zonos su daugybe pozonių, pvz. viršutinio uenlokio stratigrafijai svarbi *Ozarkodina bohemica longa* zona yra sudalinta net į penkias dalis (Calner et al. 2012; Jeppsson et al. 2006).

Šiaurinis Baltijos sedimentacinio baseino regionas išsamiausiai yra ištirtas Estijos mokslininkų, nes būtent šios šalies teritorijoje yra gausiausios Silūro periodo atodangos. Ankstyviausi estų mokslininkų darbai, skirti konodontų stratigrafijai, kuriuose taipogi buvo palyginama ir lietuviška medžiaga, publi-

kuoti aštunto dešimtmečio viduryje (Viira 1977). Šiek tiek vėliau, nagrinėjant uenlokio, ludlovio ir pržidolio uolienose randamas konodontų asociacijas, bei aprašant keletą naujų mokslui konodontų rūšių ir porūšių, buvo nustatyti bendri konodontų faunų (rūšių paplitimo ir morfologinio kintamumo) kaitos laike dėsningumai, kurie atspindėjo jų sukcesiją Estijos pjūviams būdingose sekliavandenėse aplinkose (Viira 1982; Viira 1983). Tame pačiame devintajame dešimtmetyje, vystant ekostratigrafines prieigas sedimentacinių baseinų ir paleobendrijų analizėse, Estijos ir iš dalies Latvijos pjūvių pagrindu buvo atlikta integruota analizė, siejanti paleoekologinę nektono, nektobentosos ir planktono dinamiką, kurios dėka buvo atskleistas silūro konodontų, kitų stuburinių, graptolitų ir chitinozojų paplitimo zoniškumas aplinkos gradientų (daugiausiai jūros gylio) atžvilgiu (Kaljo et al. 1986). Vėliau, remiantis estų ir švedų atliktais tyrimais, buvo įvykdyti tarpregioninės koreliacijos darbai lyginant vakarinę ir rytinę Baltijos silūro baseino dalis bei kuriant generalizuotą silūro Baltijos sedimentacinio baseino konodontų skalę, tuo pat metu ją koreliuojant su kitų skeletizuotų stuburinių pagrindu sudaryta skale (Jeppsson and Männik 1993; Jeppsson et al. 1994; Märss and Männik 2013).

Kitose šalyse – Lenkijoje, Latvijoje, Baltarusijoje, Rusijoje (Kaliningrado srityje) bei Ukrainoje, kurių teritorijoje slūgso silūro Baltijos sedimentacinio baseino nuogulos, nagrinėjamo laikotarpio konodontai yra nepakankamai ištirti – jų tyrimai buvo atliekami tikrai epizodiškai. Tarp paminėtų šalių, veikiausiai geriausias yra Latvijos pjūvių ištirtumas. Šios šalies teritorijoje randamus konodontus paskutinių keturių dešimtmečių bėgyje tyrė Estijos konodontologai integruotos biostratigrafijos kontekste (Loydell et al. 2003; Loydell et al. 2010). Ukrainos (Podolės ir Voluinės) silūro periodo konodontų tyrimams buvo skirti keli ankstyvieji D. Drygant'o darbai, tarp kurių buvo ir vėlyvojo silūro ir ankstyvojo devono konodontams skirta monografija (Drygant 1974; Drygant 1984). Tačiau nuo to laiko įvyko nemaži pokyčiai konodontų taksonomijoje (ypač dėl perėjimo nuo formų taksonomijos į multielementinę taksonomiją) bei jų biostratigrafijoje. Šiame regione konodontų (ir bendrai silūro geobiologinių įvykių) tyrimai atsinaujino tikrai prieš kelis

metus. Keleto straipsnių serijoje buvo pateikti silūro bioįvykius dokumentuojantys paleontologiniai ir stabilų anglies izotopų įrodymai kai kuriuose pasirinktuose laiko intervaluose, kaip pvz. landoverio-uenlokio perėjimas, vidurio ludlovio izotopinis įvykis arba silūro-devono perėjimas (Jarochowska and Kozłowski 2014; Kaljo et al. 2012; Małkowski et al. 2009; Racki et al. 2012). Lenkiškojoje giliojoje Baltijos sedimentacinio baseino dalyje, kurioje dominuoja moliai, argilitai ir mergeliai, silūro periodo konodontai buvo ištirti tikrai viename „Gołdap“ gręžinyje, intervale nuo apatinio landoverio (zona *Distomodus kentuckyensis*) iki viršutinio ludlovio (zona *Polygnathoides siluricus*) (Männik and Małkowski 1998). Tuo tarpu Kaliningrado apskrityje ir Baltarusijoje iki šiol nėra atlikta ir paskelbta tikslingų silūro konodontų tyrimų.

Dešimtmečių bėgyje sukaupus informaciją apie silūro (ir ypač Baltijos sedimentacinio baseino) konodontų stratigrafinį paplitimą, vis geriau suprantant jų paleoekologiją ir paleobiologinę prigimtį, jie suteikė pirminę informaciją apie epizodiškus radikalius Žemės sistemos funkcionavimo pokyčius, kurie dažniausiai literatūroje įvardijami kaip „įvykiai“. Pirmasis silūro konodontų išmirimų koncentracijas susiejo su vandenyno cirkuliacijos pokyčiais L. Jeppsson'as eilėje straipsnių, išspausdintų devintajame ir dešimtajame XX a. dešimtmečiuose (Jeppsson 1987; Jeppsson 1993). Tarp daugelio šiuo metu žinomų silūro globalių biotinių perturbacijų įvykių, pirmasis buvo atpažintas landoverio pabaigos – uenlokio pradžios (*Pterospathodus amorphognathoides amorphognathoides* zonos pabaigos) masinis konodontų išnykimas, pirmą kartą identifikuotas Britanijos ir Švedijos pjūviuose ir vėliau pavadintas Ireviken įvykiu, pagal tipinę vietovę Gotlando saloje (Aldridge 1976; Aldridge and Jeppsson 1984). Šio įvykio metu buvo pastebėtas visų filogenetinių konodontų grupių (ir platforminius elementus turinčių, ir ramiforminių ir kūginių elementų turėtojų) staigus įvairovės sumažėjimas, kuris tuo pat metu buvo susijęs su anomalių litofacijų įsivyravimu. Panaši konodontų išmirimų ir ekstirpacijų (vietinių ir/arba laikinų „išmirimų“) asociacija su anomalinėmis facijomis (giliavandenių mergelių atsiradimu klinčių dominuojamoje storymėje) viduriniajame ludlovyje *Polygnathoides siluricus* zonoje nurodė į galimą rekurenti-

nį jūrinių masinių išmirimų mechanizmą (Jeppsson 1987).

Greitos biosferinės pertvarkos silūro periode buvo pastebėtos ne tik tai konodontų paleontologiniame metraštyje bet ir graptolitų tyrimų medžiagoje. XX a. dešimtojo dešimtmečio pačioje pradžioje buvo išleisti keli straipsniai, aprašantys nepriklausomus tyrimus, kuriuose buvo aprašytas viršutinio uenlokio masinis išmirimas, todėl jis literatūroje turi du pavadinimus: „Didžioji krizė“ ir „*lundgreni* įvykis“ (pavadintas pagal zoninės rūšies *Cyrtograptus lundgreni* išmirimą) (Jaeger 1991; Koren 1991). Remdamasis surastais silūro graptolitų ekologiniais dėsningumais bei stratigrafinę jų rūšių paplitimo analize, A. Urbanek'as iškėlė tikėtiną okeanografinių krizių modelį, kuriame susiejo vandenynų srovių persiskirstymo mechanizmus su graptolitų buveinių išnykimo ir atsiradimo dinamika. Iš viso silūro periode Urbanek'as pripažino keturis globalius masinius graptolitų išnykimo įvykius: „*lundgreni* įvykį“ (minėtas vėlyvojo uenlokio įvykis); „*leitwardinensis* įvykį“, kuris pavadintas pagal *Saetograptus leitwardinensis* zoninę rūšį, egzistavusią viršutinio ludlovio pradžioje; „*kozlowskii* įvykį“, kuris buvo pavadintas pagal *Neocucullograptus kozlowskii* zoninę rūšį, ji yra būdinga viršutiniam ludloviui (viršutinei ludfordžio daliai); ir „*transgrediens* įvykį“, pavadintą pagal *Monograptus transgrediens* zoninės rūšies išnykimą vėlyvajame prėdolyje (Štorch et al. 2014; Urbanek 1993; Urbanek et al. 2012).

Konodontų, graptolitų, fitoplanktono bei litostratigrafiniai tyrimai įgalino ilgalaikių klimato ir okeanografinių būsenų silūro periodo metu modelio sudarymą. L. Jeppsson'o, o taip pat ir jo kolegų R. Aldridge'o ir K. Dorning'o buvo pasiūlytas taip vadinamas primo-sekundo okeanografinių konvekcijos būsenų paaiškinimas matomiems biotiniams ir paleoklimatiniams dėsningumams (Jeppsson 1990; Jeppsson and Männik 1993). Primo epizodai, pagal jų schemą, pasižymėjo šaltu aukštų platumų klimatu bei šaltu priedugnio vandeniu, aukštu biologiniu produktyvumu bei aukšta bendrijų įvairove. Tuo tarpu sekundo epizodai pasižymėjo karštu aukštų platumų klimatu, sūriais giliaisiais vandenimis, nuskurdintomis pelaginėmis bendrijomis bei aktyviu karbonatų kaupimusi sekliose platformose. Pagal autorių koncepciją, perėjimai tarp šių

dviejų klimatinų-vandenynų konvekcinių būsenų sukeldavo žymias perturbacijas biosferos funkcionavime ir būdavo geobiologinių įvykių priežastimi. Remiantis šia paradigma, autoriai landoveryje ir ankstyvajame uenlokyje išskyrė du pilnus perėjimo iš primo į sekundo būsenas ciklus ir du su jais susijusius įvykius, vienas iš kurių buvo minėtasis Ireviken konodontų masinio išmirimo įvykis (Aldridge et al. 1993; Jeppsson 1997). Iš viso, pirminiame modelyje L. Jeppsson'as surado 30 dedukcinių primo-sekundo okeanografinio modelio numatymų, susijusių su litologiniais pasikeitimais (oolitų, rifų arba juodųjų skalūnų formavimasis), organizmų gausumu bei jų išmirimo ir diversifikacijos eiga ir erdviniu persiskirstymu (pvz. Lozoriaus taksonų atsiradimu, susijusiu su organizmų reemigracija į vietas, kur jie išnyko, iš prieglobsčio vietovių, pasibaigus nesvetingam okeanografiniam režimui) (Jeppsson 1990). Vėlyvesniuose darbuose Jeppsson'as toliau išvystė bioįvykių vystymosi teoriją, kurioje jis išskyrė keturis perėjimų tarp epizodų tipus: primo-primo, primo-sekundo, sekundo-primo ir sekundo-sekundo. Pagal autorių, vandenynas, atmosfera ir nuosėdinė stromė sudaro savireguliuojančią sistemą, kurios veikimui taipogi turi didelę įtaką Milankovičiaus cikliškumai. Primo epizodų metu konvekcija yra dominuojama šalto ir prisotinto deguonimi bei maistingomis medžiagomis vandens skendimo aukštose platumose ir išnirimo apvelingo zonoje. Ši būseną yra susijusi su humidiniu klimatu ir skalūnų susidarymu bei karbonatų augimo sumažėjimu platforminėse srityse. Vėliau, dėka didesnio vandens užterštumo (dėl padidėjusio nuosėdų prinešimo iš kontinentų dėl humidinio klimato) ir gėlo vandens pertekliaus priekrančių zonoje sukulto karbonatų nesiklostymo, nuolatos didėja ištirpusio CO_2 koncentracija, kuri savo ruožtu stiprina šiltnamio efektą. Šiltnamio efekto sustiprėjimas taipogi gali sukelti masyvų metano klatratų tirpimą ir daugelio milijardų tonų metano dujų išsiveržimą į atmosferą, kai dugno nuosėdų temperatūra pakyla daugiau nei $7^{\circ}C$ (Jeppsson 1998; MacDonald 1997) [Manoma, dėl tokio metano išsiveržimo sukulto pašiltėjimo įvyko vienas iš svarbiausių kainozojaus eroje aplinkos pokyčių epizodų - „paleoceno-eoceno termalinis maksimumas“ (Katz et al. 2001)]. Pasiėkusi tam tikrą ribą, aukštų platumų vanduo įšyla iki tokio laips-

nio, kad jis jau nebegali palaikyti konvekcijos. Tuomet pradeda dominuoti druskingo šilto vandens pagrindu veikianti (termohalininė) konvekcija (ir prasideda sekundo epizodas), kuomet skęstą deguonimi ir maistingomis medžiagomis nuskurdintas vanduo. Šio tipo konvekcija pagal apskaičiavimus yra dešimt kartų lėtesnė nei šalto vandens skendimo varoma konvekcija. To dėka, dažnai įsivyroja giliavandenė anoksija bei nuo kelių iki keliolikos kartų sumažėja vandenynų produktyvumas. Tačiau karštame šiltnamio efekto skatiname klimate, pradeda aktyviai kauptis karbonatai, o giliuosiuose baseinuose organika turtingi skalūnai. To dėka, pradeda mažėti CO_2 koncentracija ir silpnėti šiltnamio efektas. Galiausiai vėl pradeda dominuoti šalto vandens skendimo varoma konvekcija ir prasideda naujas primo epizodas. Tarp šių epizodų būna įvykiai – t.y. nestabilūs laikotarpiai, kuomet konkuruoja dvi skirtingos konvekcijos modos. Dėka to, kad skirtingi konvekcijos tipai apsprendžia skirtingų buveinių egzistavimą bei jų turį ir plotą, perėjimai tarp jų turi didelės įtakos daugelio taksonų geografiniam paplitimui ir tuo pat metu išlikimo tikimybei (Jeppsson 1997; Jeppsson 1998). Tačiau ne visi perėjimai okeanografinėse būsenose yra tokie „švarūs“ – t.y. iš primo į sekundo ir iš sekundo į primo. Kai kada išorinės perturbacijos, ypač susijusios su Žemės ašies posvyrio kvaziperiodiniais svyravimais (jie labiausiai paveikia aukštų platumų klimatą ir tuo pat metu šiluminę vandenynų konvekciją), sukelia neįvykusius „primo-sekundo“ ir „sekundo-primo“ perėjimus, kai vandenyninė konvekcija grįžta į prieš tai buvusią būseną. Tokie įvykiai savo ruožtu vadinami „primo-primo“ jei pereina iš aukštų platumų šalto vandens varomos konvekcijos į tą pačią modą, ir „sekundo-sekundo“ įvykiais, kai perėjimo metu grįžtama į tą pačią žemų platumų šilto ir sūraus vandens skendimo varomą konvekciją (Jeppsson 1998).

Kaupiantis įrodymų bazei, buvo nustatyta, kad silūro periodo metu nebuvo masinių išmirimų, kurie savo galia galėtų prilygti „didžiajam penketui“. Tačiau, pats silūro periodas buvo ganėtinai nestabilus laikotarpis ir vienoje labiausiai apibendrinančioje suvestinėje buvo įvertinta, kad šiame laiko intervale iš viso galėjo būti apie 15 stambių biosferinių perturbacijų (Kaljo et al.

1996). Tačiau, ne visi šie įvykiai pasižymi vienodu ištirtumu ir ne visi jie pripažinti kaip globalūs bei turintys poveikį daugeliui taksonų. Konodontų evoliucijos bei silūro periodo aplinkos pokyčių kontekste, labiausiai pripažinta yra L. Jeppsson'o (1 pav.) įvykių bei okeanografinių-klimatinių epizodų suvestinė (Jeppsson 1998).

Pagal Jeppsson'o įvykių išskyrimo sistemą, silūro periodas prasideda nuo Spirrodden sekundo epizodo (pavadintas pagal pusiasalį šalia Oslo), kuris atitinka didžiąją *Distomodus kentuckyensis* konodontų zonos dalį, išskyrus patį jos viršų. Šio epizodo metu dominavo molių klojimasis, kuris atsispindi šiuolaikinių skalūnų ir argilitų dominavimu nagrinėjamo laikmečio sluoksniuose, taip pat ir lietuviškuose pjūviuose (Paškevičius 1997). Vėliau šis epizodas pereina į trumpą Jong primo epizodą be jokio žymesnio atpažinto įvykio. Tačiau, šio epizodo pabaiga yra nužymėta pirmojo silūro periodo Sandvika primo-sekundo įvykio pradžios (Jeppsson 1998). Šis įvykis buvo diagnozuotas pagal konodontų rūšinės apyvartos pagreitėjimą. Jam prasidėjus tipinėje vietovėje (Pietų Norvegijoje) išnyksta mažiausiai dvi konodontų rūšys – *Ozarkodina oldhamensis* ir *Phakelodus tenuis*, bei Oslo regiono formacijose stipriai sumažėja *Distomodus* genties atstovų gausa (Aldridge et al. 1993). Taip pat, Britanijos pjūviuose šiek tiek žemesniame lygyje išnyksta *Icriodella deflecta* ir *Kockelella abrupta* (Aldridge 1972). Be to, nagrinėjamo įvykio metu žymiai pasikeičia bentoso (brachiopodų, trilobitų) ir planktono (akritarchų) taksonominė sudėtis bei atskirų taksonų santykiniai dažniai (Aldridge et al. 1993; Cocks and Baarli 1982; Helbert et al. 1982; Thomsen and Baarli 1982). Tiriant Sandvika įvykį atitinkančių uolienų storymėse Makenzio kalnyne (Uolinių kalnų dalis Šiaurės Vakarų Kanadoje) matomus konodontų ir trilobitų stratigrafinius paplitimus, buvo nustatyta, kad apie 23 % šioms grupėms priklausančių taksonų išnyko šiame lygyje bei dar 47 % patyrė laikiną regioninį išnykimą (Chatterton et al. 1990). Dideli biotos pasikeitimai taipogi buvo akomponuoti būdingu primo-sekundo įvykiams skalūnų perėjimu į bioklastines klintis ir atitinkamu klimato būsenos perėjimu iš šaltos į karštą (Aldridge et al. 1993).

Kitas plačiai pripažintas ir turėjęs didžiausią per visą silūro periodą poveikį biotai buvo vėlyviausiojo landoverio ir pačios uenlokio pradžios (*Pterospathodus amorphognathoides* zonos pabaiga) Ireviken įvykis. Pirmą kartą atpažintas konodontų paleontologiniame metraštyje, šis įvykis yra geriausiai ištirtas Gotlando pjūviuose, pagal L. Jeppsson'o medžiagą (Jeppsson 1987; Jeppsson 1993; Jeppsson 1997). Remiantis globalaus masto duomenų baze, Jeppsson'as paskaičiavo, kad nagrinėjamo įvykio metu išliko tiksliai 12 rūšių iš 60, t.y. tiksliai apie 20 %! Tačiau, šis įvertis turi būti vertinamas kaip preliminarus, nes dar daug silūro periodo konodontų rūšių yra neaprašyta bei jų taksonomija nuolatos evoliucionuoja (Jeppsson 1997). Taip pat, reikia turėti omeny, kad geriausiai žinomos dažnos rūšys, kurios turėjo platų geografinį paplitimą, kuris kaip žinoma yra svarbus išmirimo riziką mažinantis veiksnys (Jablonski 1987). Taigi, šio sinchroninio konodontų išmirimo galia veikiausiai buvo dar didesnė.

Pagal decimetrų ir centimetrų tikslumo pavyzdžių paėmimu paremtą stratigrafinę analizę, buvo nustatyta, kad Ireviken įvykis vystėsi laiptiška forma pereinant per aštuonis įvykių horizontus (arba sinchroninių išnykimų impulsus), kurie dažniausiai literatūroje vadinami „datumais“ (Aldridge et al. 1993). Remiantis apskaičiuota tarpdatuminių laiko intervalų trukme, Jeppsson'as pateikė astronomiškai moduluojamą aplinkos degradacijos mechanizmą: kiekvienas toks intervalas apėmė apie 30 tūkst. metų, kas pagal apskaičiuotą atitinka žemės orbitos posvyrio kvaziperiodiškumą ilgį ankstyvajame silūre; po kiekvienos tokios klimatinės osciliacijos klimatas tapdavo vis karštesnis, o vandenynų apytaka vis lėtesnė. O remiantis tuo, kad konodontų išnykimai dažnai stebimi labai siauruose intervaluose ties „datumais“, patys epizodiški aplinkos degradacijos impulsai turėjo būti labai trumpi (nuo šimtų iki tūkstančių metų) (Jeppsson 1997).

Pastarųjų dviejų dešimtmečių bėgyje Ireviken įvykis buvo aptiktas kitoje Baltikos paleokontinento vietovėse (Estijoje, Lietuvoje (Brazauskas et al. 2004; Jeppsson and Männik 1993)) bei daugelyje kitų paleokontinentų ir paleotereinų (Jeppsson 1997; Männik et al. 2013; Molloy and Simpson 2012). Tie

tyrimai, kurie buvo pakankamai detalūs ir buvo paremti pakankamai didelių pavyzdžių analize (nuo kg iki kelių dešimčių kg) patvirtino laiptišką išmirimo pobūdį, su dar dviem arba trimis papildomais įvykių horizontais (Molloy and Simpson 2012). Taip pat, reikėtų pažymėti, kad Ireviken'o įvykis paveikė ne tik konodontus bet ir daugelį kitų jūrinės biotos grupių (Noble et al. 2012). Stiprų poveikį patyrė graptolitų klada, kuri pagal apskaičiavimus neteko apie 64 % rūšių (Melchin et al. 1998). Trilobitai irgi patyrė didelių netekčių. Pagal apskaičiavimus, įvykio metu išnyko apie 60 % jų rūšių (Jeppsson 1997). Aukštos rezoliucijos kiekybinės stratigrafijos chitinozų laikinio paplitimo Baltijos Silūro sedimentaciniame baseine tyrimas parodė, kad šiai organizmų grupei Ireviken'as turėjo didžiausią poveikį per visą silūro periodą, nes jo metu rūšių lygio įvairovė apytiksliai sumažėjo 50 % (Paluveer et al. 2014). Baltijos paleokontinento polichetai (skolekodontai), pagal preliminarinius apskaičiavimus, neteko apie 20 % genčių lygio įvairovės, dėka išmirimų ir vietinių bei laikinų išnykimų (Eriksson 2006). Nors žinios apie polichetų evoliuciją bei jų rūšių pasiskirstymą ir bendrijų sandarą yra pradinėse tyrimų stadijose, Ireviken'o įvykio poveikis paleobendrijų sandarai yra akivaizdus (Tonarová et al. 2013). Tuo tarpu, kaip rodo Gotlando medžiagos tyrimai, mikrop planktonas buvo paveiktas kur kas mažiau, tik 18 % (12 iš 72) rūšių dingo iš pjūvių dėl išmirimų arba laikinų išnykimų (Gelsthorpe 2004). Panašiai mažai paveikti buvo ir brachiopodai (Lehnert et al. 2010). Paskutiniuosiuose dviem grupėms Ireviken'o įvykis buvo labiau panašus į „apyvartos impulso“ makroevoliucinį reiškinį (*sensu* (Vrba 1992)), nei į tikrąjį masinį išmirimą, nes pasibaigus jam sumoje palinomorfų įvairovė netgi padidėjo (Gelsthorpe 2004).

Remiantis matomu išnykimo šansų pasiskirstymu, akivaizdu, kad skirtingos taksonominės ir ekologinės grupės buvo paveiktos nevienodai. Šią išvadą palaiko ir skirtingų grupių gausos pokyčių tyrimas Estijos pjūviuose, kuris parodė, kad gausumas smarkiausiai ir visų pirma sumažėjo konodontų grupėje (Hints et al. 2006). Taip pat, reikėtų paminėti, kad Irevikeno išmirimo metu įvykusi biotinė perturbacija taipogi atspindėjo ir biogeocheminiuose anglies cikluose. Aukščiau slūgsančios (poišmiriminės) uolienos pasižymėjo

kur kas didesnėmis $\delta^{13}\text{C}$ reikšmėmis. Gotlando atodangose, Ireviken įvykio sluoksniuose, minėtojo parametro reikšmės padidėjo nuo tuo metu foninių 1,4 ‰ netgi iki 4,5 ‰ (Munnecke et al. 2003). O maksimalios reikšmės siekiančios 6,6 ‰ buvo pasiektos Storøya vietovėje (Oslo regione) (Kaljo et al. 2004).

Kitas bioįvykius - Boge, kuris sekė po Ireviken'o įvykio ir pasireiškė viduriniajame šeinvudyje viršutinėje *Kockelella patula* konodontų zonos dalyje, kai išnyksta ši zoninė rūšis (Jeppsson 1998). Minėtas įvykis irgi priskirtinas prie primo-sekundo įvykių tipo. Boge įvykis išsivystė tuo metu, kai esant aukštam eustatiniam (globaliam) jūros lygiui įvyko staigus trumpalaikis jūros lygio kritimas (Johnson 2006). Šis įvykis nepasižymėjo didele galia, be minėtos *Kockelella patula* rūšies, kitame (iš dviejų atpažintų) „datume“ išnyksta antra konodontų rūšis *Kockelella waliseri*. Manoma, remiantis tuo, kad šie išmirimo impulsai vienas nuo kito buvo nutolę per 30 tūkst. metų, jie irgi buvo susiję su periodine aukštų platumų klimato moduliacija, keičiantis žemės orbitos pasvirimui. Bendrai, pagal poveikį biotai – tai buvo nežymus įvykis (Jeppsson 1998; Jeppsson et al. 1995).

Po Boge bioįvykio sekė Valeviken'o primo-sekundo įvykis, kuris stratigrafiškai daugmaž atitinka šeivundžio-homerio ribą venlokyje (Jeppsson 1998). Jis prasidėjo nuo laikino kelių konodontų rūšių (*Kockelella ortus ortus* ir *Panderodus recurvatus*) išnykimo Baltijos sedimentaciniame baseine. Įdomu yra tai, kad šio įvykio metu taipogi regioniška išnyko anksčiau (kaip ir vėliau) plačiai aplinkos gradiento atžvilgiu paplitusi konodontų rūšis *Wurmiella excavata*, bei, besibaigiant įvykiui, į baseiną pateko ir toliau egzistavo forma su daug tiesesniais elementais (Jeppsson et al. 1995). Taigi, šio (kaip ir Boge) įvykio poveikis buvo santykinai nedidelis ir, remiantis konodontų geografinio ir laikinio pasiskirstymo įrodymais, turėjo pereinamąjį poveikį su nedidelėmis makroevoliucinėmis pasekmėmis. Kaip viena iš galimų to priežasčių gali būti tai, kad konodontų faunos vėlyvajame šeinvudyje jau buvo ganėtinai nuskurdintos prieš tai buvusių įvykių (ir ypač Ireviken'o) (Jeppsson et al. 1995). Netgi esant išmirimo stresui, kuris galėtų išnaikinti ke-

liolika procentų rūšių, esant vos kelioms rūšims yra visai tikėtina, kad per atsitiktinumą nei viena iš jų neišnyks (ir tokiu būdu nepaliks statistinio išmirimo pėdsako). Be to, jei kiekvieno įvykio metu atsikartojo panašios stresinės sąlygos, ankstesnių įvykių dėka galėjo suveikti rūšių atranka požymiams, kurie buvo naudingi rūšių išlikimui masinių išmirimų metu. Valeviken'o įvykis išsamiai aprašytas tikrai Gotlando pjūviuose, tačiau jis taipogi atsekamas ir Didžiojoje Britanijoje bei JAV – Nevados valstijoje (Berry 1998; Jeppsson 1998).

Viršutiniame uenlokyje, remiantis žymiais litologiniais pokyčiais bei dideliais biotiniais pokyčiais, išskiriamas sekundo-sekundo tipo Mulde įvykis ir su juo susijusi bei šiek tiek vėliau išsivysčius $\delta^{13}\text{C}$ teigiama anomalija (Calner 2008; Jeppsson et al. 1995). Mulde's biotinis įvykis buvo vienas iš dviejų (kartu su Ireviken'u) išmirimų epizodų, turėjusiu didžiausią poveikį jūrinių organizmų rūšinei įvairovei per visą silūro periodą, tačiau kitaip nei Ireviken'o atveju šis įvykis išsivystė per du išnykimų lygmenis arba „datumus“ (Jeppsson and Calner 2002). Šio įvykio metu labiausiai nukentėjo planktoniniai graptolitai. Minėta klada, pagal globalias įvairovės suvestines, patyrė 95 % rūšių decimaciją (Lenz and Kozłowska-Dawidziuk 2002; Porębska et al. 2004). Taip pat viena ypač gausi išnykimo laikotarpį atitinkančiuose sluoksniuose aptinkama graptolitų rūšis *Pristiograptus parvus* (iš *Pristiograptus „dubius“* filogenetinės linijos (Urbanek et al. 2012)) patyrė staigų filetinį dydžio sumažėjimą, kuris vėliau buvo pastebėtas ir kituose išnykimų laikotarpiuose bei pakrikštytas „liliputo efektu“ (Urbanek 1993). Didelį įvairovės bei individų gausos sumažėjimą, remiantis Baltijos sedimentacinio baseino pjūvių medžiaga, taipogi patyrė ir chitinozoidai (Paluveer et al. 2014; Porębska et al. 2004). Taip pat Arktinės Kanados pjūviuose (Cornwallis sala) yra uždokumentuoti masinio mirtingumo atvejai tarp nautiloidų, kurie atsispindi kaip masinės jų kapavietės (Lenz et al. 2006), kas nurodo į epizodinius aplinkos fiziologinio streso impulsus Mulde išmirimo įvykio metu. Tuo tarpu, remiantis Gotlando medžiaga, konodontai patyrė daugiausiai laikinus vietinius išnykimus – ekstirpacijas (pvz. *Panderodus serratus* ir *Panderodus greenlandensis*

po kelių šimtų tūkstančių metų vėl įsitvirtino baseine) su keliomis amžino išnykimo išimtimis (*Walliserodus* gentis visiškai išnyko iš Gotlando pjūvių bei globaliai išnyko *Ozarkodina sagita sagita*) (Jeppsson et al. 1995). Pasauliniu mastu Mulde įvykis yra vienas iš geriausiai ištirtų geobiolioginių silūro periodo epizodų. Ši Žemės sistemos perturbacija buvo susijusi su staigiu atšalimu (yra netgi pasiūlytas „Gannarve apledėjimo“ terminas (Jeppsson and Calner 2002)) bei žymiu globalaus jūros lygio kritimu atsispindinčiu litologinėse sukcesijose, po kurio vėliau sekė ženklus $\delta^{13}\text{C}$ rodiklio karbonatuose reikšmių padidėjimas, kuris Gotlande siekė maksimalias 3,20 ‰ reikšmes (Lietuvoje 1,47 ‰ (Viduklės-61 gręžinyje), Coal Canyon (Nevada, JAV) 2,48 ‰ (Cramer et al. 2006; Martma et al. 2005; Samtleben et al. 2000)). Viena iš labiausiai apibendrinančių darbų, skirtų integruotai Mulde bioįvykio analizei, buvo parodyta, kad patys išmirimų impulsai nebuvo tiesiogiai susiję su jūros lygio kritimu, bet labiau sukelti mitybinių medžiagų apyvartos (daugiausiai, prinešimo į vandenynus) sutrikimo (Jeppsson and Calner 2002).

Ludlovyje šiuo metu yra atpažinti du globalūs įvykiai. Pirmasis iš jų yra Linde primo-sekundo įvykis, kuris beje buvo vienas iš pirmųjų istoriškai atpažintų (Jeppsson 1983). Pagal L. Jeppsson'ą šis konodontų bendrijų pokyčių pagrindu išskirtas įvykis yra tapatus A. Urbanek'o „*leitwardinensis*“ įvykiui (žr. anksčiau tekste), išskirtam pagal graptolitų išnykimo epizodą (Jeppsson 1998). Linde įvykis stratigrafiškai atitinka perėjimą tarp *Kockelella variabilis variabilis* ir *Ancoradella ploeckensis* konodontų zonų vėlyvojo gorsčio laikotarpyje Gotlando pjūviuose (Jeppsson and Aldrigde 2000). Remiantis paleogeografinėmis rekonstrukcijomis, nagrinėjamas įvykis išsivystė krentančio jūros lygio sąlygomis (Johnson 2006). Remiantis vienu chemostratigrafiniu tyrimu, Linde įvykio metu, kaip ir Ireviken'o ir Mulde's intervaluose įvyko teigiamas (nors ir ne toks didelis) stabilų anglies izotopų ekskursas su maksimaliomis reikšmėmis siekiančiomis 0,91 ‰ (Samtleben et al. 2000). Kol kas šis įvykis gerai ištirtas tik tai Gotlando pjūviuose, Linde vietovėje (Jeppsson 1998).

Antrasis bei kur kas galingesnis ludlovio biosferinis įvykis buvo Lau,

kuris taipogi, kaip ir dauguma kitų silūro įvykių, priskiriamas prie primosekundo klasės (Jeppsson and Aldridge 2000). Jis buvo išskirtas tiriant konodontų makroevoliucinius ir paleoekologinius gausumo pasikeitimus (Jeppsson 1990). Taipogi, šis bioįvykis buvo nepriklausomai atpažintas keleto tyrėjų, dirbančių su skirtingomis faunos grupėmis skirtingose pasaulio dalyse: pvz. Australijos pļūviuose jis buvo pavadintas „pentameridų įvykiu“, nustatytu pagal brachiopodų rūšinį nuskurdėjimą (Talent et al. 1993), jau minētu „*kozłowskii* įvykiu“, kuris nužymėjo stambų graptolitų išnykimų epizodą Baltijos sedimentaciniame baseine bei kitose pasaulio dalyse (Urbanek 1993), arba „*Cardiolla* įvykiu“ pagal dvigeldžių moliuskų bendrijų pasikeitimus Karniškųjų Alpių pļūviuose (Schönlaub 1986). Be to, vėlesni tyrimai parodė, kad Lau įvykio metu buvo paveikti ne tik konodontai bet ir visi kiti stuburiniai, kurie patyrė didelį rūšinį nuskurdinimą bei radikalią jų bendrijų taksonominių dominantų pertvarką (Eriksson et al. 2009). Taigi, šio įvykio globalumas bei politaksonominis poveikis nekelia jokių abejonių. Stratigrafiškai Lau įvykis prasideda šiek tiek žemiau *Polygnathoides siluricus* konodontų zoninės rūšies paskutiniojo pasirodymo (išnykimo) bei užsibaigia arti *Ozarkodina snajdri*, kitos konodontų zoninės rūšies pirmojo pasirodymo (rūšiadaros arba imigracijos į Baltijos sedimentacinį baseiną) (Calner 2008). Pagal Jeppsson'o poveikio galingumo skalę, silūro periode Lau įvykis pasižymėjo didžiausiu poveikiu biotai, sulyginamu pagal savo galią su Ireviken'o ir Mulde's įvykiais (Jeppsson 1998). Lau įvykis taipogi pasižymi viena išskirtine savybe – jo metu įvyko didžiausias per visą fanerozojaus eoną $\delta^{13}\text{C}$ stabilųjų anglies izotopų ekskursas (Calner et al. 2012). Australijos pļūviuose maksimalios $\delta^{13}\text{C}$ reikšmės siekia netgi 12 ‰ (Andrew et al. 1994); Pietinės Švedijos pļūviuose 11,2 ‰ (Samtleben et al. 2000); Lietuvoje (Viduklės-61 pļūvyje) 8,17 ‰ (Martma et al. 2005); bei Bohemijos masyve 8 ‰ (Lehnert et al. 2007b). Šio išmirimo epizodo metu įvyko labai didelė jūros lygio regresija, kurios tikėtina priežastis – masyvi kontinentinių ledynų akumuliacija, į kurios galimumą nurodo brachiopodų ir konodontų stabilų deguonies izotopų santykių $\delta^{18}\text{O}$ analizės (Lehnert et al. 2007a). Reikėtų pažymėti dar ir tai, kad Lau įvykio metu stip-

riai išsiplėtė taip vadinamos anachronistinės (nebūdingos laikmečiui) facijos, tokios kaip plokščių priekrantės apvalainukų sankaupos, arba gausūs mikrobiolitalai (onkolitalai, stromatolitalai ir kt.), kurie, kaip manoma, išsiplėtė dėl gyvūnų bioturbacinės veiklos (arba infaunalizacijos) nunykimu (Calner 2005). Fannerozojaus eone mikrobiolitalai dažniausiai pasitaiko stresiniuose geologiniuose intervaluose dėl to, kad jų metu sumažėja gyvūnų įvairovė, kiekis bei poveikis geologinei aplinkai, ypač po didžiųjų masinių išmirimų, tokių kaip permotriaso išmirimas (Pruss et al. 2004). Taigi, pagal aplinkos pokyčių mastą Lau įvykis stovi greta „didžiojo išmirimų penketo“, nors jo poveikis taksonominei įvairovei ir buvo žymiai mažesnis.

Riboje tarp ludlovio ir pržidolio yra išskirtas taip vadinamas Klev'o sekundo-primo įvykis. Šio įvykio pradžia daugmaž sutampa su zoninės konodontų rūšies *Ozarkodina crista* išmirimu, kuris yra fiksuotas tame pačiame stratigrafiniame lygmenyje Gotlande ir Lietuvoje (Brazauskas 1989; Jeppsson 1998). Estijos pajūviuose Klev įvykio identifikavimui naudoja šiek tiek vėlesnę *Ozarkodina snajdri parasnajdri* išmirimo lygį, bei santykinai nedidelės amplitudės apatinio pržidolio stabilizacijų $\delta^{13}\text{C}$ anglies izotopų teigiamą ekskursą (Kaljo et al. 2003). Tuo tarpu Bohemijos pajūviuose *Ozarkodina crista* zoninė rūšis egzistuoja kur kas plačiau laike ir pereina į pržidolio epochą, kas gal būtų nurodo į Klev įvykio regioninį bei santykinai nedidelį poveikį (nors duotos ribos laiką atitinkančių nuogulų nėra aptikta – taigi, šiame regione Klev'o įvykio efektai gali būti paslėpti paleontologinio metraščio nepilnumo) (Slavik and Carls 2012). Iš kitos pusės, į platesnį įvykio poveikio mastą nurodo graptolitų tyrėjai, kurie tame pačiame intervale išskyrė taip vadinamą „*Monograptus spineus* įvykį“, kurio metu išnyko daugelis specializuotų graptolitų rūšių, kurios vėliau buvo pakeistos naujai imigravusių formų palikuonimis (Koren 1993; Urbanek 1995).

Pačioje silūro pabaigoje ir pačioje devono periodo pradžioje yra išskiriamas Klonk sukundo-neįvardintas įvykis (Jeppsson 1998). Šis įvykis atitinka viršutinę *Oulodus elegans detorta* konodontų zonos dalį bei atsispindi konodontų bendrijose (stratotipiniuose silūro/devono ribos Klonk pajūviuose, Čeki-

joje) *Wurmiella excavata* dominavimu (Jeppsson 1988; Jeppsson 1998). Į staigius ir negrįžtamus pokyčius nurodo Vakarų Teksaso (JAV) pjūvių medžiaga, kurioje buvo pastebėta, kad gausi viršutinio pržidolio konodontų *Oulodus elegans detorta* zonos fauna (su *Belodella*, *Panderodus* ir *Dapsilodu* gentimis) staigiai išnyksta bei yra pakeičiama taksonomiškai nediagnozuojama kūginių konodontų fauna bei dažnesniais *Ozarkodina remscheidensis* radiniais (Meyer et al. 2001). Be to, kad šiame laiko intervale įvyko žymi konodontų rūšinė apyvarta, jis taipogi pasižymėjo globaliu daugiataksoniu poveikiu. Lietuviškuose pjūviuose silūro-devono riboje yra uždokumentuotas radikalus regioninės akantodų biotos taksonominės sudėties pokytis (Valiukevičius 2006). Klonk įvykį atitinkančiuose sluoksniuose, Bohemijos pjūviuose, buvo nustatyti anomaliai dideli galvakojų moliuskų išnykimo greičiai bei ypač maži rūšiadarų greičiai, kas nurodo į tuo metu buvusį masinio išmirimo impulsą, kuris buvo ekologiškai selektyvus prieš bentosinius didelius kiaušinius brandinančius ir ilgą inkubacijos periodą turinčius nautiloidus (Manda and Frýda 2010). Silūro-devono biotinio įvykio tikslios priežastys dar nėra žinomos, tačiau kaip ir daugelio kitų silūro įvykių atveju, jis buvo asocijuotas su didele teigiama stabilizacijos anglies izotopų santykio anomalija (Podolijos pjūviuose iki 4 ‰, o Šiaurės Amerikoje net iki 5 ‰), kuri veikiausiai buvo sukelta didelio atšalimo ir jūros lygio kritimo bei okeanografinės cirkuliacijos pasikeitimo (Małkowski et al. 2009). Taip pat, tikėtina, kad nemažą vaidmenį biosferos destabilizavime turėjo ir neseniai identifikuota pržidolio periodo pabaigoje dominavusi „superšiltnamio“ klimatinė būsena (Lehnert et al. 2013).

Apžvelgti bioįvykiai veikiausiai nėra vienintelės stambios biotinės perturbacijos, įvykusios silūro periode. Pržidolio epocha yra nepakankamai gerai ištirta globaliu mastu (Lehnert et al. 2013), be Klev'o ir Klonk'o įvykių taip pat gali būti, kad šiame laiko intervale buvo dar du įvykiai – vienas ankstyvajame pržidolyje, o kitas apytiksliai pržidolio epochos vidury (Jeppsson 1998). Taip pat mažu globaliu ištirtumu pasižymi ir silūro periodo pradžią nužymintis landoveris. Telyčio apačioje *Stimulograptus utilis* graptolitinėje sub-zonoje yra identifikuotas tikėtinas sekundo-primo įvykis, kurio metu įvyko žymus

graptolitų išnykimas, kaip manoma sukeltas globalaus jūros lygio kritimo ir apledėjimo išsivystymo (Jeppsson 1996; Loydell 1994). Šio įvykio svarbų poveikį konodontų biotai pagal Estijos pjūvių medžiagą, neseniai aprašė P. Männik'as. Jis suteikė šiai perturbacijai oficialų „Valgu įvykio“ (pagal Valgu kaimą) pavadinimą, bei nustatė, kad šis pokyčių impulsas, uždokumentuotas *Pterospathodus eopennatus* konodontų zonoje, susidėjo iš šešių datumų arba makroevoliucinių įvykių horizontų (Männik 2007; Männik 2008). Apie platesnį įvykio geografinį mastą nurodo ir neseniai Arktinėje Kanadoje atlikti tyrimai, kurie taipogi parodė, kad Valgu įvykio metu išsivystė stabilų anglies izotopų ekskursas, siekiantis maksimalias 3,2 ‰ reikšmes (Munnecke and Männik 2009). Be to, šio išmirimo epizodas yra atsekamas ir kitose Šiaurės Amerikos regionuose, kaip pvz. Niujorko valstijoje (JAV) (Sullivan et al. 2014). Tačiau, šio įvykio pilni (erdvinis ir filogenetinis) mastai dar nežinomi.

Šiuo metu vis dar neegzistuoja apibendrinančios teorijos, kuri galėtų numatyti ir paaiškinti bioįvykių konfigūracijos laike, jų periodiškumo arba kaip tik epizodiškumo, jų absoliučios galios (matuojant aplinkos pokyčių amplitudę, išmirimo ir rediversifikacijos intensyvumu ar ilgalaikių efektų biotai ir geologijai galia). Be to, nėra žinoma, koks yra endogeninių (Žemiškos kilmės) bei astrofizinių veiksnių poveikio santykis varomuosiuose įvykių mechanizmuose. Taip pat labai svarbus įvykių supratimui yra įprastinių epizodų, kurie sudaro atskaitos taškus anomalijų laikotarpių tyrimams, geresnis pažinimas. Pvz. šiuo metu neaišku ar išmirimų ir diversifikacijos greičiai sudaro kontinuumą bendrai palyginus visus įvykius bei ramesnius epizodus ar egzistuoja aplinkos veikimo režimų daugiamodalumas. Į šiuos klausimus atsakyti padės konodontais, kitomis organinio pasaulio grupėmis bei litologiniais ir stabiliais izotopais paremtos aukštos raiškos stratigrafinės skalės sukūrimas. Ypač aukštą chronologijos tikslumą galima pasiekti naudojantis kiekybinės biostratigrafijos metodais, kurių dėka, skaitiškai išsprendus pirmų ir paskutinių rūšių pasirodymų tvarką ir ją sukalibravus su „absoliučiais“ datavimais, galima sukurti iki ~ 50 tūkst. metų tikslumo biochronologines skales (Sadler 2004). Taip pat didelę reikšmę gali turėti šiuo metu paleozojaus erai nepakankamai

išvystyta ciklostratigrafija, kuri yra paremta periodinių astronominių insoliacijos pokyčių atspindžio geologiniuose procesuose paieška, naudojantis signalų teorijos pasiekimais. Kaip rodo paskutinių kelių dešimtmečių laiko skalių kūrimo pastangos, naudojant stabilų geologiniuose laiko masteliuose 405 tūkst. metų ilgio Žemės orbitos ekcentriciteto periodiškumą, galima padidinti kitais būdais surastų chronologijų tikslumą ir tokiu būdu įgauti kelių dešimčių tūkstančių metų raiškos laiko skales netgi labai nutolusiems nuo dabarties periodams (Hinnov 2013).

Šiame darbe, naudojant naujus ir literatūrinius duomenis iš Lietuvos pajūvių apie konodontus (jų taksonomiją ir dažnius bandiniuose), o taip pat apie kitus taksonus (graptolitus) bei kontekstinę informaciją (litologiją, geofiziką), yra pateikti patikslinimai ankstesnėms silūro biostratigrafinėms skalėms bei pateiktos pirmosios pasaulyje kiekybinės ciklostratigrafinės konodontų paleoekologinės dinamikos analizės, kurios leido geriau suprasti pasirinktų silūro periodo įvykių ir kitų laikotarpių chronologiją bei geologinių ir paleobiologinių pokyčių mechanizmus. Be to, šiame darbe atskleisti Ireviken bioįvykio konodontų išmirimo selektyvumo dėsningumai patvirtina svarbų okeanografinių atviro (gilaus) vandenyno perturbacijų ir mažą jūros lygio pokyčių vaidmenį šiame radikalių aplinkos pokyčių epizode.

1.2. Makroevoliuciniai ir makroekologiniai paleontologinio metraščio tyrimai

Evoliucijos teoretikai dažniausiai apibrėžia evoliucijos procesą kaip „genų dažnių pokyčius populiacijose“. Tačiau, toks požiūris nors ir nėra neteisingas, yra nepilnas ir daugeliu atžvilgiu ribotas, nes nepaaiškina kitų hierarchinių lygmenų biologinėje organizacijoje vaidmens evoliucinėje dinamikoje (Eldredge 1985). Taigi, vien tiktai mikroevoliucinis genų įsitvirtinimo populiacijose modelis yra neadekvatus gyvybės istorijos supratimui, dėl to, kad remiantis šia prieiga ignoruojamas naujų filogenetinių linijų atsiradimas, jų išnykimas ir diferencijuotas išgyvenimas, kuris ir formuoja ilgalaikes evoliuci-

jos kryptis, keisdamas biotos taksonominę sudėtį (Williams 1992). Genai, kaip ir visi kiti gyvų organizmų atributai, patys yra evoliucijos proceso rezultatai ir be to jie nėra vieninteliai informacijos perdavimo tarp organizmų kartų agentai. Be jų egzistuoja ir hormoniniai ir kiti motininiai efektai gyvūnuose ir augaluose (epigenetika *sensu lato*), mokymasis pamėgdžiojant pas daugumą stuburinių, simbolinis perdavimas (pvz. kalba gentyje *Homo*) ir kt. (Bickerton 2009; Maynard Smith and Szathmáry 1998; Mousseau and Fox 1998). Kita silpnoji vieta „populiacinėje genetinėje“ prieigoje evoliucijos supratime yra ta, kad ji priima atrankos procesus, kaip išorinę nepriklausomą funkciją (Levins and Lewontin 1987). Tuo tarpu šiuo metu jau yra tvirtai žinoma, kad organizmai patys aktyviai keičia savo geologinę ir ekologinę aplinką (kartais adaptyviai, o kartais ir nenuspėjama linkme), ir tokiu būdu modifikuoja juos pačius (ir dar svarbiau – jų palikuonis) ateityje veiksiančius evoliucinius veiksnius – t.y. jie vykdo „ekosistemų inžineriją“ bei su ja susijusią „nišų konstrukciją“ (Erwin 2008). Pakeista aplinka išlieka per daugelį organizmų (ir netgi rūšių) kartų (kaip pvz. stabilesni globalūs deguonies ir fosforo ciklai, susidarę dėl gyvūnų bioturbacijos atsiradimo kambro periode, išliko iki šiol, praėjus daugiau nei pusei milijardo metų (Boyle et al. 2014)), tokiu būdu pakeisdama šių biologinių struktūrų tolimesnę evoliucinę eigą. Taigi, geologija yra tokia pati svarbi ir ne tik vedančioji (dažniausiai suprantama kaip nepriklausoma) bet ir interaktyvi komponentė evoliucijos teorijoje kaip ir genetika. Šio fakto supratimas savo ruožtu reikalauja geresnio biologinių ir geologinių procesų būdingųjų veikimo mastelių pažinimo norint sudaryti adekvačius, daugelį milijonų metų trunkančius pokyčius aprašančius modelius ir teorijas.

Svarbų vaidmenį kuriant hierarchinę prieigą turėjo generalizuotos „evoliucijos vienetai“ ir „atrankos lygmenų“ koncepcijos sukūrimas (Gould and Lloyd 1999; Lewontin 1970). R. Lewontin'as išgrynino Ch. Darwin'o argumentų logiką ir pateikė (aksiomines) sąlygas, kurias patenkinus, nagrinėjami vienetai jų populiacijoje (plačiąja ir hierarchine prasme (McShea and Brandon 2010)) gali patirti evoliuciją: 1) individai turi skirtis fenotipiniais bruožais, kurių dėka jie sąveikauja su aplinka; 2) skirtingi fenotipai turi turėti

nevienodas išgyvenimo tikimybės; 3) turi egzistuoti fenotipinių požymių paveldimumams tarp protėvių ir palikuonių (t.y. įgyti prisitaikymo skirtumai turi būti paveldimi) (Lewontin 1970). Kertinį vaidmenį išvystant hierarchinę evoliucijos teoriją turėjo N. Eldredge'o ir S. J. Gould'o pateikta „pertrauktų pusiausvyrų“ teorija, kuri teigė, kad didžioji dalis evoliucinių pokyčių įvyksta rūšiadarų metu, ir tai, kad dauguma rūšių egzistuoja milijonus metų trunkančiame morfologiniame sąstingyje arba stazėje (Eldredge and Gould 1972)[Šis pertrauktų pusiausvyrų evoliucinis dėsningumas (o taip pat atsitiktinio morfologinio klaidžiojimo pokyčių pobūdis) yra pati dažniausia vidurūšinių pokyčių moda, tarp visų gerai uždokumentuotų stratofenetinių laiko eilučių atvejų (Hunt 2007). Ilgalaikių anagenetinių morfologinių pokyčių trendai (klasikiniai „filetinio gradualizmo“ atvejai) irgi yra aptinkami, tačiau jie yra ganėtinai reti (Geary et al. 2010). Taip pat, pertrauktų pusiausvyrų dėsningumas yra stipriai palaikomas apjungtų populiacinių genetinių-ekologinių evoliucinės dinamikos modelių rezultatų, kurie nurodo, kad epizodiška divergencija susijusi su kladogenezės įvykiais turėtų dominuoti parapatrinė rūšiadarų metu (Gavrilets 2004)]. Šis atradimas privertė peržiūrėti ilgalaikių kryptingų pokyčių mechanizmus. Jeigu didžioji dalis pokyčių koncentruojasi ties kladogenezės įvykiais, bei daugumos kladogenezės įvykių metu vykstančių morfologinių pokyčių kryptys yra atsitiktinės ilgalaikių pokyčių atžvilgiu, tuomet už ilgalaikius trendus turi būti atsakingas aukštesnio hierarchinio lygio rūšių atrankos procesas, kuriam gali būti svarbūs visiškai kiti (organizmų ir kitų lygmenų) požymiai nei organizmų lygio natūraliajai atrankai (Stanley 1975). Rūšiadaros šiame reiškinyje yra matomos kaip „eksperimentavimo“ procesas, kuris yra panašus į mutacijas organizmų lygmenyje, o rūšių atranka bei „filogenetinis dreifas“ (atsitiktinis rūšiavimas aukštesniuose hierarchiniuose lygmenyse) yra pagrindiniai ilgalaikių morfologinių trendų mechanizmai (Stanley 1979; Stanley 1981). Aptarta koncepcinė pažanga evoliuciniuose paleobiologiniuose tyrimuose (kuri netgi pelnė „paleobiologinės mokslo revoliucijos“ vardą (Sepkoski and Ruse 2009)), paskatino evoliucijos teorijos pagrindų peržiūrėjimą bei makroevoliucijos kaip priežastinio (o ne epifenomenologinio) ir lygia-

gretaus mikroevoliucijai proceso pripažinimą (Gould 1980; Jablonski 2010).

Makroevoliucijos sąvoka pirmą kartą buvo panaudota aprašant ilgalaikius evoliucinius pokyčius J. Philiptschenko 1927 metais bei išpopuliarinta R. Goldschmidt'o 1940 metais, kuris taipogi argumentavo, kad mikro- ir makro- yra skirtingi evoliuciniai procesai (Hoffman 1989). Istoriskai taip susiklostė, kad makroevoliucijos terminas šiuo metu naudojamas apibūdinti daugeliui skirtingų koncepcijų. Tai gali būti neutrali sąvoka apibūdinanti ilgalaikę (geologiniuose laiko masteliuose vykstančią) konkrečios filogenetinės grupės arba visos gyvybės istoriją, įskaitant visus organizmų lygio arba rūšinės įvairovės pokyčius. Makroevoliucijos terminas šia prasme dažnai naudojamas paleobiologijoje (Marcot 2014; Peters et al. 2014), kaip ir neontologijoje (šiuolaikinių sistemų biologijoje) (Thézé et al. 2011). Kita makroevoliucijos termino prasmė gali būti: didelis pokytis, kuris atitinka naujo taksono, arba sandaros plano atsiradimą (Levinton 2001). Šia prasme makroevoliucija apibūdinama tiesiog kaip terminas, aprašantis didelės amplitudės morfologinę transformaciją. Tokiu būdu ji dažnai suprantama evoliucinėje vystymosi biologijoje (angl. evo-devo), kuri nagrinėja koku būdu vystymosi proceso perturbacijos nulemia esminius fenotipinius pokyčius (Sommer 2009). Pirmosios dvi makroevoliucijos prasmės yra aprašomojo pobūdžio. Jomis naudojantis mes suprantame makroevoliuciją tiesiog kaip dėsningumą. Tačiau, dėka to, kad per pastaruosius kelis dešimtmečius buvo geriau suprasta hierarchinė biologinių struktūrų sandara ir jos vaidmuo evoliucijoje, atsirado ir trečioji makroevoliucijos termino prasmė: makroevoliucija – tai „dėsningumas ir procesas kuris nulemia rūšių atsiradimą, išnykimą bei išlikimą“ (pagal (Lieberman and Eldredge 2014)). Šioje prieigoje (dar vadinamoje „taksonine“ (Eldredge 1979)) fokusiniai objektai yra rūšys, kurios nagrinėjamos kaip ontologiniai evoliuciniai individai apriboti laike ir erdvėje, o ne kaip abstrakčios reiškinių klasės (filosofinė prasme), tokios kaip auksas, stalas ar knyga (Eldredge 1985; Ghiselin 1974; Okasha 2006). Paskutinioji prasmė neapima visų evoliucinių pokyčių diskusijos (taip kaip tai daro pirmosios dvi prasmės). Taip yra dėl to, kad šioje prieigoje nenagrinėjamas diachroninis pačios hierarchinės sandaros

arba individualumo atsiradimas (pvz. kolonijinės struktūros išsivystymai (Simpson 2011)) ir išnykimas (pvz. „vėžio“ evoliucinės dinamikos pasekmės daugialąsčiams organizmams (Crespi and Summers 2005; Michor et al. 2004)) veikiant evoliucijai. Šie reiškiniai hierarchinėje evoliucijos teorijoje aptariami „didžiųjų perėjimų evoliucijoje“ ir „individualumo evoliucijos“ rubrikose (Buss 1987; Godfrey-Smith 2009; Maynard Smith and Szathmáry 1998). Tačiau, nors „makroevoliucija“ trečiaja prasme ir neapima visų evoliucijos pasekmių nagrinėjimo, ji įgauna preciziškumo, kuris reikalingas mechanistiniam evoliucijos proceso supratimui, vienu metu susitelkiant ties rūšių lygio procesais. Terminas „makroevoliucija“ šiame darbe yra naudojamas būtent paskutiniąja prasme.

Šiuo metu tampriai susijusi su makroevoliuciniais tyrimais santykinai nauja makroekologijos tyrimų programa. Makroekologijos koncepcija buvo sukurta XX a. pabaigoje dviejų teorinių ekologų - J. Brown'o ir B. Maurer'io, kaip savarankiška tyrimų sritis, kuri turėjo apjungti biogeografiją, paleobiologiją ir sistematiką, su dažniausiai mažuose laiko ir erdvės masteliuose veikiančius biologinius procesus nagrinėjančia ekologija, norint paaiškinti rūšių įvairovės struktūrą ir jos dinamiką (Brown 1995; Brown and Maurer 1989; Maurer 1999). Viena iš šio mokslo kūrėjų J. Brown'o makroekologija apibrėžiama kaip „neeksperimentinis, statistinis sąryšio tarp rūšių populiacijų dinamikos ir jų tarpusavio sąveikų... bei [rūšių] atsiradimo, išnykimo bei jų arealų išsiplėtimo ir susitraukimo... tyrimas“ (Brown 1995). Tokia prieiga yra būtina, dėl to, kad biologinę įvairovę formuojantys procesai stipriai priklauso nuo nagrinėjamo geografinio ir laiko mastelių. Pvz. egzistuoja kelių tipų rūšių skaičiaus priklausomybės nuo nagrinėjamos teritorijos ploto priklausomybės, kurios pasižymi skirtingais kreivių polinkiais – su stačiausiu polinkiu tarp skirtingo dydžio biogeografinių provincijų (nes šiame mastelyje dominuoja evoliuciniai (rūšiadarų ir išnykimų) rūšių skaičiaus kontrolės mechanizmai) ir nuožulniausiu tarp įvairaus didžio vietovių biogeografinių provincijų viduje (nes šiame mastelyje dominuoja beveik nevaržomos migracijos procesai) (p. 277 (Rosenzweig 1995)). Iš kitos pusės, netgi mažo masto eksperimentuose

arba stebėjimuose galima padaryti klaidingas išvadas dėl nepilno sąveikaujančių rūšių reprezentatyvumo. Seniai yra žinoma, kad dvi konkuruojančios rūšys (A ir B) negali egzistuoti toje pačioje nišoje, nes viena iš jų bus pašalinta („Gauze principas“), tačiau jei esamoje bendrijoje atsiranda trečia konkuruojanti dėl tų pačių resursų rūšis (C) ir galios santykiai tarp trijų rūšių yra netranzityvūs ($B > A$, $C > B$, $A > C$), tuomet jos visos trys gali egzistuoti neapibrėžtai ilgai (May and Leonard 1975). Be to, netranzityvumas irgi gali varijuoti savo būdinguosiuose erdvės masteliuose kas priklausomai nuo situacijos, gali pasireikšti kokybiškai skirtingais tarprūšinės konkurencijos rezultatais (pašalinimu arba koegzistavimu) (Laird and Schamp 2008). Taigi, eksperimentiniai trumpalaikiai, mažus plotus nagrinėjantys ekologiniai (ir evoliuciniai) tyrimai turi mažą aiškinamąją galią norint suprasti makroevoliucinius ir biogeografinius reiškinius.

Paleontologinė medžiaga, pagal savo prigimtį puikiai tinkama makroekologinių klausimų sprendimui. Pvz. paleontologinės ir neontologinės taksonų dažnių laiko eilutės iš prigimties atspindi skirtingus reiškinius. Šiuolaikinių organizmų laiko eilutės, kurios būna sukonstruotos vykdant populiacijų monitoringą, daugiausiai atspindi erdviškai lokalius procesus, tokius kaip pvz. vidurūšinė (vykstanti tarp tos pačios rūšies organizmų) konkurencija ar tarprūšinė plėšra. Tuo tarpu paleontologiniai pavyzdžiai pasižymi laiko suvidurkinimo efektais – taigi atspindi daugelio šimtmečių vidurkinę ekosistemos būseną, kuri yra apsprendžiama ilgalaikį poveikį turinčių regioninio masto (daugiausiai abiotinių) procesų. Netgi prieš plačiai įsitvirtinant makroekologijos koncepcijai, kai kurie paleontologai, norėdami pabrėžti minėtąją paleontologinės tyrimų medžiagos savybę, siūlė paleoekologijos mokslą pervadinti į makroekologiją, pagal analogiją su makro- ir mikroevoliucija (Miller 1993). Šiame teiginyje slypi daug tiesos, tačiau paleoekologija tyrinėja ir autekologinius išnykusių organizmų aspektus (pvz. jų biomechanines galimybes), kurie nėra priskirtini prie statistinių didelio masto dėsningumų, kurie yra tiriami makroekologijos. Iš kitos pusės, makroekologinė informacija gali būti išgauta ir iš šiuolaikinių rūšių erdvinio, filogenetinio ir kitokio tipo pasiskirstymo.

Tiesiog paleontologinė fosilinių organizmų erdvinio ir laikinio pasiskirstymo informacija gali suteikti įžvalgas apie procesus, veikiančius platesniame laiko mastelių intervale.

Aštuntajame XX. a. dešimtmetyje išėjo keletas kertinių tyrimų (formuojant makroevoliucines ir makroekologines prieigas), kurie buvo paremti taip vadinamu MBL (akronimas nuo angl. „Marine Biology Laboratory“) modeliu (Huss 2009), kuris imitavo kladogenetinę ir filetinę evoliuciją kaip Markovinį taksonų „gimimo-mirties“ bei vidurūšinių pokyčių procesą, tokiu būdu pašalinant iš lygties atrankos vaidmenį ir testuojant tai, kaip atrodytų filogenijų geometrija ir fenotipų pasiskirstymas filogenijoje esant stochastinei makroevoliucijai (Raup and Gould 1974; Raup et al. 1973). Tokio tipo skaitmeniniai modeliai buvo įkvėpti pusiausvyros „salų biogeografijos“ teorijos atsiradimo teorinės ekologijos srityje (Sepkoski 2012), kuri modeliuoja biotos taksonominę sudėtį kaip stochastinį sąrankos procesą, valdomą „salos“ ploto, būdingųjų išmirimų ir imigracijos greičių, atstumo iki „kontinento“ o taip pat kontinentinio rūšių rezervuaro dydžio (MacArthur and Wilson 1967). Vienas iš svarbiausių ankstyvojo stochastinio makroevoliucijos modelio tyrimų rezultatų buvo – tai, kad stochastiškai sugeneruotų filogenijų įvairovės pokyčiai buvo labai panašūs į empiriškai aptiktus paleontologiniame metraštyje dėsningumus (Gould et al. 1977). Nors vėliau ir buvo parodyta, kad atliktos skaitmeninės modelio realizacijos turėjo neteisingą parametų parinkimą, lyginant su realiomis kladomis (Stanley et al. 1981), jis suteikė būdą filogenijų nulinių modelių kūrimui, bei paskatino naujų stochastine dinamika paremtų makroevoliucinių-makroekologinių teorijų, tokių kaip pvz. S. Hubbell'io „vienijanti neutralioji biodiversifikacijos ir biogeografijos“ teorija, atsiradimą (Bokma et al. 2014; Hubbell 2001; Hubbell 2005).

Atsitiktinumo, arba atvirkščiai, selektyvumo, vaidmens makroevoliucijoje klausimas yra centrinis pagal savo reikšmę biologijos moksle, nes jis paliečia galutinių priežasčių (*sensu* (Mayr 1961)) biologinių struktūrų atsiradime santykių bei evoliucijos proceso numatomumo laipsnio problemas. Yra keletas būdų, kaip mes galime surasti priežastinius ryšius tarp stebimos rūšių dife-

rencijuotos sėkmės bei faktorių, kurie ją nulėmė. Makroevoliucinių procesų būdingieji laiko masteliai dažniausiai apima intervalus nuo tūkstančių iki šimtų milijonų metų, todėl eksperimentinės manipuliacijos (struktūrų pašalinimas arba mutavimas, individų perkėlimas į nebūdingas aplinkas ir pan. (Pigliucci and Kaplan 2006)), kurios dažnai naudojamos organizminių struktūrų adaptacinėms hipotezėms tikrinti, šiame kontekste bus neefektyvios (pakeitus požymių būsenas rūšyse mums neužteks laiko tam, kad pamatytume kokias pasekmes tolimesniam rūšies išgyvenimui arba naujoms rūšiadaroms turės perturbacija). Tačiau, be tiesioginių eksperimentų, egzistuoja trys prieigos, paremtos stebėjimais ir modeliavimu, kurios kaip rodo praktika yra efektyvios makroevoliucijos pažinime. Tai yra 1) skaitmeninės analizės, kurių metu galima modeliuoti nagrinėjamų rūšių požymių reikšmę diversifikacijoje, žinant *a priori* galimas fizines tų požymių turėjimo pasekmes; 2) filogenetinės analizės, kurių dėka mes galime identifikuoti, kokia eiga vyko požymių pasikeitimai, bei kokios buvo požymių istorinės asociacijos su įvairiais aplinkos režimais, bei kaip tos požymių-aplinkos asociacijos nulėmė makroevoliucinę kladų išsišakojimo eigą; 3) statistinės vienmatės ir daugiamatės regresinės analizės, kurių dėka mes galime palyginti požymių asociacijas su uždokumentuotomis rūšiadaromis bei išnykimais (modifikuota pagal (Pigliucci and Kaplan 2006)). Taipogi, įmanomos visos išvardintų prieigų makroevoliucijos tyrimams kombinacijos, pvz. tiesioginis išmirimų selektyvumo modeliavimo rezultatas gali būti palygintas su empirinių duomenų daugiamatės statistinių analizių rezultatais (Bapst et al. 2012) [paskutinis iš pateiktų analizių tipas yra vadinamas „generalizuota paleontologinio metraščio skaitymo prieiga“ (Sepkoski 2012)].

Empiriniai paleontologiniai tyrimai, kurie rėmėsi trečiąją tyrimų strategija (statistiniu palyginimu), parodė, kad makroevoliucijos metu atsitiktinis rūšiavimas ir rūšių diversifikacijos selektyvumas turi savo būdinguosius besikaitaliojančius laikotarpius, kurie pasireiškia skirtingais evoliucijos režimais. Kertiniame tyrime D. Jablonski's, tirdamas kreidos periodo pabaigos pilvokų ir dvigeldžių moliuskų genčių ir rūšių kohortų išgyvenimo profilius, nusta-

tė, kad masinių išmirimų metu veikia kitokie selektyvumo veiksniai lyginant su įprastiniais laikotarpiais – pvz. masinių išmirimų metu nebuvo svarbu kokių lervų tipą (planktonotrofinį ar neplanktonotrofinį) turėjo nagrinėjamos gentys, bet pvz. buvo svarbus genčių geografinis paplitimas, nepriklausomai nuo to kokių paplitimą turėjo jas sudarančios rūšys (taigi masiniai išmirimai nebuvo tiesiog įprastinių evoliucinių režimų suintensyvėjimo laikotarpiai) (Jablonski 1986a).

Bendru atveju, masiniai išmirimai buvo pripažinti, kaip atskira evoliucinių (ir geobiologinių) reiškinių klasė devintajame XX a. dešimtmetyje po eilės tarpdisciplininių atradimų, kurie pateikė stiprius įrodymus, kad vienas iš žinomiausių išmirimų įvykių – K-Pg (kreidos-paleogeno) ribos masinis išmirimas, buvo sukeltas globalaus masto katastrofinio įvykio – Žemės susidūrimo su asteroidu (Raup 1987a). Paleontologiniai įrodymai buvo paremti išmirimų intensyvumų apskaičiavimu (remiantis Sepkoski'o jūrinių organizmų šeimų traktatu), kurių dėka statistiškai buvo išskirti „penki didieji“ masiniai išmirimai (ordoviko-silūro, devono pabaigos, permo-triaso, triaso-juros, kreidos-paleogeno), šiuo metu sulaukiantys daugiausiai tyrimų dėmesio iš paleontologų (Raup and Sepkoski 1982). Tuo tarpu į astronominę išmirimo varomųjų mechanizmų prigimtį nurodė geocheminiai tauriųjų metalų (*Pt*, *Ir*) koncentracijų gilių aplinkų nuosėdose tyrimai, akomponuoti asteroidinių smūgių modeliavimo rezultatais, bei alternatyvių hipotezių paneigimu (Alvarez et al. 1980).

Nuo to laiko įvyko didelis progresas makroevoliucinių tyrimų lauke. Šiuo metu yra manoma, kad masiniai išmirimai yra heterogeniškas staigaus biologinės įvairovės sumažėjimų įvykių mišinys (Bambach 2006). Taipogi, remiantis jūrinių organizmų genčių stratigrafinių paplitimo intervalų skaitmenine analize ir modelių palyginimu, nustatyta, kad išmirimo įvykiai turėjo koncentruotis trumpuose impulsuose, o ne buvo atsitiktinai arba tolygiai pasiskirstę laike (Foote 2005). Tokiu būdu, masiniai išmirimai veikiausiai sudaro impulsinių koncentruotų makroevoliucinių įvykių galutinius intensyvumo spektro narius. Tačiau, remiantis įrodymais (pvz. anksčiau minėtas Jablonskio tyrimas) – intensyvumas yra ne vienintelis masinius išmirimus išski-

riantis makroevoliucinis bruožas (Foote et al. 2007).

Galutinės masinių išmirimų priežastys dažniausiai siejamos su giliaisiais Žemės geodinaminiais (mantijos konvekcijos) bei astrofiziniais (saulės sistemos ir galaktiniais) procesais, kurie savo ruožtu veikiausiai yra periodiškai laiko atžvilgiu pagal savo poveikio biotai stiprumą (Lieberman and Melott 2012; Melott and Bambach 2014; Raup and Sepkoski 1984). Manoma, kad šie mechanizmai nulemia vandenynų ir atmosferos būsenas, kurių pasikeitimai dažniausiai apsprendžia konkrečias išmirimų priežastis (McLaren 1986). Tačiau prieš keliolika metų buvo pateikta eilė teorijų, kurios aiškino masinius išmirimus kaip neišvengiamą vidinės struktūriškai nestabilios biosferos dinamikos pasekmę, kuri savo ruožtu pasižymėjo saviorganizuojančiu kritiniu elgesiu, kuris numato epizodišką ekosistemų kolapsą netgi nesant stiprioms išorinės (biotos atžvilgiu) perturbacijoms (Newman and Palmer 2003). Kaip rodo gausūs paleontologiniai ir neoekologiniai įrodymai, tokio tipo grynai vidinės ekologinės dinamikos nulemiami išmirimai yra labai mažai tikėtini (Plotnick and Sepkoski 2001). Nors pvz. egzistuoja įrodymai, kad regioninių ekosistemų struktūra (matuojant ją pagal šių ekosistemų trofinių tinklų topologiją) turėjo įtakos dinozaurų rūšių išgyvenamumui stiprių išorinių aplinkos perturbacijų metu jas nugesinant arba atvirkščiai skatinant neigiamus jų efektus, kaip tai atsitiko K-Pg masinio išmirimo metu (Mitchell et al. 2012).

Įmanomi masinių išmirimų mechanizmai neužsibaigia ką tik išvardintomis priežastimis. Ireviken'o įvykis, kurio savybės buvo aptartos ankstesniame skyrelyje, bei kuris yra nagrinėjamas šiame darbe (tiriamojame dalyje), sprendžiant iš L. Jeppsson'o pateikto aplinkos pokyčių modelio (Jeppsson 1997; Jeppsson 1998), buvo ketvirtojo (pagal galutines priežastis) tipo masinis išmirimas (2 pav.). Šio bioįvykio varomasis mechanizmas buvo saviorganizuojanti vandenynų-atmosferos-biotos-nuosėdų sistema su akcesorine periodinių Milankovičiaus klimato perturbacijų reikšme. Perėjimai tarp „primo“ ir „sekundo“ epizodų (arba kai kurių autorių vadinamų „humidinių“ ir „aridinių“ epizodų (Calner 2008)) įvykdavo esant greitiems kritiniams perėjimams, dėl staigaus CO_2 išlaisvinimo iš vandenynų (kurie „primo“ epizodų

metu būdavo persotinti šiomis dujomis), arba atvirkščiai dėl atmosferos nukurdirimo šiomis dujomis („sekundo“ epizodų metu), kas sukeldavo apledėjimus ir su jais susijusius vandenynų cirkuliacijos pokyčius. Jeigu šis modelis yra teisingas paaiškinant daugelio taksonų žūtį ankstyvajame silūre, tuomet pagrindinis veiksnys šiame biotos nunykimе buvo autonominė išorinių lakiųjų žemės sferų dinamika (o ne tektoniniai arba astroniminiai procesai). Tačiau, iki šiol paskutiniųjų veiksnių galima rolė nėra paneigta. Ireviken'o išmirimo metu, šiek tiek prieš jį ir po jo vyko dideli jūros lygio pasikeitimai (Loydell 2007), kurie galėjo būti nulemti tektoninių pokyčių. Taip pat prieš nagrinėja-

Egzogeninės	Endogeninės	
	„lakiųjų“ Žemės sluoksnių	Biosferinės
Astrofizikinės Artimų supernovų sproginiai Kometiniai ir asteroidiniai smūgiai Gama spindulių žybsniai	Saviorganizuojančios vandenynų - atmosferos - nuosėdų sąveikos nulemtos osciliacijos	Nesuderinamų ekologinių strategijų atsiradimo nulemtos krizės
Giliosios geodinaminės Superkontinentų susidarymas Trapinis magmatizmas Geomagnetinio lauko susilpnėjimas Batimetriniai ir vandenynų cirkuliacijos pokyčiai dėl plokščių tektoninių perturbacijų		Saviorganizuojantis kritinis evoliucinės ir ekologinės dinamikos elgesys

2 pav. Masinių išmirimų klasifikacija pagal jų galutinius (priežastingumo atžvilgiu (Mayr 1961)) mechanizmus (modifikuota ir papildyta, pagal (McLaren 1986)). Šiame sąrašе nurodyti „gryniesi“ mechanizmai, tačiau įmanomos (ir dažnai nagrinėjamos) įvairios šių varomųjų mechanizmų kombinacijos tyriant konkrečius masinius išmirimus. Astrofiziniai mechanizmai: artimų supernovų sproginiai (Schindewolf 1954); susidūrimai su stambiais kosminiais kūnais (asteroidais, kometomis) (Alvarez et al. 1980); artimi aukštos energijos gama spindulių žybsniai (Melott et al. 2004). Giliosios geodinaminės priežastys: epikontinentinių jūrų ploto sumažėjimas dėl superkontinento susidarymo, pakeičiant aplinkos laikomąją gebą rūšių skaičiaus atžvilgiu (Schopf 1974; Simberloff 1974); plokščių tektoninių procesų nulemti Žemės topografijos (ir batimetrijos) pokyčiai, kurie nulemia klimato ir vandenynų cirkuliacijos pokyčius (Sheehan 2001); mantijinių pliūmų sukeltas potvyninis (trapinis) magmatizmas (Kerr 1998; McLean 1985); globalaus geomagnetinio lauko susilpnėjimas, poliškumo reversijų metu (Raup 1985). Endogeninės biosferinės priežastys: nesuderinamų ekologinių strategijų iševoliucionavimas tampriai susijusioje biotoje (Kalandadze and Rautian 1993); ekologinių sąveikų saviorganizuojantis kritinis elgesys – t.y. prigimtinis biosferos dinamikos struktūrinis nestabilumas (Solé et al. 1999). Endogeninės „lakiųjų“ žemės sluoksnių priežastys: atmosferos, biosferos ir hidrosferos saviorganizuojantis elgesys, pasižymintis klimato ir vandenynų cirkuliacijos būsenų pokyčių autosvyravimais (Jeppsson 1997).

mą išmirimą įvyko didelis ir greitas klimato atšilimas, be to prieš prasidedant Šeinvudžio apledėjimui klimatas buvo labai nestabilus (Lehnert et al. 2010). Paskutiniai iš pateiktų faktų yra kongruentiški su L. Jeppsson'o saviorganizuojančiu „primo-sekundo“ būsenų kaitos modeliu, kuris numato nestabilumo laikotarpius, perėjimuose tarp skirtingų vandenynų konvekcijos modų.

Kaip ir daugelis kitų masinių išmirimų Ireviken įvykis gali būti priskirtas prie „preso-impulso“ tipo išmirimo. Pagal šią išmirimo teoriją, ilgalaikis buveinių nykimas dėl klimatinių arba kitokių aplinkos pokyčių yra sustiprinamas staigių perturbacijų, į ką nurodo stipriausių masinių išmirimų vienalaikė asociacija su potvyniniu (trapiniu) vulkanizmu ir asteroidiniais smūgiais, nors atskirai šie veiksniai turėjo mažai įtakos išmirimo intensyvumo padidėjimams (Arens and West 2008). Ireviken'o įvykis pagal įverčius buvo ganėtinai trumpas geologiniuose laiko masteliuose (iki kelių šimtų tūkstančių metų trukmės) bet ilgas ekologiniuose laiko masteliuose. Tačiau, patys impulsiniai pokyčiai arba „datumai“ įvykdavo ganėtinai greitai (šimtmečių bėgyje) (Jeppsson 1997), kas nurodo į kompozitinį Ireviken'o išmirimo mechanizmą: visų pirma keičiantis klimatui, lėtai nyko buveinės, bei tuo pat metu epizodiškai įvykdavo ekosistemų produktyvumo kolapsai, kurie ir suduodavo „galutinį smūgį“ nualintoms ir fragmentuotoms rūšims.

Pačių didžiausių masinių išmirimų metu („didžiojo penketo“) prisitaikymo skirtumai organizmų arba rūšių lygyje turi kur kas mažesnę reikšmę nei „foninės“ makroevoliucijos metu – šių masinių išmirimų metu dominuoja stochastiškumas taksonų išgyvenime (Benton 1996; Raup 1992). Netgi tuo atveju, kuomet tam tikri požymiai stipriai asocijuojasi su rūšių išlikimu, jie dažniausiai nebūna susiję su didesne sėkme įprastiniuose laikotarpiuose ir iševoliucionuoja dėl kitų adaptacinių priežasčių. Vienas iš pavyzdžių galėtų būti planktoniniai diatominiai dumbliai, kurie K-Pg masinio išmirimo metu nukentėjo kur kas mažiau nei pvz. foraminiferai. Kaip manoma, pagrindinis jų išlikimą apsprendęs veiksnys buvo jų gebėjimas ilgai anabiozei (Kitchell et al. 1986), kuri įprastiniuose laikotarpiuose yra susijusi su periodiniu apvelingu vandenynuose, kai jam prasidėjus diatominiai dumbliai išgauna iš didelių gy-

lių kylančio vandens ištirpusį opalą savo kiautelių statybai. Taigi, didžiųjų masinių išmirimų metu dominuoja atsitiktinis ir/arba šalutinio efekto išgyvenimas (Gould 2002).

Masiniai išmirimai pasižymi ne tik tuo, kad jiems įvykus sumažėja biologinė įvairovė, bet ir tuo, kad pasikeičia dominuojantys organizmai, ekosistemų struktūra ir bendrai geobiologinių procesų eiga. K-Pg masinio išmirimo metu kartu su nepaukštiškais dinozaurais nukentėjo ir daugybė kitų filogenetinių grupių. Kai kurios iš jų buvo kertiniai komponentai globaliuose biogeocheminiuose cikluose (pvz. anglies). Dėka to, kad stratigrafinėje riboje išnyko didžioji dalis kalcifikuojančio planktono (apie 90 %), o likusios rūšys irgi patyrė masinį individų mirtingumą, staigiai sumažėjo karbonatinio dumblo produkcijos greičiai. Pagal apskaičiavimus, normalus planktono produktyvumas ir ištirpusių karbonatų nusodinimas atsistatė praėjus netgi 50 tūkst. metų (Hsü et al. 1982). Kito Tr-J masinio išmirimo metu stipriai nukentėjo rifinės ekosistemos, o patys rifai ankstyvojoje juroje po šio įvykio nesugebėjo pilnai atsistatyti ir buvo ypač reti (Erwin 2001). Turint omeny tai, kad rifai yra svarbiausias ekosistemų tipas generuojant naujus taksonus ir bendrai biologines inovacijas (Kieessling et al. 2010), jų beveik visiškas išnykimas turėjo struktūriškai paveikti biosferos evoliucinį įvairovės generavimo potencialą.

Masiniai išmirimai taipogi paveikė gyvūnų sąveikų su substratu pobūdį. Galingiausiojo per visą istoriją P-Tr masinio išmirimo metu sumažėjo fosilinių pėdsakų įvairovė bei jų dažnis. Labiausiai nukentėjo elgesio tipai, kurių dėka atsiranda pėdsakai asocijuoti su giliuoju dumblo rausimu (pvz. *Thalassinoides*) – jie taipogi atsistatė vėliausiai (Donovan 2009; Twitchett and Barras 2004). Manoma, kad toks diferencijuotas masinio išmirimo poveikis elgesiui susijusiam su endobentosine veikla (rausimo, nuosėdų paviršių skabymo maistui) buvo susijęs su vėliau buvusiu ir netgi iki mažų gylių išplitusia vandenynų anoksija (Twitchett and Wignall 1996). Nors ir kol kas nepakankamai ištirta, tačiau toks tam tikrų elgesio tipų laikinas išnykimas ankstyvajame triase turėjo turėti galingų pasekmių globaliam anglies ir sieros ciklui. Endobentosinė veikla sukelia viršutinio nuosėdų sluoksnio aeraciją, organinių junginių

bei piritu oksidaciją, kas savo ruožtu mažina S ir C geologinio laidojimo greičius bei praturtina jų oksidais vandenynus (Canfield and Farquhar 2009). Taigi, P-Tr masinio išmirimo metu ir po jo buvusios kelis milijonus metų daugia-
laščiams nesvetingos aplinkos sąlygos vandenynų dugne, nulėmė organizmų elgesio pasikeitimus, kurie, savo ruožtu grįžtamam ryšiu turėjo paveikti nuosėdų formavimosi bei klimatinį procesus.

Kaip rodo jūrinių gyvūnų genčių atsiradimų ir išnykimų dinamikos statistiniai tyrimai, po masinių išmirimų atsiradusios gentys turėjo kur kas didesnę geografinį paplitimą ir su juo susijusią ilgesnę trukmę nei tos, kurios atsirado kitų laikotarpių metu. Tačiau, šis dėsningumas buvo pastebėtas tikrai po paleozoinėje biotoje, kas parodo, kad P-Tr masinis išmirimas iš esmės pakeitė makroevoliucinės dinamikos stilių (Miller and Foote 2003). Panašus dėsningumas buvo aptiktas A. Markov'o, kuris parodė, kad po trijų masinių išmirimų (ordoviko-silūro, permo-triaso ir kreidos-paleogeno) šuoliškai padidėdavo vėliau atsirandančių genčių vidutinė trukmė (Markov 2001). Vienas iš galimų makroevoliucijos dinaminio būsenų pasikeitimo mechanizmų galėjo būti ekosistemų struktūros pokyčiai. Šie pokyčiai atspindėjo santykinį rūšių dažnių bendrijose tipinių pasiskirstymų pasikeitimą. Iki permo-triaso masinio išmirimo ekosistemose santykiniai rūšių dažniai pasiskirstydavo pagal geometrinį dėsnį, tuo tarpu po to kai įvyko šis masinis išmirimas, pradėjo dominuoti ekosistemos, kuriose santykiniai rūšių dažniai dažniausiai pasiskirstydavo pagal log-normalųjį arba Zipf'o dėsnį (Wagner et al. 2006). Po-paleozoinės ekosistemos tokiu būdu tapo sudėtingesnės nei ankstesni jų analogai, nes retos rūšys gyvenančios ekosistemose apibūdinamose log-normaliuoju arba Zipf'o dėsniais yra santykinai dažnesnės – taigi, tokiose ekosistemose būdavo mažiau dominantų ir jos būdavo stipriau reguliuojamos nuo tankio priklausomų procesų (plėšros, parazitizmo ir pan.) (Wagner et al. 2006). Taip pat svarbus veiksnys trukmės padidėjimui buvo lokali (alfa) įvairovės padidėjimas ekosistemose. Kaip rodo globalių duomenų bazių tyrimai, ekosistemų sudėtingumas (matuojant rūšių skaičiumi) teigiamai asocijuojasi su jose egzistuojančių genčių trukme (Markov 2009). Dar vienas mechanizmas, kurio dėka galėjo

pailgėti vidutinė taksonų trukmė įvykus masiniams išmirimas – tai diferencijuotas „lakiųjų kladų“ išnykimas (t.y. tų taksonų, kurie pasižymėjo dideliais diversifikacijos ir išnykimo greičiais, ko rezultate jų įvairovės kreivės buvo „šoklesnės“). Dažniausiai naujų taksonų atsiradimo ir išmirimo greičiai yra koreliuoti, tačiau esant dideliems santykiniams išmirimo greičiams klada gali greičiau pasiekti nulinės įvairovės lygį, kuris yra absorbuojantis sluoksnis (t.y. jį pasiekus, grupė negrįžtamai išnyksta) (Lieberman and Melott 2013). Taigi, masiniai išmirimai (ypač didžiausieji) buvo biosferos taksonominės sandaros stabilumą tolimesnės evoliucijos atžvilgiu didinę veiksniai.

Masinių išmirimų efektai atspindėjo ne tik bendroje biosferos taksonominėje sandaroje, bet ir palikdavo pėdsaką biogeografinėje įvairovės struktūroje ir regioniniame makroevoliucijos pobūdyje. Įvykdžius šiuolaikinių dvigeldžių genčių prieš-atradingo kreivių (taksonų egzistuojančių duotame laike akumuliacijos eigos laike kreivės) analizę, kuri parodo ar egzistuoja tam tikruose laikotarpiuose nukrypimai atsiradimo greičiuose nuo standartinio pastovių parametrų eksponentinės diversifikacijos modelio, buvo nustatyta, kad iškart po K-Pg masinio išmirimo įvyko nuolatinis rūšiadaros greičių padidėjimas (Krug et al. 2009). Taipogi, šiame tyrime buvo nustatyta, kad didžiausią pokytį diversifikacijos greičiuose patyrė tropinėse biogeografinėse provincijose aptinkamos dvigeldžių gentys. Taigi, po K-Pg įvykio tropiniai regionai įgijo dar didesnę svarbą generuojant biologinę įvairovę. Masinio išmirimo poveikis turėjo būti labai stiprus, nes per pastaruosius ~ 65 milijonus metų vyko genčių užimamų arealų pasikeitimai, dėl jų migracijos ir plitimo tarp skirtingų platumų (ekspansija į kitokias temperatūrines aplinkas). Taip pat pirminį biogeografinio makroevoliucinės dinamikos signalą turėjo paveikti ir plokščių tektoniniai biogeografiją moduluojantys efektai, tokie kaip pvz. Panamos sąsmaukos atsiradimas, kuris nulėmė Atlanto ir Ramiojo vandenyno atsiskyrimą ties pusiauju, kas performavo šio regiono biogeografinę struktūrą (Woodring 1966), Indijos judėjimas į šiaurę ir susidūrimas su Azija, kuris perkėlė dvigeldžių faunas iš pietų į šiaurės pusrutulį bei sumažino jų šelfinę gyvenamąją erdvę, dėka kolizinio kontinentinės plutos sutrumpėjimo (Tapponnier et al.

1986). Šis atradimas parodo, stiprų tradicinių „pusiausvyrinių“ prieigų makroekologijoje ir biogeografijoje ribotumą, kurios priima, kad nagrinėjamos (pvz. dabartinės) biotos rūšių įvairovės savybės gali būti paaiškintos nuolatos veikiančio (taigi neistorinio) ekologinių ir evoliucinių jėgų balanso. Masiniai išmirimai, kaip ir kiti vienetiniai istoriniai įvykiai, gali turėti įtakos netgi didžiausio masto biologiniams dėsningumams, kas nurodo į diachroninio (paleontologinio-filogenetinio-makroevoliucinio) biologinių procesų pažinimo svarbą įvertinant bioįvairovės palaikymo mechanizmus.

Vienas iš pačių įdomiausių paleobiologijos mokslo atradimų makroevoliucijos srityje buvo J. Sepkoski'o šeimų lygio jūrinių organizmų taksonominės diversifikacijos ir išmirimų greičių faktorinės analizės dėka atskleistos trys „didžiosios evoliucinės faunos“ („kambro“, „paleozojaus“ ir „šiuolaikinė“), pagal jų makroevoliucijos pobūdžio panašumą ir asociaciją laike (Sepkoski 1981). Remiantis šia analize, Sepkoski's sukūrė apjungtą logistinių lygčių sistemą paremtą ilgalaikio evoliucinių faunų tarpusavio makroevoliucinio pašalinimo modelį. Šiame modelyje faunos skyrėsi joms būdingais diversifikacijos greičiais bei maksimaliomis laikomosiomis aplinkos gebomis – didžiausius diversifikacijos greičius bei mažiausią laikomąją gebą turėjo „kambro“ fauna, o mažiausiais diversifikacijos greičiais ir didžiausia laikomąja geba pasižymėjo „šiuolaikinė“ evoliucinė fauna. Pagal šį (deterministinį) modelį, faunų tarpusavio pašalinimas yra neišvengiamas o masiniai išmirimai, kurie modeliuojami kaip išorinės impulsinio pobūdžio perturbacijos, turi tikrai laikiną, t.y. pereinamąjį, pobūdį biologinės įvairovės trajektorijų evoliucijoje (Sepkoski 1996). Tačiau, vėlyvesni tyrimai parodė, kad masiniai išmirimai yra ganėtinai svarbūs netgi šioje logistinėje „faunų pakeitimo“ dinamikoje. Vykstant evoliucijai, kaip rodo analizės, atliktos atskiroms taksonominėms grupėms, kurios sudarė „evoliucines faunas“, laikui bėgant skirtinguose taksonuose pasikeisdavo jų būdingosios makroevoliucinės laikomosios gebos. Tie pasikeitimai įvykdavo didžiųjų masinių išmirimų metu. Kas dar įdomiau, kiekvienas toks pasikeitimas įvykdavo nenumatoma kryptimi – taigi taksonai, kurie galėjo tapti dominantais (sprendžiant iš jų lai-

komosios gebos) prieš masinį išmirimą, dažnai prarasdavo savo pozicijas biosferoje po jo (Alroy 2010). Į tą patį dėsnį nurodo ir kai kurie ankstyvesni tyrimai. Brachiopodai ir dvigeldžiai moliuskai, dėka savo panašaus gyvenimo būdo ir funkcinės morfologijos (dvigeldžiai filtratoriai), buvo manoma, kad dalyvauja ilgalaikiame tarpusavio makroevoliuciniame pašalinime (brachiopodai priklauso „paleozojaus“, o dvigeldžiai „šiuolaikinei“ „evoliucinei faunai“), kurį „pralaimėjo“ brachiopodai. Tuo tarpu detalesnė analizė parodė, kad pagrindinė brachiopodų nuosmukio ir dvigeldžių įsigalėjimo priežastis buvo vienintelis šias grupes stipriai paveikęs permo-triaso masinio išmirimo įvykis (Gould and Calloway 1980).

Remiantis visais pateiktais įrodymais, akivaizdu, kad masiniai išmirimai yra išskirtinai svarbus biotos evoliucijos veiksnys. Tačiau, be masinių išmirimų bei bendrų bioįvykių poveikio tyrimų, egzistuoja makroevoliucinių tyrimų programa nukreipta į gyvybės įvairovės augimo paaiškinimą. Visą įvairovės evoliucijos modelių spektrą galima būtų suskirstyti į tris kategorijas: logistinio pobūdžio (įvairovė turi asimptotinę ribą), neriboto augimo (eksponentiniai, kurie priima, kad įvairovės augimas proporcingas prieš tai buvusiam įvairovės lygiui ir jiems giminingi (kaip pvz. adityvinis arba tiesinio augimo)) ir atsitiktinio klaidžiojimo (priimantys, kad įvairovės padidėjimus ir nuosmukius nulemia daugybė tarpusavyje nekoreliuotų veiksnių, ir įvairovė kinta be jokios tendencijos) modeliai (modifikuota, pagal (Benton 1997)).

Prieš tai, kai paleontologijos moksle buvo plačiai priimtos evoliucinės idėjos (t.y. iki XIX a. antrosios pusės), biologinės įvairovės buvo suvokiama kaip faktiškai pastovi. Ch. Lyell'is – geologinio uniformizmo idėjos įtvirtintojas, kuris teigė, kad visi praeities procesai yra visiškai analogiški dabartiniams, turėjo panašias (ne-evoliucines) pažiūras ir apie gyvybės raidą. Visi įvairovės pasikeitimai buvo suprantami rūšių biogeografinio persiskirstymo bei santykinų dažnių (dominavimo pokyčių) šviesoje (Gould 2002). Masiniai išmirimai, kurių „pėdsakus“ aptiko ankstyvieji paleontologai (kaip pvz. G. Cuvier), pagal šią koncepciją buvo paaiškinami didelėmis stratigrafinėmis

spragomis – t.y. uolienu neuždokumentuotais laiko intervalais (Jablonski 1986b). Ši (pastovumo) idėja, po evoliucijos teorijos įsitvirtinimo, buvo nugesusi iki pat XX a. antrosios pusės, kuomet buvo sukurtas jau minėtas MBL stochastinis makroevoliucijos modelis, kurio kūrėjai skelbė Lyell'io nekryptingų pokyčių prieigos „renesansą“ (Gould et al. 1977). Kaip ir buvo minėta – vėliau buvo paneigti realių ir stochastiškai sugeneruotų filogenijų panašumai, gyvybės (ar kurios nors kladės) įvairovės istorinę raidą ne kartą buvo stengtas paaiškinti kaip stochastiškai pastovų kladogenezės procesą, kuris numato įvairovės teigiamus ir neigiamus svyravimus bei tendencingus pokyčius, kurie nėra nulejami kažkokių pastovių tendencijų, kaip pvz. pokyčių aplinkoje arba biotos kokybinėse savybėse (pvz. (Raup 1987b; Schopf 1979)). Kai kurie „grynujų“ atsitiktinių arba stochastinių diversifikacijos modelių šalininkai netgi teigė, kad masiniai išmirimai ir didelės evoliucinės radiacijos yra viso labo begalės tarpusavyje nesusijusių bei pastoviai veikiančiu su vienodomis tikimybėmis vyksmų suminis rezultatas (Hoffman 1989; Hoffman and Ghiold 1985). Pagal šį požiūrį, pokyčiai įvairovės lygyje yra epifenomeniniai – t.y. savaime nieko nereiškiantys. Minėtasis modelis kaupiantis paleontologiniams faktams bei vystantis teorijai, neįgavo plataus palaikymo (Sepkoski 1994). Tačiau, remiantis vėlesniais bioįvairovės pokyčių fanerozojaus eone laiko eilučių analizės rezultatais, buvo nustatyta, kad didžiąją šio eono dalį biologinės įvairovės pokyčiai buvo neatskiriami nuo atsitiktinio klaidžiojimo (autokoreliuotų atsitiktinių pokyčių), išskyrus paskutinius 50 – 75 milijonus metų, kuomet buvo stebimas nuolatinis įvairovės didėjimas (Cornette and Lieberman 2004).

Kita makroevoliucinės diversifikacijos modelių klasė priima, kad biologinė įvairovė pasižymi neribotu augimu. Šis požiūris įsitvirtino po Ch. Darwin'o natūraliosios atrankos evoliucijos teorijos pateikimo, kaip tuo metu dominavusio tikėjimo progresyvia diversifikacija bėgant laikui atspindys (Gould 2002). Įvairovės didėjimą geologiniame laike bei du didžiausius masinius išmirimus (kurie matomi kaip laikini įvairovės nuosmukiai) nagrinėdamas Didžiosios Britanijos paleontologinę medžiagą jau XIX a. viduryje įžvel-

gė anglų geologas J. Phillips'as (Phillips 1860). Jo surasta įvairovės pokyčių kreivė nebuvo tiesiog randamų tam tikrose perioduose išnykusių rūšių skaičių atspindinti diagrama – tai buvo modelis, nes Phillips'as tą skaičių normalizavo pagal atitinkamų geologinių formacijų storius, nes pvz. jaunesnių nuogulų (pvz. „terciaro“) aptinkama žymiai daugiau nei seniausiųjų paleozojaus eros uolienų (Miller 2000).

Evoliucinio įvairovės didėjimo įrodymai šiuolaikiniame kontekste pirmą kartą buvo išsamiai išnagrinėti J. Valentin'o, kuris palygino trendus paleozojaus, mezozojaus ir kainozojaus jūrinių organizmų bendrijų sudėtyje su taksonominės diversifikacijos įvairiuose ranguose (genčių, šeimų, būrių, klasių ir tipų lygmenyse) eiga (Valentine 1969). Uždokumentuotas daugiau nei eilės dydžio (~ 10 kartų) genčių kiekio augimas mezo-kainozojuje buvo interpretuojamas naujai atsiradusio plokščių tektonikos mokslo šviesoje – įvairovė didėjimas buvo aiškinamas kaip istorinis įvykis – šalutinė Pangejos superkontinento fragmentacijos pasekmė, didėjant biotos provincialumo lygiui bei ryškėjant klimatiniams gradientams tarp platumų, kurie savo ruožtu turėjo suteikti daugiau galimybių alopatrinėms rūšiadaroms bei regioninei ekologinei specializacijai (Valentine 1970). Nuo to laiko buvo pateikti argumentai, keliantys abejones dėl šio biologinės įvairovės didėjimo dėsningumo. Pokyčiai įvairovės lygyje fanerozojaus eone statistiškai patikimai koreliuojasi su atsidengiančių Žemės paviršiuje atitinkamo amžiaus uolienų klodų plotu (Raup 1976). Taigi, tikėtina, kad šis pokytis, bent jau iš dalies, yra artefaktinis. Tačiau, viename sintetiniame tyrime (pakrikštytame „konsensuso straipsniu“, *sensu* (Miller 2000)), kuriame buvo palyginti įvairios prigimties duomenys apie įvairovę (medianinis rūšių kiekis bendrijose, globali šeimų lygio įvairovė, medianinė ichnorūšių įvairovė bendrijose ir kt.), buvo atskleistas visų šių lokalių ir globalių metrikų pokyčių panašumas geologiniame laike, kas nurodė į pirminio evoliucinio signalo dominavimą duomenyse (Sepkoski et al. 1981). Taigi, įvairovės didėjimas matomas jūrinių organizmų paleontologiniame metraštyje, veikiausiai nėra netolygaus bandinių ėmimo potencialo pasekmė.

Viena iš daugiausiai įrodymų pateikusių bei aiškinusių įvairovės didėji-

mą kaip nuolatinį procesą (o ne tam tikrų istorinių įvykių koincidentiškumo rezultata) buvo M. Benton'o globali visų paleontologiniame metraštyje žinomų kladų šeimų lygio įvairovės pokyčių analizė ir modeliavimas (Benton 1995). Šiame tyrime buvo nustatyta, kad jūrinių organizmų, sausuminių organizmų ir suminė šių dviejų grupių kreivė geriausiai aproksimuojama eksponentinio augimo modeliu. Vėlesni šio autoriaus tyrimai rodė, kad geriausiai eksponentinį augimo modelį atitinka duomenų šaltiniai, kurie yra išspręsti iki kuo žemesnio taksonominio lygmens (geriausia rūšies), kas nurodo į galimą aukštesnio lygio hierarchinę taksonominės įvairovės pokyčių kontrolę (Lane and Benton 2003). Remiantis šiuo modeliu, biologinė įvairovė auga dėl to, kad ji pati sukuria naują ekologinę erdvę tolimesnei diversifikacijai, dėl to, kad kiekviena rūšiadara įveda aplinką keičiančias inovacijas – t.y. naujus požymius. Kuo didesnis esamų rūšių skaičius – tuo proporcingai didesnė naujų esminių inovacijų atsiradimo tikimybė. Kai kurios inovacijos, kaip pvz. daugialastiškumas arba gyvybės išplitimas į sausumą, turėjo kur kas stipresnį efektą nei kiti evoliucijos proceso sukurti reiškiniai, gyvybės įvairovės išsiplėtimui (Knoll and Bambach 2000), kas nulemdavo epizodiškus įvairovės augimo pagreitėjimus (atitinkamai ediakare-kambre bei silūre-devone). Ši evoliucinio išsiplėtimo modelį taipogi palaiko analizės, kurios rodo, kad ekologiškai panašių kladų pakeitimas laike dažniausiai nėra susijęs su jų tarpusavio konkurencija dėl resursų – taigi, didžiausiuose laiko masteliuose ekologija (turint omeny lokalias organizmų ir populiacijų sąveikas) pasižymi ribota svarba įvairovės pokyčiuose (Benton 1996; Benton and Emerson 2007).

Trečioji prieigų diversifikacijos modeliavime grupė remiasi prielaida, kad bet kuriuo laiko momentu egzistuoja biologinės įvairovės limitas, o pati diversifikacija lėtėja įvairovei artėjant prie šio limitas, didėjant išmirimo greičiams, mažėjant atsiradimo greičiams arba veikiant šių dviejų parametrų kombinacijai. Ši makroevoliucinė prieiga atsirado kaip tiesioginis jau minėtos McArthur'o-Wilson'o salų biogeografijos teorijos išplėtimas visai Žemės biotai geologiniuose laiko masteliuose. Kitaip nei salų biogeografijos teorijoje, makroevoliuciniuose tyrimuose nagrinėjamos ne imigracijos ir lokalūs bei lai-

kini išnykimai, bet koncepciškai kitas reiškiny – visas gyvybės diversifikacijos procesas. Pirmasis gyvybės diversifikacijos pusiausvyrinį modelį išvystė D. Raup'as, naudodamasis skaitmeniniu atsitiktinį bandinių paėmimą ir netolygų įvairaus amžiaus tiriamų uolienų kiekį imituojantį modelį, jis parodė, kad per pastaruosius pusę milijardo metų jūrinių organizmų įvairovė galėjo būti apytiksliai pastovi (Raup 1972). Kaip jau buvo minėta, vėlyvesni tyrimai (taip pat ir minėto autoriaus) parodė, kad vis dėl to įvairovės didėjimas fanerozojuje yra tikras. Taigi, bent jau vienos fazės paprasčiausias logistinis modelis negali aprašyti gyvybės įvairovės evoliucijos. Tačiau, tai nereiškia, kad nuo tankio priklausantys (pusiausvyrą palaikantys) rūšiadaros ir išmirimo procesai neturi reikšmės biotos diversifikacijoje.

Pionieriniame tyrime M. Rosenzweig'as ir J. Taylor'as išanalizavo vėlyvojo ordoviko Kvebeko Nicolet River Valey vietovės bestuburių įvairovės pokyčius, uždokumentuotus 232 fosilingų sluoksnių sukcesijoje, atspindinčioje apie 5 mln. metų vykusią kaitą, naudodamiesi „pagavimo – pakartotino pagavimo“ statistine metodika rūšiadarų ir išmirimų intensyvumams įvertinti. Jų rezultatai rodo, kad pokyčiai šiame laiko ir erdvės mastelyje geriausiai aprašomi konkurencinių rūšiadarų modelio, kuomet pradžioje atsiradimo greičiai būna dideli, o vėliau, artėjant prie įvairovės limitu jie sulėtėja (ir lieka ties ta pačia reikšme ilgą laiką) dėl vis tankesnio nišų užpildymo (priešingai nei geografinės arba alopatriinės rūšiadaros metu, kai diversifikacijos greičiai tiesiogiai nėra suvaržomi esamo įvairovės lygio) (Rosenzweig 1995; Rosenzweig and Taylor 1980). Taipogi, pusiausvyras įvairovės makroevoliucinės dinamikos pobūdis buvo nustatytas išanalizavus Šiaurės Amerikos kainozojaus eros žinduolių pirmų ir paskutinių rūšių pasirodymų duomenų masyvą. Taip pat, kaip ir vėlyvojo ordoviko biodiversifikacijos metu, žinduolių įvairovė buvo reguliuojama rūšiadarų tikimybių sumažėjimo artėjant prie maksimalios įvairovės limitu (Alroy 1998). Pusiausvyra makroevoliucine dinamika taipogi pasižymėjo ir plėšriųjų žinduolių būrio (*Carnivora*) atstovai neogeno periode, kas nurodo į greitą stabilių adaptacinių zonų (*sensu* (Simpson 1944)) užpildymą (Liow and Finarelli 2014). Įvairovės makroevoliucinės dinamikos pu-

siausvyrumo savybės be visų šių pavyzdžių buvo atskleistos nagrinėjant ir kitus išnykusius taksonus (pvz. amonitus) bei analizuojant šiuolaikinių organizmų molekuliniiais duomenimis paremtas filogenijas (Rabosky 2013). Globaliame mastelyje – fanerozojaus eono jūrinių organizmų įvairovės dinamika, kaip buvo neseniai nustatyta, irgi yra priklausoma nuo įvairovės lygio – t.y. pasižyminti pusiausvyrinės dinamikos savybėmis keliolikos milijonų metų mastelyje, tuo tarpu pats pusiausvyros lygis kinta ilgesniuose laiko masteliuose (Foote 2010).

Pastarųjų kelių dešimtmečių makroevoliuciniai tyrimai, kaip galima spręsti iš šios apžvalgos, parodė, kad biotinės diversifikacijos priežastys yra labai sudėtingos. Panašu, kad nei vienas iš minėtųjų „grynųjų“ modelių gerai neaprašo globalios biotos dinamikos. Trumpesniuose laiko masteliuose (iki kelių dešimčių milijonų metų), mažesniuose geografiniuose regionuose (pvz. kontinento dydžio provincijose) bei filogenetiškai lokali (pvz. būrio lygio) makroevoliucinė dinamika dažnai identifikuojama, kaip priklausanti nuo įvairovės lygio (t.y. pusiausvyra). Tuo tarpu didžiausiuose erdvės, laiko ir filogenetiniuose masteliuose, panašu, kad įvairovė nors ir nereguliariai, bet auga. Tačiau pats augimas, kaip rodo naujausi standartizuotos bandinių gausos atžvilgiu globalios įvairovės makroevoliucijos tyrimai, nėra panašus į idealizuotą eksponentinį augimą (ar kurį nors kitą monotonišką augimą modeliuojantį procesą) bei pasižymi gan dideliais svyravimais, susijusiais su masiniais išmirimais ir evoliucinėmis radiacijomis (Alroy 2010; Alroy et al. 2008; Alroy et al. 2001).

Tradicinės makroekologinės prieigos nagrinėja tai, koku būdu mes galime suprasti, kokia yra ekologinės-„ekonominės“ populiacijų, bendrijų ir regioninių biotų hierarchijos įtaką genealoginei organizmų, rūšių ir kladų hierarchijai (*sensu* (Eldredge 1989)). Šioje prieigoje priimama, kad egzistuoja invariantiški laike ir erdvėje (t.y. ergodiški) kintamųjų sąryšiai su aiškinamąja rūšine įvairove, panašūs į fizikos dėsnius. Tokių universalių kintamųjų (kurie gali būti pritaikyti bet kokiems organizmams) pavyzdžiai yra organizmo masė, geografinis rūšies paplitimas, nagrinėjamos biotos užimamas plotas, meta-

bolizmo lygis (matuojant energijos sunaudojimo greitį), organizmų dauginimosi greitis ir kt. (Brown 1995; Rosenzweig 1995). Remiantis tradicine makroekologine prieiga, nagrinėjami rūšių įvairovės lygiai tam tikrose geografinėse vietovėse priimami kaip dinaminės pusiausvyros tarp vietovės ploto, kitų regionų nuotolio ir evoliucijos proceso (kokybiškai nevarijuojančio arba mažai varijuojančio) rezultatas. Kaip pavyzdį galima pateigti platuminį biologinės įvairovės gradientą – tendenciją didėti rūšių įvairovei, artėjant prie pusiaujo. Šis dėsningumas yra planetinio lygio, todėl yra vienas iš svarbiausių biotos bruožų, kurių prigimtį aiškinasi makroekologai ir biogeografai. Dauguma hipotezių, kurios ekologų priimamos kaip tikėtiniausios, tokios kaip didesnis evoliucijos greitis atogrąžose, didesnis prieinamos saulės energijos kiekis žemose platumose, arba didesnis tropinių ekosistemų produktyvumas (Willig et al. 2003), visos yra nelaikinės ir aiškinančios šį dėsningumą kaip dėsningą neišvengiamybę. Tačiau, paleontologiniai įrodymai atskleidžia sudėtingesnę vaizdą, kuris rodo, kad platuminis gradientas nebuvo nuolatinis Žemės biotos bruožas – jis yra aptinkamas tik kai kuriuose paleozojaus eros intervaluose bei tik per paskutinius 30 milijonų metų (Mannion et al. 2014). Taigi, ryškiausias ekologinis dėsningumas veikiausiai yra evoliucinių – istorinių aplinkybių rezultatas. Kaip buvo parodyta anksčiau, epizodiniai įvykiai – tokie kaip masiniai išmirimai, o taip pat ilgalaikiai trendai, gali visiems laikams pakeisti makroevoliucinių ir biogeografinių procesų pobūdį. Taip yra dėl to, kad šie pokyčiai „užfiksuoja“ biotos sandarą, kuri pasižymi ilgalaikiu genetiškai paremtu paveldimumu (netgi rūšių lygio požymiai, neredukuojami iki organizmų požymių (pvz. geografinis paplitimas), yra paveldimi (Hunt et al. 2005; Jablonski 1987)). Taigi, norit suprasti didelio mastelio procesus ekologijoje ir biogeografijoje, reikia atsižvelgti ir į genealoginės (informaciją kaupiančios) hierarchijos poveikį ekologicinei (sąveikų) hierarchijai. Šiuo metu turima daug įrodymų, kad galima būtų teigti, jog istoriniai evoliuciniai suvaržymai (pvz. filogenetinis nišų konservatyvumas) turi ypač didelę reikšmę apsprendžiant ekologinę dinamiką (Futuyma 2010).

Laikinius suvaržymus įtraukiantį į savo tyrimų programą mokslą, kuris aiškina rūšinės įvairovės dinamiką erdvėje ir laike, pasiūlyta vadinti evoliucine makroekologija (Diniz-Filho et al. 2013). Esamas darbas remiasi kaip tik šia prieiga. Pagrindinis šio darbo tiriamasis ir aiškinamasis makroekologinis veiksnys yra konodontų elementų gausumai bandiniuose (ir išvestiniai parametrai – vidurkiai, dispersijos ir asimetrijos koeficientai), kurių dažniai atspindi jų savininkų gausumus. Remiantis juo (ir kitais susijusiais kintamaisiais) buvo atliktos statistinės vėlyvojo landoverio ir ankstyvojo uenlokio 34 konodontų rūšių išmirimų selektyvumo Irevikeno įvykio metu analizės. Šiame tyrime pirmą kartą makroevoliuciniuose tyrimuose (autorius žiniomis) buvo parodyta, kad gausumo struktūra, kuri atspindi konodontų gausos asimetrijos koeficiento ir gausos svyravimų spektro spalvos parametruose, turi reikšmingos įtakos rūšių išlikimui stiprių biosferinių perturbacijų metu. Šis atradimas nurodo į svarbų ekosistemų ir populiacijų dinamikos pobūdžio vaidmenį, kuris nulemia matuojamą gausos svyravimų struktūrą, vaidmenį nulemiant rūšių išlikimą. Taip pat pirmą kartą, buvo pateikti įrodymai, kad konodontų išmirimo selektyvumas buvo susijęs su jų asociacijomis su palaidojimo substrato pobūdžiu, kuris nurodo, kad labiausiai nukentėjo atviro ir/arba gilaus vandenyno aplinkų rūšys. Tuo tarpu kitas – prėdolio epochos konodontų elementų dažnių pokyčių laike tyrimas, atskleidė ilgalaikių astronominių Milankovičiaus cikliškumų poveikį šios gyvūnų grupės gausumo pokyčiams. Taipogi, buvo nustatyta, kad ilgalaikiai konodontų kiekio svyravimai pasižymi multifraktaline struktūra, kuri nurodo į daugialygę (t.y. hierarchinę) konodontų ekologinės dinamikos kontrolę (10^4 - 10^6 metų laiko mastelyje), kai skirtingais svyravimo periodais pasižymintys veiksniai dauginamai sąveikauja tarpusavyje. Šie atradimai nurodo į lemiamą globalių mechanizmų įtaką lokaliems svyravimams, matuojamiems paleontologinėje medžiagoje ir atveria perspektyvas šių mechanizmų išsamiai analizei paleozojaus sluoksniuose, kas savo ruožtu leis palyginti vėlyvesniuose perioduose (neogene ir kvartere) gerai ištirtus mechanizmus (pvz. Milankovičiaus ciklų moduluojamų ledynmečių) su

kur kas seniau – paleozojaus eroje, veikusiais procesais, kurie yra nepalyginamai mažiau ištirti.

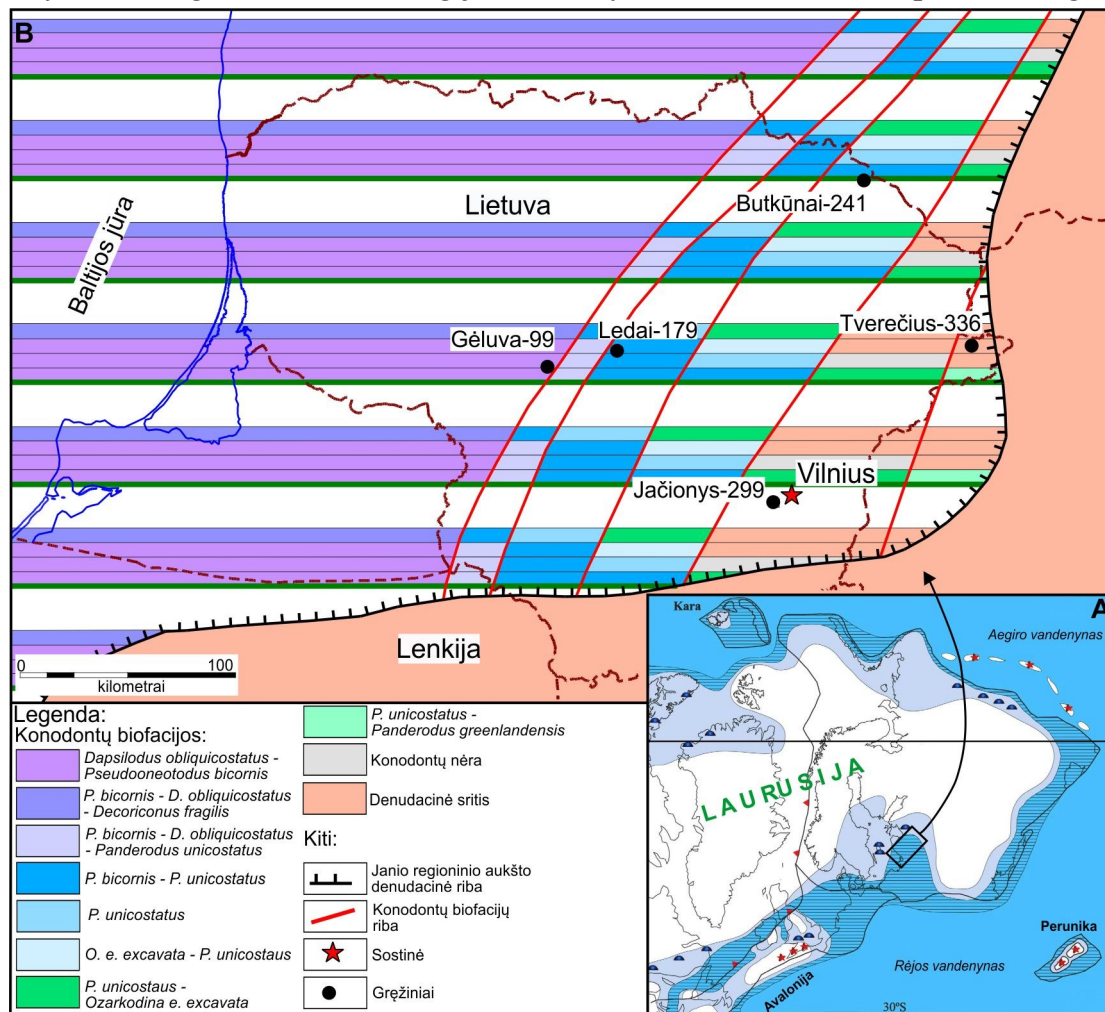
2 TYRIMŲ MEDŽIAGA IR METODIKOS

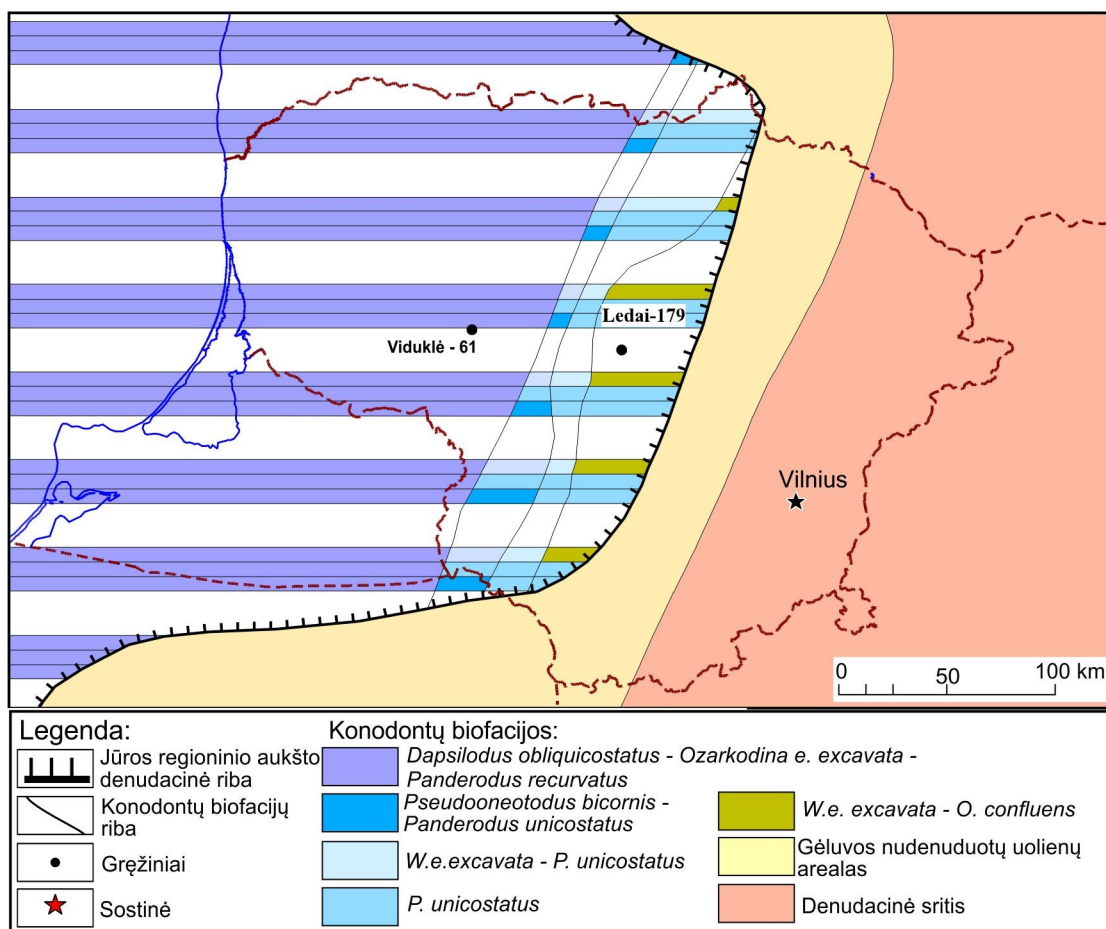
2.1 Tyrimų medžiaga, geologinės aplinkybės ir situaciniai žemėlapiai

Silūro periode pietinė dabartinės Šiaurės Europos dalis buvo padengta epikontinentine jūra, kuri turi Baltijos Silūro Baseino pavadinimą. Tiriamo laikotarpio metu šis baseinas buvo išsiplėtęs ant Baltikos paleokontinento ir turėjo tiesioginę sąsają su Rėjos paleovandenynu. Remiantis apjungtomis tektoninėmis-paleogeografinėmis rekonstrukcijomis, Baltijos Silūro Baseinas plytėjo į pietus nuo pusiaujo arba (priklausomai nuo laikotarpio) ties pusiauju (Cocks and Torsvik 2005). Pati Baltijos sedimentacinio baseino raida silūro periode buvo nulemta konvergencinės tektonikos. Silūro periode vystantis intensyviai subdukcijos procesui vyko pietvakarinio Rytų Europos kratono plutos lenkimas bei subdukcijos nulemta dinaminė mantijos apkrova, kuri apsprendė šio baseino išsiplėtimą į šiuolaikinius šiaurės rytus (Lazauskienė et al. 2002). Lietuvos pjūviai, kurių medžiaga buvo naudojama šiame darbe, apima visas baseino aplinkų (facijų) zonas, pradedant nuo priekrantės sebchų ir lagūnų (margaspalviai ir rausvi dolomitai) zonos, ir baigiant atviru ir giliu vandenynu, kurio juodos ir turtingos organinė medžiaga nuogulos pasižymi išskirtine graptolitų gausa (Loydell et al. 2001; Paškevičius 1979; Paškevičius 1997).

Šiame darbe buvo nagrinėjami trys silūro periodo laiko intervalai, kurie pasižymėjo dideliais geobiologiniais pokyčiais: viršutinio landoverio – apatinio uenlokio, viršutinio uenlokio-pačios ludlovio apačios ir vidurinio bei viršutinio pržidolio aukštų. Visi duomenys, kurie buvo naudoti darbe buvo išgauti tiriant Lietuvos giliųjų gręžinių kerną. Iš viso panaudoti septynių gręžinių duomenys: Gėluvos-99, Ledų-179, Butkūnų-241, Tverečiaus-336, Jačionių-299, Viduklės-61, Šešuvio(Tauragės)-11. Konkretūs gręžiniai ir jų kiekis kiekvienam atskiram trijų laikotarpių tyrimui buvo pasirenkami, atsižvelgiant į tyrimų tikslus. Nagrinėjant Ireviken'o įvykį buvo pasirinkti penki gręžiniai, kurie maksimaliai padengė visą konodontų biofacijų (paleobendrijų *sensu*

(Brazauskas 1993)) spektrą: Gėluvos-99, Ledų-179, Butkūnai-241, Tverečiaus-336, Jočionių-299 (3 pav.). Šis įvairių sąlygų aprotavimas yra reikalingas kuo pilnesniam konodontų rūšinės įvairovės įtraukimui į išnykimo selektyvumo analizes bei tam, kad galima būtų patikrinti hipotezes apie rūšių aplinkos sąsajų reikšmę išgyvenime masinio išmirimo metu. Tiriant vėlyvojo uenlokio „Didžiąją krizę“ arba Mulde’s bioįvykį dėka to, kad tuo metu nukentėjo labai mažas konodontų kiekis, nebuvo atliekami (kaip pvz. Ireviken’o įvykio analizės metu) statistiniai selektyvumo tyrimai. Šio tyrimo pagrindinis tikslas buvo įvykio stratigrafinės chronologijos suvaržymas bei konodontų paleoekologi-

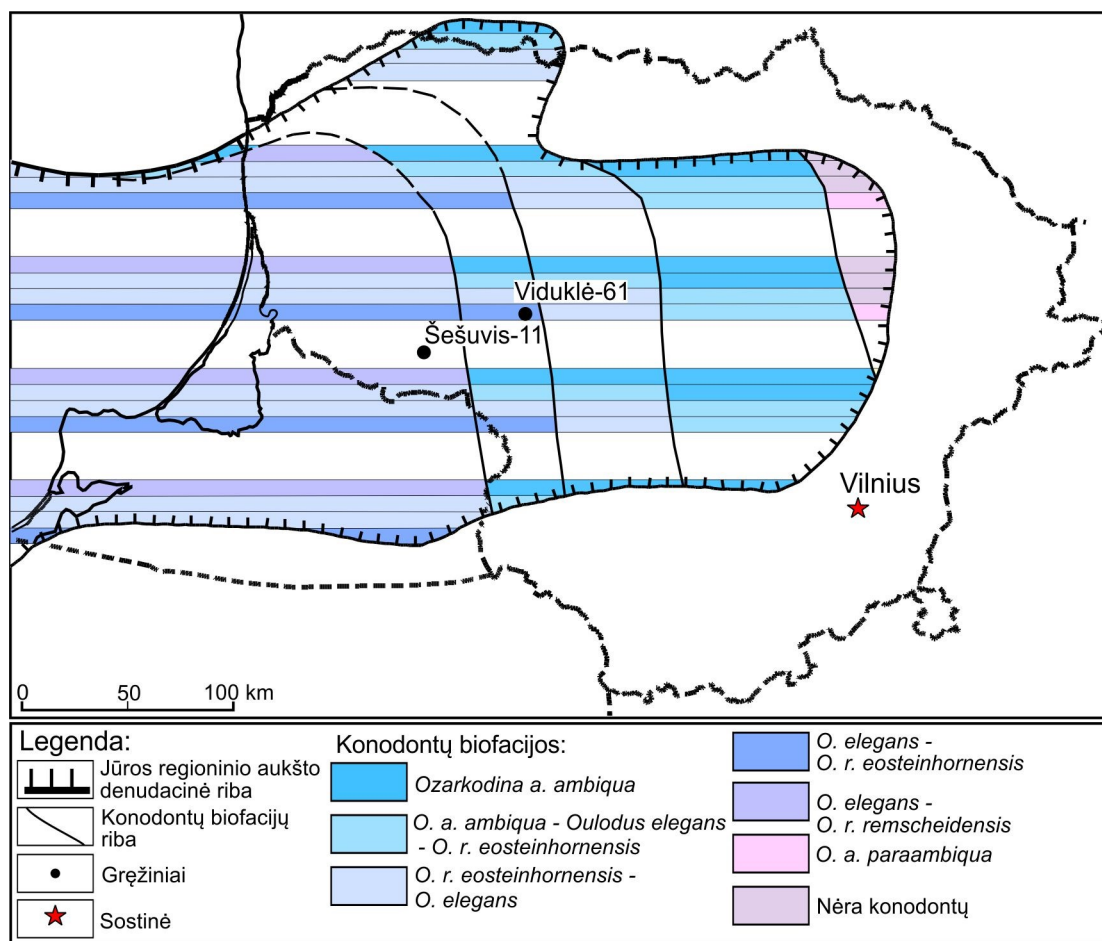




4 pav. Lietuvos Gėluvos regioninio aukšto konodontų biofacijų žemėlapis (modifikuota pagal (Brazauskas 2004b)) ir tirtų gręžinių išsidėstymas.

nės dinamikos atskleidimas. Tam tikslui buvo pasirinkti du gręžiniai, atspindintys giliausias ir atitinkamai santykinai seklias aplinkas: Viduklės-61 ir Ledų-179 gręžiniai (4 pav.). Nagrinėjant vėlyvojo prėdolio konodontų gausos dinamiką, buvo pasirinkti irgi du gręžiniai, atspindintys giliausias (išorinės rampos) ir seklesnes (vidinės rampos) aplinkas (pagal (Bičkauskas and Moleenaar 2008)): Šešuvis-11 ir Viduklė-61 gręžiniai (5 pav.).

Ireviken'o masinio išmirimo selektyvumo tyrimo tikslams buvo išnagrinėti mėginiai su konodontais, kurie apima viršutinio landoverio Adavėrės regioninį aukštą (*Pterospathodus celonni* ir *Pterospathodus amorphognathoides lithuanicus* zonos) ir uenlokio pačią apačią – apatinę Janio regioninio aukšto dalį (*Pterospathodus amorphognathoides amorphognathoides* zoną ir apatinę *Kockelella ranuliformis* zonos dalį) (pagal (Brazauskas 1993; Brazauskas et al. 2004)). Adavėrės regioninį aukštą sudaro Jūrmalos svita, kuriai yra būdingos žalsvai pilki ir juodi argilitai, ir Švenčionių svita, kuri yra sudaryta iš žals-



Pav. 5 Lietuvos Jūros regioninio aukšto konodontų biofacijų žemėlapis (modifikuota pagal (Brazauskas 2004c)) ir tirtų gręžinių išsidėstymas.

vai pilkų argilitų ir molingų mergelių (Lapinskas 2000). Jani regioninis aukštas sudarytas iš trijų svitų geografinės sukcesijos, pradedant nuo giliausios ir baigiant sekiausia baseino dalimi: Rygos, Paprienio ir Jočionių (Lapinskas 2004). Rygos svitai yra būdingas juodas argilitas ir molingas mergelis, tuo tarpu Paprienio svita yra sudaryta iš žalsvai pilkų mergelių ir mikrogrūdės molingos klinties, o Jočionių svitai yra būdingi rausvai pilki dolomitai (Lapinskas 2000). Ši litologijų svitose kaita nurodo į stiprius jūros lygio pokyčius, kurie įvyko perėjime tarp landoverio ir uenlokio bei kurie yra gerai dokumentuoti globaliu mastu (Loydell 1994). Iš viso penkiuose gręžiniuose, kurie aprobuoja visas Lietuvoje aptinkamas baseino aplinkas, buvo išanalizuota konodontų dažnių informacija (surinkta A. Brazausko) iš 137 bandinių, kurie buvo imami atitinkamose atkarpose kas 1,5 – 2 metrus: Gėluvos-99 (26 mėgi-

niai), Ledų-179 (22 mėginiai), Butkūnų-241 (27 mėginiai), Tverečiaus-336 (26 mėginiai), Jočionių-299 (36 mėginiai).

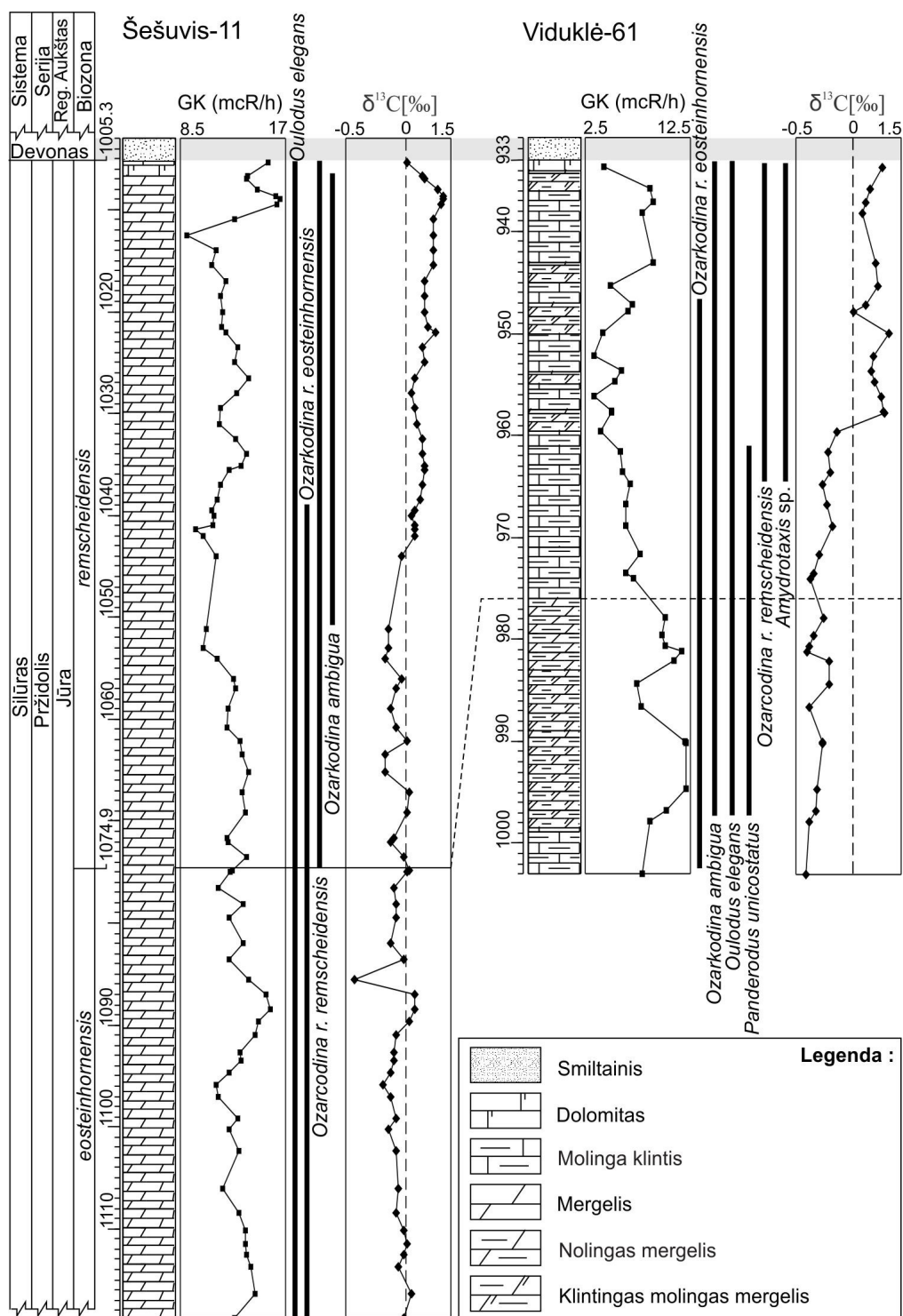
Mulde's masinio išmirimo stratigrafinio ir paleoekologinio tyrimo metu buvo išnagrinėtas stratigrafinis intervalas, atitinkantis viršutinę Jaagarahų, visą Gėluvos ir pačią apatinę Dubysos regioninių aukštų dalis. Pagrindinis dėmesys buvo skiriamas Gėluvos regioniniam aukštui, nes šis laiko intervalas atitinka Mulde's biotinį įvykį, poįvykinį biotinį atsistatymą bei dvigubo teigiamo $\delta^{13}\text{C}$ izotopinio ekskurso susidarymą ir nugesimą (Calner et al. 2012; Martma et al. 2005) – t.y. apimą visą geobiologinį įvykį ir grįžimą prie normalaus Žemės sistemos funkcionavimo. Gėluvos regioninis aukštas vakariniuose Lietuvos pjūviuose apima Siesarties ir Gėluvos svitas, kurios padė atribotos nuo Rygos svitos Ančios pluoštu. Siesarties svitai yra būdingi pilki ir juodi masyvūs argilitai ir klintys, tuo tarpu Gėluvos svita turi trilypę struktūrą, kur apačioje yra būdingi žalsvai pilki mergeliai, viduryje žalsvai pilka mikrogrūdė klintis, o viršutinėje dalyje vėl pradeda dominuoti žalsvai pilkas mergelis (Lapinskas 2000). Tuo tarpu rytinėje Lietuvos dalyje, į Gėluvos regioninę aukštą apatinėje dalyje įeina Birštono svitos viršutinė dalis (Dotnuvos sluoksniai), o viršutinėje dalyje – Nevėžio svita. Dotnuvos sluoksniai yra dominuojami šviesiai pilkų gniutulinių detritinių klinčių, tuo tarpu Nevėžio svita yra sudaryta iš pilkų mergelių su gniutulinių klinčių lizdais ir tarp sluoksniais (Paškevičius 1997). Gėluvos svitos konodontai buvo tiriami Viduklės-61 gręžinyje intervale tarp 1309 ir 1243 metrų, paimant mėginius vidutiniškai kas 1 m. Karbonatinės storymės kertančiame Ledų-179 gręžinyje paleoekologiškai buvo išnagrinėti 53 anksčiau atrinkti ir taksonomiškai A. Brazausko atpažinti konodontų mėginiai, kurie buvo surinkti intervale tarp 705 ir 603,4 metrų (atstumai tarp bandinių ~ 1,9 m).

Vidurinio ir vėlyvojo prėdolio konodontų paleoekologinės dinamikos laiko eilučių tyrimų metu buvo nagrinėjamos Jūros regioninio aukšto (viršutinė *Ozarkodina remscheidensis eosteinhornensis* zonos dalis ir visa *Ozarkodina remscheidensis remscheidensis* konodontų zona) uolienos. Šiam tikslui pasiekti buvo išnagrinėti dviejų gręžinių konodontų (ir aplinkos indika-

torių) pokyčiai: Šešuvio(Tauragės)-11 gręžinyje buvo ištirti 77 bandiniai, kurie buvo paimti gylio intervale tarp 1118 ir 1005,4 metrų (vidutiniškai kas 1,49 m); Viduklės-61 gręžinyje buvo ištirti 37 bandiniai gylio intervale tarp 1003 ir 933.7 m (vidutiniškai kas 1,92 m). Nagrinėjamosiose gręžiniuose ir duotame intervale Jūros svitos sudėtis yra ganėtinai monotoniška (ypač vakariniam Šešuvio-11 gręžinyje) ir dominuojama žalsvai pilkų mergelių, kas įgalina ilgalaikį ekologinės dinamikos nagrinėjimą, nes iškraipantys pirminį biologinį signalą tafonominiai faktoriai (pvz. skirtingi sedimentacijos greičiai dėka skirtingos litologijos) yra mažiau tikėtini. Tačiau, tam tikros ilgalaikės tendencijos sedimentacijoje Jūros svitoje vis dėl to aptinkamos. Remiantis sedimentologiniais ir ankstesniais konodontų bendrųjų tyrimų duomenimis, nustatyta, kad viršutinėje Jūros svitos dalyje vyko seklėjimas ir tolydus perėjimas į kontinentines devono periodo aplinkas (Brazauskas et al. 2004; Paškevičius 1997). Sekų stratigrafinių darbų metu buvo nustatyta, kad Jūros svitą sudaro paskutinę (dešimtąją) [ketvirto lygio] sedimentacinę seką silūro Baltijos baseino vystymesi. Šio etapo metu baseinas susitraukė bei, dėka padidėjusio terigeninių nuosėdų prinešimo, sustojo karbonatinių uolienų formavimasis (Lazauskienė et al. 2003). Tą patį seklėjimą rodo ir konodontų taksonų dominavimo pokyčiai stratigrafinėse sekose. Einant laiku į dabartį (tuo pačiu ir esamuose) pjūviuose tampa vis dažnesnės sekliavandenės konodontų rūšys, tokios kaip *Ozarkodina ambigua* ir *Amydrotaxis praecox*. Stratigrafinis dviejų gręžinių koreliavimas (6 pav.) buvo vykdomas naudojantis konodontais paremta biostratigrafija, litologiniais pokyčiais bei nagrinėjant trendus stabilių anglies izotopų reikšmėse, kurios buvo panaudotos iš kitų autorių ankstesnių publikuotų darbų (Kaljo et al. 2012). Tie patys duomenys apie $\delta^{13}\text{C}$ kaitą buvo panaudoti koreliacinėje analizėje, nagrinėjant konodontų gausos dinamiką.

2.2 Bandinių apdorojimas, konodontų elementų išgavimas ir analizė

Dėka to, kad konodontų elementai – dažniausiai randamos jų liekanos, sudaryti iš bioapatito, jų išgavimas iš supančios uolienų matricos gali būti pa-



Pav. 6 Stratigrafinė vidurinio ir viršutinio prėdolio (Jūros regioninis aukštas) tyrime naudotų grėžinių schema. Juodi intervalai nurodo stebimus konodontų stratigrafinio paplitimo intervalus. Vertikalios linijos nurodo stabilų anglies izotopų santykio $\delta^{13}C$ ir natūralaus gama spinduliavimo kaitą (anglies izotopai iš (Kaljo et al. 2012)). *Ozarkodina remscheidensis remscheidensis* konodontų zona pilnesniame Šešuvio-11 grėžinyje buvo išskirta pagal pirmąją šios rūšies atstovų pasirodymą. Šios zonos apatinė riba Viduklės-61 grėžinyje buvo išbrėžta pasitelkiant litologinių pokyčių eigos, natūralaus gama spinduliavimo ir stabilų anglies izotopų analizę.

siektas naudojant silpnas rūgštis (Green 2001). Dažnai naudojamas metodas, kai tirpinimui naudojamas vien tiktai rūgšties tirpalas, kaip yra įrodyta, stipriai paveikia mažų fosfatinių mikrofosijų išlikimą bandiniuose, juose gali neišlikti ypač mažų konodontų rūšių atstovų ir/arba jauniklių liekanos (Jeppsson et al. 1985). Uolienu su klintiniu cementu apdorojimui buvo naudojamas 10 % acto rūgšties tirpalas, kuris konodontų elementų apsaugojimui buvo užbuferinamas tos pačios koncentracijos kalcio acetato tirpalu įpilant prieš tai suaudoto mėginių tirpinimo metu tirpalo (apie 30 % nuo tūrio) (Jeppsson et al. 1999; Jeppsson et al. 1985). Analogiškai, uolienu apdorojimui, kurių sudėtyje dominavo dolomito cementas, buvo naudojamas 10 % skruzdžių rūgšties tirpalas su atitinkamu kalcio metanoato sudėties tirpalu (skystoji liekana nuo ankstesnių tirpinimų skruzdžių rūgštimi) (Jeppsson and Anehus 1995). Tokio tipo pavyzdžių cheminis apdorojimas sumažina korozinį rūgščių poveikį ir įgalina išgauti visų ontogenezės stadijų konodontų elementus.

Apdorojus uolieną rūgštimis, neretai likdavo didelis kiekis netirpios liekanos. Tuo atveju ji buvo apdorojama ~ 10 % vandenilio peroksido tirpalu (60 °C temperatūroje), kurio dėka buvo oksiduojamas organinės medžiagos cementas. Kai kuriais atvejais, ypač sudėtingai tirpstančioms uolienoms, buvo atliekamas pakaitomis vykdomas rūgščių ir peroksido pagrindu atliekamas uolienu apdorojimas. Uolienu bandinių tirpinimo laikas svyravo nuo 5 dienų iki trijų mėnesių, priklausomai nuo uolienu sudėties ir tirpinimo procedūrų skaičiaus.

Antrame uolienu tirpinimo liekanų apdorojimo etape, smėlio, aleurito ir molio frakcijos buvo pakartotinai nudumblinamos ir džiovinamos, kas skatindavo higroskopišką chemiškai nesuskaidomų uolienos matricos dalelių smulkinimą ir vėlesnį jų pašalinimą. Galutinės, chemiškai bei fiziškai nepašalinamos liekanos buvo rūšiuojamos pagal dydžių frakcijas, naudojantis sietų komplektą. Buvo peržiūrimos frakcijos, kurių dalelių dydis varijavo nuo 3 iki 0,1 mm, kas atitinka silūro periodo konodontų elementų dydžio svyravimo ribas (Brazauskas 1993). Kiekviena frakcija buvo atskirai peržiūrima porcijomis po 0,5 – 1 g po MBS-9 binokuliariniu mikroskopu. Kai kurie konodontų

elementai, pasižymintys stratigrafinė svarba, buvo ištirti ir nufotografuoti naudojantis elektroniniu skenuojančiu mikroskopu (ESM) Gamtos tyrimų centro Geologijos ir geografijos institute.

Visumoje, surastų konodontų elementų išsisaugojimas yra puikus, elementai yra skaidrūs arba kartais balsvi (terminio brandumo indeksas „0“ arba „1“) – t. y. jie yra nepaveikti arba mažai paveikti temperatūros, diagenetinių pokyčių bei preparavimo procedūrų. Tai reiškia, kad matomi konodontų dažniai bandiniuose atspindi pirminę palaidotų bendrijų (tafocenozių) sudėtį, kas įgalina šios informacijos naudojimą paleobiologinių dėsningumų analizei.

2.3 Kontekstinės litologinės ir geofizikinės medžiagos rinkimas ir paruošimas

Šiame darbe atliekant geologinių pjūvių koreliaciją bei nuosėdinių uolienų sukcesijos laike ciklostratigrafinį tyrimą buvo pasitelkta Lietuvos grėžinių litologijos duomenų bazėje esanti informacija. Taipogi, papildoma informacija (litologinių bruožų patikslinimas), gauta peržiūrint tirtų grėžinių kerną Vievio kerno saugykloje bei peržiūrint atrinktus uolienų pavyzdžius prieš jų tirpinimą.

Vienas iš pagrindinių šiame darbe naudotų aplinkos pokyčius atspindinčių rodiklių buvo natūralus gama spinduliavimas, kuris yra užfiksuojamas vykdant kompleksinę grėžinių diagrafią. Lietuvos geologijos tarnyboje saugomos analoginės sukalibruotos su gyliais gama karotazo kreivės buvo įskaitmenintos S. Radzevičiaus.

Natūrali gama spinduliuotė yra svarbus informacijos šaltinis apie uolienų mineralinę sudėtį ir organinės medžiagos kiekį joje. Yra tikrai trys ilgalaimiai (10^6 - 10^9 metų) nestabilūs cheminių elementų izotopai, kurie yra svarbūs (pakankamai dažni) gama spinduliuotės šaltiniai, jiems skylant uolienose – tai ^{40}K (pusėjimo trukmė $1,3 \cdot 10^9$ metų); ^{232}Th (pusėjimo trukmė $1,4 \cdot 10^{10}$ metų); ir ^{238}U (pusėjimo trukmė $4,4 \cdot 10^9$ metų) (Ellis and Singer 2007). Šie cheminiai elementai koncentruojasi apibrėžtose mineralinėse ir organinės medžiagos fa-

zėse. K ir Th dažniausiai koncentruojasi detritinėje fazėje ir molio mineraluose, tuo tarpu U labiau koncentruojasi netirpioje organinėje medžiagoje (Ellis and Singer 2007; Lüning et al. 2000). Taigi, gama spinduliuotės intensyvumas turėtų būti proporcingas šių fazių indeliui uolienų sudėtyje. Mišrios karbonatinės – siliciklastinės sedimentacijos tipo Baltijos silūro sedimentaciniame baseine einant nuo pakraščių į jo viduriniąją ir giliausią dalį yra pastebimas molingos ir biodetritinės medžiagos koncentracijos didėjimas: pakraščiams, kurie pasižymi mažiausiais gyliais, yra būdingi dolomitai ir klintys, tuo tarpu baseino vidury yra aptinkami mergeliai ir argilitai (Paškevičius 1997). Į tą patį molingos medžiagos kiekio uolienose didėjimo giliau susiklosčiusiose (santykinio jūros lygio atžvilgiu) nuogulose dėsningumą nurodo ir „duomenų išgavimo“ litologinių duomenų bazių skaitmeniniai tyrimai (Rapševičius et al. 2006). Remiantis šiais faktais, gama spinduliuotės intensyvumo variacijas lokaliuose pjūviuose galima interpretuoti kaip (pagrindė) nulemtas santykinio jūros lygio svyravimų bei klimatinių režimų pokyčių (kurie apsprendžia cheminių reakcijų greičius (cheminį dūlėjimą) bei fizinio medžiagos transportavimo iš kontinento į baseiną pobūdį) rezultata. Tačiau, netgi jeigu nebūtų stiprios funkcinės priklausomybės tarp jūros lygio ir gama spinduliavimo intensyvumo, sistemingi pokyčiai nagrinėjamame parametre bei konodontų paleobiologinių rodiklių asociacijos su šiuo parametru, gali nurodyti į sistemingus klimatinės sistemos poveikius sedimentacijai ir konodontų paleoekologijai.

2.4 Statistiniai ir skaitiniai metodai naudoti Irevikeno įvykio konodontų išmirimo selektyvumo analizėse

2.4.1 Duomenų šaltinio aprašymas

Šiame darbe nagrinėjami konodontų elementų dažniai buvo skaičiuojami pavyzdžiuose, kurie buvo paruošti devintojo dešimtmečio pabaigoje (Brazauskas 1993). Bandinių svoriai tuometinio preparavimo metu nebuvo fiksuojami. Tačiau, bandinių dydžiai varijavo siaurose ribose tarp 300 ir 400 g

(asmeninė komunikacija su A. Brazausku). Taigi, visos su mėginių dydžiais susijusios variacijos neturi stratigrafinio, geografinio arba taksonominio tendencingumo, kuris galėtų paveikti analizės rezultatus ir yra atsitiktinis šių parametru atžvilgiu, tokiu būdu neturintis tendencingos įtakos statistiniams įverčiams. Bandinių dydžių atsitiktinės variacijos gali įvesti triukšmo į duomenis, kuris, kaip yra pastebėta šiame darbe (pržidolio konodontų laiko eilučių tyrimų skyriuose), „užbalina“ konodontų dažnių svyravimų spektrus ir mažina autokoreliacijos tarp artimų bandinių reikšmių laipsnį. Tačiau, visi rūšių parametru įverčiai buvo gauti nagrinėjant tą patį duomenų šaltinį, taigi santykiniam palyginimui šis statistinis iškraipymas neturėtų turėti įtakos.

Kaip rodo ankstesni tyrimai, konodontų elementai buvo naudojami visą gyvūno gyvenimą (Donoghue and Purnell 1999). Šis faktas įgalina elementų naudojimą nustatant organizmų gausą, nes randamas elementų kiekis turi būti tiesiogiai proporcingas tuo metu egzistavusių individų skaičiui. Iš kitos pusės, galima argumentuoti, kad skirtingos konodontų rūšys galėjo turėti skirtingą elementų skaičių, tai apsunkintų tarprūšinius skaitlingumo svyravimų dėsninųjų palyginimus. Tačiau, kaip rodo natūralių nedeintegrėtų konodontų aparatų asociacijų tyrimai, daugumos kladų atstovai turėdavo po lygiai 15 konodontų elementų (Purnell and Donoghue 2005).

Iš viso Ireviken'o masinio išmirimo selektyvumo konodontų rūšių išgyvenime tyrime buvo išnagrinėta 31 formaliai aprašyta konodontų rūšis bei 3 formaliai neaprašytos rūšys (*Gen et spec. A*; *Oulodus sp. 1*; ir *Rotundacodina sp. A* (pagal (Brazauskas 1993))). Analizės tikslams buvo visos rūšys buvo suskirstytos į dvi kategorijas. Tos rūšys, kurios išgyveno Ireviken'o įvykį, buvo žymimos „1“, tuo tarpu tos rūšys, kurios išnyko buvo žymimos „0“. Rūšių likimas Ireviken'o įvykio metu buvo nustatytas remiantis išsamiais L. Jeppsson'o suvestinėmis (Jeppsson 1997; Jeppsson 1998) bei autoriaus tyrimų medžiaga (toms rūšims, kurios formaliai dar nėra aprašytos), pagal jų stratigrafinį pasiskirstymą gręžiniuose.

2.4.2 Išmirimo selektyvumo prediktoriai (numatantieji veiksniai)

Išmirimo selektyvumo tyrime, naudojantis konodontų elementų kiekybiniais skaičiavimais bandiniuose, buvo įvertinama jų vidutinė gausa nenulinės gausos bandiniuose ($\overline{a}$). Šis parametras buvo apskaičiuojamas kaip visų bandinių visuose gręžiniuose, kuriuose buvo aptikta nagrinėjama konodontų rūšis, elementų skaičiaus vidurkis.

Kitas labai svarbus populiacijų ir bendrijų dinamiką apibūdinantis veiksnys yra gausos svyravimo pobūdis. Tačiau, prasmingai aprašyti ir palyginti svyravimų pobūdžius tarp skirtingo ilgio laiko eilučių (nes konodontų rūšys, kurios išliko masinio išmirimo metu, turėjo ilgesnes laiko eilutes) yra labai sunku (Inchausti and Halley 2003; Vucetich et al. 2000). Taip yra dėl to, kad dauguma populiacinės gausos dinamikos laiko eilučių yra autokoreliuotos, todėl atsiranda taip vadinamas „infraraudonosios katastrofos“ matematinis artefaktas, kai didėjant laikui (laiko eilutės ilgiui), kartu su jos ilgiu auga ir laiko eilutės dispersijos įvertis (Halley and Inchausti 2004). Taigi, paprastas gausumo dispersijų (arba vidutinių kvadratinių nuokrypių) palyginimas yra beprasmis. Dar vienas komplikuojantis faktorius yra tas, kad gausos svyravimų amplitudės dažnai yra proporcingos vidutiniam gausumui. Pvz. jeigu palyginsime trijų bandinių lango (išmetus nulinius bandinius) lokalias dispersijas ir vidurkius *Panderodus unicostatus* (iš Jočionių-299 gręžinio), mes gausime statistiškai patikimą laipsninę priklausomybę ($\sigma^2(a) = 0,48 * a^{1,2}$, $r=0,76$, $p=0.004$, $n=28$). Ši sistemų savybė pirmą kartą buvo aprašyta ekologinėse sistemose, bet vėliau surasta ir daugelyje kitų biologinių, fizikinių arba socialinių sistemų ir turi Taylor'o dėsnio pavadinimą (Cohen 2014). Šios priklausomybės buvimas konodontų gausos ilgalaikių pokyčių laiko eilutėse veikiausiai susijęs su tuo, kad jos pasižymi multifraktaline struktūra (žiūr. skyrelis apie konodontų gausos dinamiką prižidolio epochoje). Teoriniuose tyrimuose buvo parodyta, kad multifraktališkumas, Taylor'o dėsnis ir $1/f$ svyravimų normavimas turi bendrą dinaminę prigimtį (Kendal and Jørgensen 2011). Minėta svyravimų struktūra pasižymi labai skirtingos sistemos, tačiau biologijoje vienas

iš tikėtinausių jos paaiškinimu būtų tai, kad svyravimų dispersija yra proporcinga gausos vidurkiui todėl, kad tai yra geometrinio (proporcingo individų skaičiui) populiacijų (plačiąja prasme) augimo pasekmė Markovinėje (autokoreliuotoje) aplinkoje (Cohen 2014). Taigi, tam, kad galima būtų palyginti svyravimų dydžio įtaką išmirimo selektyvumui tarp skirtingų rūšių, atsižvelgiant į aptartus matematinius reiškinius susijusius su populiacijos dinamika, šiame darbe buvo naudojama variacijos koeficiento modifikacija. Tam, kad galima būtų palyginti skirtingo ilgio laiko eilučių svyravimų dydį, buvo apskaičiuoti vidutiniai lokalūs (dviejų artimiausių bandinių) variacijos koeficientai. Kiekvienas variacijos koeficientas tokiu būdu buvo apskaičiuojamas mažiausiam (dviejų bandinių ilgio) laiko masteliui, neįtraukiant į skaičiavimus bandinių su nuliniu gausumu. Vidutinis variacijos koeficientas ($\overline{CV}$) buvo apskaičiuojamas pagal šią formulę:

$$\overline{CV} = \frac{\sum_{k=1}^j \sum_{i=1}^b CV2_{ik}}{n}$$

Kur, $\overline{CV}$ yra vidutinis variacijos koeficientas, $CV2$ yra lokalus variacijos koeficientas dviem artimiausiems bandiniams, i - variacijos koeficiento indeksas duotame gręžinyje, b - paskutinis variacijos koeficientas duotame gręžinyje; j - gręžinio indeksas, n , suminis variacijos koeficientų skaičius, naudotas apskaičiuojant esamos rūšies vidutinį variacijos koeficientą.

Gausos svyravimai dažnai pasižymi sudėtinga struktūra. Dėl šios priežasties šiame darbe buvo panaudoti ir kiti matai, atskleidžiantys jos pobūdį. Kaip gausos laiko eilučių „atminties“ matas buvo panaudotas Hurst'o įvertis, kuris yra efektyvus įvertis nagrinėjant šiuolaikinių organizmų populiacijų svyravimų struktūrą, ją vertinant kartu su dispersija arba giminingu matu (Ariño and Pimm 1995). Kitas laiko eilučių „atminties“ matas buvo logaritmuotos galios priklausomybė nuo logaritmuotų dažnių svyravimų spektre apibūdinantis tiesinės regresijos koeficientas. Abiejų matų apskaičiavimui, siekiant didžiausio statistinio patikimumo, buvo naudojamos pačios ilgiausios nagrinėtų konodontų rūšių gausumo laiko eilutės. Hurst'o eksponentė (H) buvo apskai-

čiuojama laiko eilutėms, iš kurių buvo atimtas vidurkis, pasitelkus šią išraišką (pagal (Pfaff 2006); p. 67):

$$\left(\frac{R}{S}\right) = \frac{1}{S_T} \left[\max_{1 \leq k \leq T} \sum_{j=1}^k (a_j - \bar{a}) - \min_{1 \leq k \leq T} \sum_{j=1}^k (a_j - \bar{a}) \right]$$

Tuomet,
$$H = \frac{\log\left(\frac{R}{S}\right)}{\log(T)}$$

Kur, $((R/S))$ yra normuoto intervalo statistika, H – Hurst'o eksponentė, j – bandinio indeksas stratigrafinėje eilutėje, S_T yra gausos vidutinio kvadratinio nuokrypio įvertis nagrinėjamoje stratigrafinėje eilutėje, o T – bandinių skaičius (eilutės ilgis). Visi Hurst'o eksponentės skaičiavimai buvo atlikti naudojant R programą (R 2011).

Gausos pokyčių laiko eilučių galios spektrai buvo apskaičiuoti pasitelkiant Lombo metodą, kuris yra tinkamas stratigrafinių laiko eilučių analizei (t.y. jis yra atsparus bandinių ėmimo intervalų variacijų sukeliams statistiniams iškraipymo efektams) (Lieberman and Melott 2012). Šis metodas taikytinas ir ganėtinai trumpoms laiko eilutėms, ko negalima padaryti naudojantis kitais atžvilgiais panašiu REDFIT algoritmu. Gausos pokyčių galios spektrai buvo apskaičiuoti naudojantis PAST programine įranga (Hammer et al. 2001). Galios spektrų normavimo eksponentės (v) buvo apskaičiuojamos kaip minus regresijos lygties koeficiento (prie prediktoriaus) įvertis logaritmuotos galios priklausomybėje nuo logaritmuoto dažnio (Inchausti and Halley 2003). Tam, kad būtų išvengta iškraipiančių mažų skaičių logaritmovimo efektų, prieš parenkant regresijos modelius, buvo pridėtas „1“ prie visų dažnių ir galių reikšmių (taigi, buvo vykdoma transformacija $\ln(x+1)$).

Vienas iš seniausių žinomų makroekologinių dėsningumų sako, kad daugumos rūšių lokalių gausumų pasiskirstymai yra stipriai asimetriški (Brown 1995; Brown et al. 1995), kaip ir šiame tyrime nagrinėtų konodontų. Skirtumai rūšių gausumų pasiskirstymų asimetrijoje gali būti susiję su rūšių galimybe pasiekti didelį individų skaičių, tai gali būti svarbus veiksnys išgyvenime po katastrofinių įvykių. Didesnė galimybė pasiekti didelius skaičius gali turėti teigiamą įtaką išgyvenimui, tuo tarpu tendencija neigiamiems ekskursams gali

turėti pražūtingus efektus rūšies išlikimui. Šiame darbe ši savybė buvo matuojama naudojant gausumo pasiskirstymo charakteristiką – asimetrijos koeficientą $G(a)$, kuris buvo skaičiuojamas visiems bandiniams turintiems nagrinėjamą konodontų rūšį.

Globalių išmirimų numatymui šiame darbe taip pat buvo patikrinta ir žemesnio hierarchinio lygio procesų – ekstirpacijos (lokalaus ir/arba laikino rūšių išnykimo) bei imigracijos reikšmė. Šiame darbe buvo panaudoti šiuos du procesus aprašantys matai, kurie buvo sukurti šiuolaikinių metapopuliacijų dinamikos aprašymui (Legendre et al. 2008). Vienintelis skirtumas metodologijoje yra tas, kad esamame darbe ekstirpacijos ir imigracijos greičių įverčiai buvo matuojami atmetant pirmą ir paskutinį rūšies pasirodymą ilgiausioje laiko eilutėje, panašiai kaip ir „spragų analizėje“, skirtoje stratigrafinio pilnumo įvertinimui (Foote et al. 2007). Šių įverčių radimo metodika yra tokia (paliekant (Legendre et al. 2008) žymėjimus): tarkime, mes turime tokią stratigrafinę gausumo eilutę (atmetant pirmą ir paskutinį rūšies pasirodymą) XX000X0XX, kur „X“ žymi nenulinį gausumą ir „0“ atitinkamai žymi nulinį gausumą. Tuomet, intervalo ilgis (iki paskutinio bandinio) žymimas t , elementų gausa bandinyje žymima kaip $n(t)$, nulinių gausumų skaičius laiko eilutėje kaip $z(t)$, ekstirpacijos įvykių skaičius iki laiko t žymimas kaip $\varepsilon(t)$, tuo tarpu imigracijos (kolonizacijos) įvykių skaičius iki laiko t žymimas kaip $i(t)$. Tuomet matomas ekstirpacijų greitis ($E(t)$) apskaičiuojamas tokiu būdu:

$$E(t) = \begin{cases} \frac{\varepsilon(t)}{t+1-z(t)} & \text{jeigu } n(t)=0 \\ \frac{\varepsilon(t)}{t-z(t)} & \text{jeigu } n(t)>0 \end{cases}$$

Matomas imigracijos greitis nagrinėjamai rūšiai apskaičiuojamas tokiu būdu:

$$E(t) = \begin{cases} \frac{i(t)}{z(t)-1} & \text{jeigu } n(t)=0 \\ \frac{i(t)}{z(t)} & \text{jeigu } n(t)>0 \end{cases}$$

Pateiktame pavyzdyje turime intervalo ilgį iki laiko t lygų „8“, nulių skaičių lygų „4“, ekstirpacijos įvykių skaičių lygų „2“ ir „2“ kolonizacijos įvykius. Šiuo atveju ekstirpacijos ir imigracijos greičiai bus lygūs „1/2“.

Kaip ir Hurst'o eksponentės bei spektrinės normavimo eksponentės at-

veju, skaičiuojant ekstirpacijos ir imigracijos greičius buvo panaudotos pačios ilgiausio nagrinėjamų rūšių laiko eilutės. Tokiu būdu buvo užtikrintas maksimalus pilnumas ir stratigrafinės informacijos adekvatumas.

Be gausumo dinamiką atskleidžiančių parametrų, išmirimo selektyvumo tyrime taip pat buvo panaudoti geofizikiniai konodontų gyvenamosios aplinkos indikatoriai. Šiam tikslui buvo panaudotos natūralaus gama spinduliavimo reikšmės bandinių ėmimo gyliuose. Kaip jau buvo parodyta ankstesniame skyriuje, gama spinduliuotės intensyvumas yra proporcingas molingos ir biotritinės medžiagos kiekiui. Šis kiekis koreliuoja su baseino gyliu duotoje vietoje (žiūr. platesnį pagrindimą tyrimų medžiagos skyrelyje). Taigi, gama spinduliuotės intensyvumas šiame darbe naudojamas kaip konodontų jūrinės gyvenamosios aplinkos gylio indikatorius. Naudojantis šiuo indikatoriumi, kiekvienai konodontų rūšiai buvo apskaičiuoti trys parametrai: vidutinis gama radiacijos lygis ($\bar{\gamma}$), gama radiacijos intensyvumo vidutinis kvadratinis nuokrypis ($\sigma(\gamma)$) bei gama spinduliuotės reikšmių pasiskirstymo asimetrijos koeficientas ($G(\gamma)$). Vidurkis šiuo atveju nurodo numanomą rūšies mėgstamą egzistavimo gylį, vidutinis kvadratinis nuokrypis nurodo mėgstamų gylių intervalo dydį (aplinkos nišos „platumą“), bei asimetrijos koeficientas nurodo rūšies egzistavimo tendencingumą didesnio ar mažesnio gylio atžvilgiu (aplinkos nišos „formą“). Iki šiol vis dar egzistuoja kontroversija dėl to, ar konodontai buvo nektonianiai arba nekto-bentoniniai organizmai, tačiau konodontų asociacijos su tam tikromis baseino aplinkomis yra tvirtai nustatytas faktas, nurodantis jų rūšių asociaciją su gylio gradientu, kuris yra svarbus šios grupės bendrųjų ekologijos veiksnys (Brazauskas 1993).

2.4.3 Išmirimo selektyvumo nustatymo metodai

Konodontų rūšių išmirimo (arba atvirkščiai išgyvenimo) selektyvumo tyrime, dėl dichotominės atsako funkcijos struktūros („0“ jei rūšis išnyko ir „1“ jei ji išgyveno įvykį) šiame darbe buvo panaudotas atskiras apibendrintųjų tiesinių modelių atvejis – logistinė regresija su logit sąryšio funkcija

(Legendre and Legendre 2012). Prieš konstruojant sudėtingus daugialypės logistinės regresijos modelius, pirmiausia buvo ištirti dvimačiai sąryšiai tarp aptartų rūšių aprašančių parametrų ir išgyvenimo šansų. Po to, kai buvo ištirti visi dešimt, faktorių sekančiam analizės etapui buvo atrinkti tik statistiškai patikimi kintamieji (regresijos polinkį aprašančio parametro β (logaritmuotas šansų santykio) patikimumas siekia $p < 0.1$ lygus). Konstruojant sudėtingus modelius jie buvo sudaromi iš visų įmanomų statistiškai patikimų prediktorių kombinacijų. Sudėtingi modeliai buvo palyginti vieni su kitais, remiantis tikėtinumą santykio kriterijumi ir informacijos indeksais (Claeskens and Hjort 2008). Dėl to, kad duomenų šaltinis yra sudarytas iš mažo stebėjimų skaičiaus, šiame darbe buvo naudojamas koreguotas Akaike'ų informacijos kriterijus (AICc) ir su juo susijęs Akaike'ų svoris (ω). Modelių statistinio patikimumo tikrinimas bei tarpusavio palyginimas buvo vykdomas R statistinio programavimo aplinkoje (R 2011), naudojant AICcmodavg paketą (Mazerolle 2011). Kai kurių kintamųjų reikšmės kai kurių rūšių atveju nebuvo apskaičiuotos (dėl mažo bandinių skaičiaus), todėl kintamųjų skaičiaus padidėjimas modelyje nulėmė dalies stebėjimų (rūšių) atmetimą. Taigi, nagrinėti modeliai su vienu prediktoriumi ir daugialypiai regresijos modeliai dėl skirtingo naudoto informacijos kiekio nėra tiesiogiai palyginami. Tačiau, naudojantis šiomis skirtingomis prieigomis, galima atskleisti pakankamai svarbius dėsningumus.

Išmirimo selektyvumas buvo tiriamas ne tik taikant logistinę regresiją, bet ir naudojant duomenų analizės (angl. data minig) metodus: klasifikavimo ir regresijos medžius (angl. akronimas CART) metodika. Šios metodikos dėka, parodžiusios savo išskirtinį efektyvumą, tiriant šiuolaikinių žinduolių išnykimo riziką (Davidson et al. 2009), galima atskleisti netiesinius bei hierarchinius savo struktūra priežastinius sąryšius, kurie yra būdingi makroekologinėms sistemoms (Izenman 2008; Olden et al. 2008). Veiksnių regresiniai medžiai buvo sudaryti naudojant Rpart paketą R statistinėje aplinkoje (Therneau and Atkinson 1997). Nustatant išsišakojimo taškų regresijos medyje padėtys kaip „nešvarumo“ matas, buvo naudojama ANOVA statistika, kuri leidžia su-

rinkti informaciją apie klasifikavimo paklaidas. Konstruojant regresinį medį, algoritmas pašalindavo tikrai tuos stebėjimus, kurie neturėjo nagrinėjamų parametrų įverčių – taip maksimizuodavo turimos informacijos panaudojimą (Therneau and Atkinson 1997). Vykdam skaičiavimus buvo panaudoti pagal nutylėjimą nustatyti CART algoritmo parametrai.

2.5 Statistiniai ir skaitiniai metodai, naudoti Mulde įvykio konodontų biostratigrafijos, paleoekologijos bei viršutinio homerio integruotos stratigrafijos tyrimuose

2.5.1 Spektrinės analizės metodai Viduklės-61 grėžinio ciklostratigrafijoje

Ciklostratigrafija – tai stratigrafijos mokslo sritis, kuri suskirsto ir koreliuoja nuosėdines uolienas remdamasi cikliškumų jų sudėtyje analize. Šios prieigos dėka, aptikus cikliškumus ir žinant jų dažnius ir amplitudes, galima sužinoti svarbiausių nuosėdinių uolienų kaupimąsi ir biotos evoliuciją nulemiančių procesų prigimtį (astronominę, geodinaminę ir kt.). Viduklės-61 grėžinio tiriamas viršutinio uenlokio intervalas (1269 – 1320 m), kaip rodo graptolitų biostratigrafiniai tyrimai (Radzevičius et al. 2014a), pasižymi išskirtiniu pilnumu, kas savo ruožtu įgalina kiekybinių spektrinių metodų pritaikymą ciklinių procesų paieškoje.

Spektrinės analizės transformuoja pradinį kiekybinį signalą į aibę paprastų funkcijų ($\sin$ ir $\cos$ Furje analizėje), tai savo ruožtu palengvina tolimesnę kiekybinę ir kokybinę nagrinėjamo objekto interpretaciją. Šiame darbe buvo panaudotos dvi metodologijos: Lomb'o analizė, kuri yra trumpo laiko Furje analizės modifikacija, bei vilnelių (angl. wavelet) dažninė ir laikinė signalo analizė. Vilnelių analizė, kurios dėka galima suskaldyti analizuoti signalą į dažninio ir laiko komponentes, leidžia ne tik surasti periodiškumus, bet ir nustatyti jų pastovumą (arba pokyčius) laike. Šis metodas parodė savo efektyvumą hierarchiškai atskleidžiant periodinių pokyčių struktūrą nagrinėjant geofi-

zikinius bei paleontologinius pokyčius (Prokoph and Agterberg 2000).

Gama spinduliuotės pokyčiai (kurie proporcingi molingumo pokyčiams) geologiniame pjūvyje, kurie buvo išmatuoti apytiksliai kas 10 cm intervalais, nulemia, dėka didelės imties, ypač didelį statistinį signalo patikimumą. Prieš atliekant ciklostratigrafinę analizę, iš pradinio gama spinduliuotės pokyčių signalo buvo atimtas surastas, pasitelkus PAST programą, ilgalaikis antros eilės polinomine lygtimi aprašytas trendas ($y = 2.883x + 0.001121x^2 + 1865$, kur y nurodo numatomas gama spinduliuotės reikšmės, o x žymi matavimo gylį minus metrais) kuris gali stipriai iškreipti Lomb'o analizę, nes jos metu priimamas laiko eilutės stacionarumas. Vilnelių analizės metu buvo panaudota Morlet'o „motininės vilnelės“ funkcija, kuri, kaip rodo tyrimai, rodo patikimus rezultatus daugumoje geologinių analizių (Hammer and Harper 2008). Visos ciklostratigrafinės analizės buvo atliktos naudojantis PAST programine įranga (Hammer et al. 2001).

2.5.2 Pirmojo taksono pasirodymo įvykio pasikliauties intervalo radimo metodika

Gėluvos regioninio aukšto integruoto stratigrafinio tyrimo Viduklės-61 grėžinyje metu buvo palyginti itin greita kladogeneze pasižyminčių graptolitų (S. Radzevičiaus duomenys ir analizė) stratigrafiniai paplitimo intervalai su konodontų stratigrafiniais paplitimais. Vėliau šių taksonų stratigrafinis paplitimas buvo palygintas su nuosėdinių uolienų stratigrafinė kaita, gama spinduliuotės pokyčių dėsninumais, taikant ciklostratigrafines prieigas, bei stabilių anglies izotopų santykių $\delta^{13}\text{C}$ trendu (duomenys apie izotopų reikšmes paimti iš (Martma et al. 2005)).

Graptolitų stratigrafija pasižymi didžiausiu tikslumu, tuo tarpu anglies izotopinius ekskursus, susijusius su greitais Žemės sistemos pokyčiais, galima

atsekti skirtingose baseino dalyse, tačiau kartais atsiranda sunkumų dėl jų tikslaus identifikavimo (pvz. ar sekliose ir giliose aplinkose matomi teigiami ekskursai yra tapatūs?). Nagrinėjant viršutinio homerio ir apatinio ludlovio konodontų pirmų ir paskutinių pasirodymų eigą, galima „pririšti“ anglies izotopinius trendus prie tikslesnės graptolitų skalės. Taip yra dėl to, kad dauguma konodontų gyvendavo seklesnėse aplinkose nei graptolitai. Taigi, jų rūšių makroevoliucinių įvykių sąsajų radimas su graptolitine biostratigrafine skale ir $\delta^{13}\text{C}$ pokyčiais suteikia tikslios uolienų koreliacijos skirtingose Baltijos silūro sedimentacinio baseino dalyse galimybes. Tai savo ruožtu leidžia geriau suprasti regioninę Mulde's masinio išmirimo ir poišmiriminio atsistatymo eigą.

Išvardintiems tikslams pasiekti sudaro kliūtis skirtingų organizmų grupių paleontologinis metraščio nepilnumas. Apie šį paleontologinio metraščio informacinio nepilnumo efektą, rašė dar Ch. Darwin'as, norėdamas paaiškinti tolygių perėjimų tarp atskirų rūšių radimo retumą (pvz.): „Kilnysis geologijos mokslas, dėka jo metraščio ypatingo netobulumo, netenka savo šlovės. Į Žemės pluta, kartu su joje esančiomis liekanomis, reiktų žiūrėti ne kaip į gerai užpildytą muziejų, o kaip į varganą skubotai retais intervalais surinktą kolekciją“ ((Darwin 1859); autoriaus vertimas). Ilgai atgrasiusi paleontologus nuo teorinių evoliucinių tyrimų (Eldredge and Gould 1972), ši paleontologinio metraščio neadekvatumo prielaida tapo testuotina. Tyrinėjant rūšių pirmus ir paskutinius pasirodymus K/Pg masinio išmirimo riboje, tapo aišku, kad dėka organizmų išlikimo atsitiktinių efektų matomi stratigrafiniai intervalai yra „apkarpyti“, taigi, lyginant daugelio taksonų išnykimų datas, jų išmirimai bus nustumti į praeitį (taip vadinamas „Signor'o-Lips'o efektas“ (Signor and Lipps 1982)), o pats išmirimo impulsas atrodys daug nuožulnesnis ir išsisklaidęs laike. Tokiu būdu, paleontologinio metraščio nepilnumas įvykių atžvilgiu veikia kaip žemo dažnio signalo filtras.

Vėliau, norint įveikti aprašytą iškraipantį efektą, buvo sukurtos mėginių ėmimo dažniu ir jų stratigrafiniu pasiskirstymu paremtos makroevoliucinių įvykių padėties pasikliauties intervalų skaičiavimo metodikos. Šiuo metu yra

sukurtos įvairios metodikos, atitinkančios fosilijų išsisaugojimo potencialo pobūdį priklausomai nuo to, ar kinta rūšies aptikimo tikimybė bėgant laikui ar ne. Šiame darbe buvo panaudota neparametrinių pasikliauties intervalų metodika, kuri nereikalauja nesikeičiančios taksono patekimo į bandinį tikimybės prielaidos (Hammer and Harper 2008; Marshall 1994). Šis metodas esamoje situacijoje yra pranašesnis už parametrinius metodus, nes tiriamame Viduklės-61 grėžinyje yra matomi ilgalaikiai pokyčiai litologijoje, taigi ir pradinėse aplinkos sąlygose. Žinant tvirtas konodontų paplitimo asociacijas su aplinkos gradientais (Brazauskas 1993), šie aplinkos pokyčių trendai turėjo paveikti atskirų konodontų rūšių aptikimo tikimybių pokyčius laike. Neparametriniai pirmųjų pasirodymų įvykių pasikliauties intervalai buvo apskaičiuoti naudojantis PAST programine įranga (Hammer et al. 2001). Pasikliauties intervalų dydžio apskaičiavimui buvo panaudotas fosilingų horizontų (bandinių, turinčių nagrinėjamą taksoną) skaičius bei matomo stratigrafinio intervalo ilgis iš anksto priimant pasikliauties intervalo tikėtimumo lygį ($p=0,95$).

2.5.3 Konodontų taksonominės įvairovės, ekstirpacijos ir imigracijos dinamikos Ledų-179 grėžinyje tyrimo metodai

Tiriant šelfines ir priekrantines (lagūnines aplinkas) atspindinčio Ledų-179 grėžinio integruotą stratigrafią pagal konodontus, stabilių anglies izotopų ($\delta^{13}\text{C}$) trendus bei pokyčius gama spinduliuotėje, dėka nemažos konodontų įvairovės aptiktos šiame pjūvyje, buvo ištirta jų paleoekologinė dinamika. Remiantis atpažintų bandiniuose rūšių aptikimo duomenimis, kurie buvo suvesti į buvimo-nebuvimo matricą (kur buvimai buvo žymimi „1“ o nebuvimai „0“), stratigrafinėi eilutei buvo apskaičiuotos trys metrikos, atspindinčios konodontų bioįvairovės apyvartą: stebimą rūšinės įvairovės lygį (a), proporcingą imigracijos greitį (I) ir proporcingą ekstirpacijos greitį (E).

Stebimas įvairovės lygis (a) buvo apskaičiuojamas tiesiog kaip suskaičiuotų rūšių skaičius mėginyje. Kiti du matai apskaičiuojami šiek tiek sudėtin-

giau. Taksonų atsiradimų (ir imigracijų) ir ekstirpacijų (arba lokalių ir laikinų išnykimų) kiekiai lyginant vieną po kito einančius bandinius yra stipriai priklausomi nuo prieš tai buvusios įvairovės: pvz. kuo daugiau egzistavo rūšių, tuo didesnė galimybė joms (lokaliai ir laikinai) išnykti. Dėl šios priežasties buvo pasirinkti standartizuoti matai (t.y. absoliutūs skaičiai padalinami iš potencialios įvairovės).

Pirmasis žingsnis apskaičiuojant imigracijos greičius buvo buvimo-nebuvimo matricos transformacija į imigracijos įvykių matricą, pritaikant šį veiksma visoms rūšims:

$$\begin{cases} \mathbf{1} & \text{jeigu } (p_{ji}-p_{ji-1}) > 0 \\ \mathbf{0} & \text{kitu atveju} \end{cases}$$

Čia „0“ ir „1“ yra imigracijos matricos reikšmės, p_{ji} yra rūšies „j“ būseną buvimo-nebuvimo matricoje ties esamu mėginiu „i“, o p_{ji-1} yra tos pačios rūšies būseną buvimo-nebuvimo matricoje prieš tai buvusiam (gilesniame arba senesniame) mėginyje (t.y. „i-1“).

Ekstirpacijos matrica apskaičiuojama analogišku būdu:

$$\begin{cases} \mathbf{1} & \text{jeigu } (p_{ji}-p_{ji-1}) < 0 \\ \mathbf{0} & \text{kitu atveju} \end{cases}$$

Proporcingi imigracijos greičiai (I) buvo apskaičiuojami kaip visų rūšių imigracijos įvykių suma ties laiko momentu (bandiniu) „i“ padalinus iš rūšių skaičiaus (n), kuris yra stebimas prieš tai buvusiam laiko momente (bandinyje) „i-1“ (paskutinis skaičius atspindi rūšių imigracijos potencialą esamu laiko momentu iš prieš tai buvusio laiko momento perspektyvos). Skaičiuojant proporcingus imigracijos greičius buvo padaryta prielaida, kad kiekviena nagrinėta rūšis tarp pirmo ir paskutinio jos pasirodymo nagrinėjamame pjūvyje egzistavo regioniniame rūšių rinkinyje. Taigi, įvertinant potencialios rūšinės įvairovės lygį (n) kiekviename laiko momentu buvo naudojami interpoluoti įvairovės įverčiai. Proporcingi ekstirpacijos greičiai (E) buvo apskaičiuojami panašiai kaip ir proporcingi imigracijos greičiai, išskyrus tai, kad vietoje imigracijų įvykių skaičiaus buvo susumuotas ekstirpacijų įvykių skaičius. Skaičiuojant I ir E reikšmes stratigrafinėse laiko eilutėse, jeigu įvairovės

lygis pasiekdavo nulinį lygį, tam, kad būtų išvengta aritmetinio neapibrėžtumo, vietoj „0“ buvo priimamas mažiausias teigiamas sveikasis skaičius („1“).

Tam, kad galima būtų išsiaiškinti nagrinėjamų makroekologinių veiksnių (stebimo įvairovės lygio, proporcingų imigracijos ir ekstirpacijos greičių) parametrų evoliuciją laike, šiame darbe buvo panaudota taip vadinama daugybinių pokyčių taškų metodologija, pritaikant „changepoint“ paketą R statistinio programavimo ir skaičiavimo aplinkoje (Killick and Eckley 2013; R 2011). Šio tipo analizė leidžia įvertinti tikslius nagrinėjamų parametrų statistinius pokyčius jų laiko eilutėse; pvz. ar yra sistemingas pokytis įvairovės vidurkio ir/arba dispersijos reikšmėse (Killick and Eckley 2013). Pokyčiai stebimoje rūšių įvairovėje buvo modeliuojami kaip Puasono procesas su vienu parametru, aprašančiu diskrečių retų įvykių (šiuo atveju rūšių pakliuvimų į bandinius) buvimo tikimybę. Iš kitos pusės, dėl to, kad proporcingų greičių (I ir E) reikšmės yra santyčiai (dažnai trupmeniniai), jie buvo modeliuojami kaip Gauso kintamieji aprašomi dviem parametrais (vidurkiu ir dispersija).

Visos trys makroekologinių parametrų laiko eilutės buvo testuotos dėl statistiškai reikšmingų pokyčių jų vidurkiuose ir dispersijose (Puasono procese vidurkis ir dispersija yra lygūs) galimybės. Statistinių parametrų pokyčių taškai buvo ieškomi naudojantis apytiksliu binariniu segmentacijos algoritmu, kuris yra pranašesnis už kitus tam pačiam tikslui tinkamus algoritmus tame, kad prieš jį paleidžiant, galima nustatyti maksimalų pokyčių taškų skaičių, kas savo ruožtu mažina sprendimo „persimokymo“ tikimybę (Auger and Lawrence 1989; Killick and Eckley 2013). Visose daugybinių pokyčių taškų analizėse maksimalus pokyčių taškų kiekis buvo apribotas iki penkių.

2.6 Statistiniai ir skaitiniai, metodai naudoti viršutinio pržidolio konodontų gausos dinamikos tyrimuose

2.6.1 Laikinio konodontų gausumo svyravimų maštavavimo nustatymo metodai: lakūnariškumas, Hurst'o eksponentės ir gausumo pokyčių spektrai

Skirtinguose laiko ir erdvės masteliuose dominuoja eilė skirtingų ekologinių ir evoliucinių procesų, kurie nulemia lokalų rūšių gausumą ir jų taksonominę sudėtį. Dėl šios geobiologinių sistemų savybės bandinių ėmimo schemos ypatybės yra ypač svarbios norint išsiaiškinti varomuosius pokyčių mechanizmus, kurių poveikis gali priklausyti nuo nagrinėjamo laiko ir erdvės mastelio (Bennington et al. 2009).

Tam, kad būtų nustatytos laikinio konodontų ekologinės gildijos gausos kintamumo maštavavimo savybės buvo panaudota taip vadinama lakūnariškumo (angl. lacunarity) analizė, kuri yra paremta slenkančios „dėžės“ algoritmu. Lakūnariškumas – tai dėsingumą aprašantis matas, kuris matuoja signalo heterogeniškumo laipsnį skirtinguose masteliuose. Šio statistinio mato pritaikymas buvo generalizuotas kiekybinių tolydžių duomenų tipui R. Plotnick'o ir kolegų (Plotnick 1995; Plotnick et al. 1996). Lakūnariškumo grafikas vienu metu vizualizuoja laikinius (arba erdvinius) dėsingumus keliuose raiškos lygiuose. Ši metodika veikia tokiu būdu (Plotnick and Sepkoski 2001):

- Analizuojamoje laiko eilutėje patalpinamas duoto ilgio t langas (arba „dėžė“), kurioje susumuojamos visos į ją patenkančios laiko eilutės reikšmės.
- Toliau, langas yra perstumiamas per vieną reikšmę (ir dalinai persidengia su prieš tai buvusiu langu). Jame vėl susumuojamos visos patekusios laiko eilutės reikšmės.
- Šis procesas pakartojamas visam laiko eilutės ilgiui (T), tokiu būdu sužinant į langus patekusių reikšmių pasiskirstymą nagrinėjamame mastelyje.
- Šis procesas pakartojamas eilei lango dydžio mastelių (nuo 1 iki $T/2$).
- Kiekviename lango dydžių mastelyje nustatomas langų reikšmių vidurkis m ir dispersija s^2 . Vėliau, naudojantis šiais parametrais apskaičiuojamas lakūnariškumas $\Lambda = (s^2 / m^2) + 1$.

mas lakūnariškumas $\Lambda = (s^2 / m^2) + 1$.

Sužinojus lakūnariškumo reikšmes visiems nagrinėjamiems laiko maste-

liams (ws), logaritminėse koordinatėse sudaromas lakūnariškumo priklausomybės nuo lango dydžio grafikas ($\ln(\Lambda)$ prieš $\ln(ws)$), kuris perteikia kokia yra heterogeniškumo priklausomybė nuo nagrinėjamo mastelio, kas savo ruožtu nurodo į galimus signalą generuojančius procesus. Baltojo triukšmo procesai sukuria eksponentiškai mažėjančių reikšmių profilius (didžioji dalis kintamumo koncentruojasi mažesniuose masteliuose), klasterizacija kuriame nors mastelyje sukuria teigiamą iškilimą kreivėje, tuo tarpu multifraktalinis procesas atrodo kaip tiesi mažėjanti linija ir pan. (Plotnick 1995).

Šiame darbe, pasitelkiant lakūnariškumo metodiką, buvo analizuojamos standartizuotos gausos, arba konodontų elementų koncentracijų (konodontų elementų kiekis, padalintas iš bandinio masės) bei nestandartizuotos gausos laiko eilutės. Taipogi, buvo išanalizuotos randomizuotos pradinio duomenų laiko eilutės, kurių ansambliai buvo panaudoti kaip nuliniai modeliai baltojo triukšmo (ne-fraktalianiams) procesams, nes randomizuotos laiko eilutės išlaiko reikšmių amplitudžių pasiskirstymą, tačiau tokiu būdu iš jų pašalinama bet kokia tarp jų buvusi laikinė autokoreliacija (Plotnick and Sepkoski 2001). Papildomai prie nulinių modelių testavimo buvo atliktas lakūnariškumo profilių daugiamodelinis palyginimas, remiantis informacijos teorija paremtais metodais. Buvo palyginti du modeliai: tiesinis ($\ln(\Lambda) \sim \ln(ws)$), atitinkantis multifraktalinį procesą, ir neigiamas eksponentinis ($\ln(\Lambda) \sim \exp(-\ln(ws))$) modelis, kuris atitinka baltojo triukšmo modelį. Šie modeliai buvo palyginti tarpusavyje naudojant koreguotą Akaike'ų informacijos kriterijus (AICc) ir su juo susijusius Akaike'ų svorius (ω), naudojantis AICcmodavg paketu R statistinio skaičiavimo ir programavimo aplinkoje (Mazerolle 2011; R 2011). Šie dviejų tipų statistiniai metodai suteikė galimybę sužinoti, koku būdu nestandartizuoti duomenys ir stratigrafinio pilnumo laipsnis gali įnešti iškraipiančius efektus į pradinį biologinį signalą.

Vienas iš fundamentaliausių laiko eilutės atributų yra jos „atminties“ laipsnis, kuris dažnai naudojamas interpretuojant nagrinėjamo signalo generuojančius mechanizmus. Normuoto intervalo (R/S) statistika yra vienas iš metodų (apskaičiuojant H arba Hurst'o eksponentę), kurių dėka galima išsiaiškinti

koku būdu įmanomų reikšmių intervalas, koreguotas pagal santykinę dispersiją, didėja bėgant laikui (Ariño and Pimm 1995). Trumpiems laiko intervalams ši statistika gali pasižymėti mažu tvirtumu dėl trumpalaikių autokorelacijų ir heteroskedastiškumo (Pfaff 2006). Tam, kad būtų galima patikrinti H įverčių statistinį patikimumą, šiame darbe buvo sugeneruoti nuliniai H įverčių pasiskirstymai, paskaičiavus šią statistiką šimtui randomizuotų empirinių sekų kiekvienai nagrinėtai laiko eilutei. Laiko eilučių permutacijos lakūnariškumo ir Hurst'o eksponentės analizėse buvo vykdomos naudojantis statistiniu paketu gtools R statistinėje aplinkoje (R 2011; Warnes et al. 2008).

Panašiai kaip ir H įvertis, λ statistinę signalo prigimtį (jo koreliacinę struktūrą) nurodo ir jo spektro forma. Taigi, suradus gausos pokyčių spektrus naudojantis REDFIT algoritmu PAST statistiniame pakete (Hammer et al. 2001), buvo parinkti tiesinės regresijos modeliai tarp logaritmuotos spektro galios ir logaritmuoto dažnio. Krypties koeficientas nurodo λ generuojančio proceso prigimtį, pvz. nulinis polinkis rodo, kad procesas yra neautokoreliuotas (t.y. „baltasis“ triukšmas), tuo tarpu jeigu jo polinkis yra tarp nulio ir „-1“ tai nurodo, kad signalas yra „rožinis“ triukšmas (Yacobucci 2005).

2.6.2 Konodontų gausumo dinamikos stabilumas – maksimalios Lyapunov'o eksponentės nustatymo metodas

Tam, kad būtų galima sužinoti maksimalią Lyapunov'o eksponentę ($\lambda_{\max}$) buvo ištirta standartizuota Šešuvio-11 gręžinio viduriniojo ir viršutinio prižidolio konodontų gausumo pokyčių laiko eilutė. Šiam tikslui buvo pasirinktas minėtas gręžinys iš dviejų tirtų todėl, kad jame matomi mažesni litologiniai svyravimai (taigi, jis yra izotafonomiškas), bei šiame gręžinyje yra žinomi bandinių svoriai. Taipogi, šiame gręžinyje laiko eilutės ilgis (bandinių skaičiumi) yra žymiai didesnis nei Viduklės-61 gręžinyje. Dėka šių trijų veiksnių, pradinis konodontų gausos dinamikos signalas turėtų būti kur kas mažiau iškreiptas nei Viduklės-61 gręžinyje.

Maksimali (didžiausia) Lyapunov'o eksponentė apibūdina dinaminės sistemos stabilumą fazinėje (arba būsenų) erdvėje, t.y. jos jautrumą pradinio sąlygų pakeitimui (Hastings et al. 1993). Šiame darbe buvo panaudotas metodas, kurio dėka galima įvertinti maksimalią Lyapunov'o eksponentę tiesiogiai iš empirinio signalo struktūros, bei kuris yra atsparus laiko eilutės ilgio, triukšmo kiekio duomenyse, talpinančių dimensijų skaičiaus ir rekonstrukcinio vėlinimo atžvilgiu (Rosenstein et al. 1993). T.y. šis metodas yra tinkamas analizuojant „trumpas“ ir potencialiai „triukšmingas“ paleoekologines laiko eilutes. Maksimalios Lyapunov'o eksponentės reikšmės paieška ir paieškos parametrų parinkimas buvo vykdomi naudojantis statistiniu paketu tseriesC-haos (DiNarzo 2007), kuris naudoja TISEAN algoritmą (plačiau (Hegger et al. 1999)), R statistinės analizės ir programavimo aplinkoje (R 2011).

2.6.3 Koreliacijos tarp konodontų gausumo ir aplinkos indikatorių nustatymo metodai

Tyrimo metu buvo atliktos dviejų tipų koreliacinės analizės. Visų pirma buvo patikrinta ar egzistuoja koreliacija tarp konodontų elementų dažnių ir aplinkos būsenų indikatorių, o po to buvo atliktos slenkančio lango lokalizuotos koreliacinės analizės. Prieš pradedant koreliacinę analizę laiko eilučių dispersijos buvo standartizuotos atlikus Box-Cox transformaciją naudojantis PAST statistine programa (Hammer et al. 2001), o vėliau iš naujai gautų laiko eilučių buvo atimti jų vidurkiai. Po šių dviejų matematinių procedūrų, naujoms laiko eilutėms tam, kad būtų išvengta „melagingos koreliacijos“ reiškimo (kuris gali atsirasti koreliuojant nesusijusias nestacionarių laiko eilučių reikšmes), buvo atlikta generalizuoto diferencijavimo procedūra, kuri nesiremia idealios autokoreliacijos tarp laiko eilutės narių prielaida, kuri yra būtina atliekant paprastą diferencijavimą (plačiau apie metodiką galima surasti (McKinney 1990; McKinney and Oyen 1989)). Atlikus slenkančio lango koreliacines analizes ir sukonstravus naują koreliacijos koeficientų laiko eilutę,

buvo užbrėžtos kritinės reikšmės (α) esamam imties dydžiui (n) su $v=n-2$ laisvės laipsnių skaičiumi ((Sokal and Rohlf 1995); kritinės reikšmės paimtos iš (Rohlf and Sokal 2012)), kurias viršijus, buvo priimama, kad koreliacijos koeficientai yra statistiškai patikimi. Ši prieiga leido pamatyti sąryšių tarp paleobiologinių ir geofizikinių kintamųjų kaitą ir galimus sąsajų struktūrinius pokyčius.

Dažnai stebint pokyčius įvairių sistemų funkcionavimo būsenose pasikeičia jų parametrų svyravimo pobūdis. Todėl, šalia slenkančio lango koreliacijos koeficientų laiko eilutės, palyginimui buvo apskaičiuotos (ir vizualizuotos) lokalizuotos slenkančio lango anglies izotopų santykių ir konodontų gausumo pokyčių vidutinių kvadratinų nuokrypių reikšmės.

2.6.4 Spektriniai ciklinių procesų konodontų gausume tyrimo metodai

Atliekant cikliškumų konodontų gausoje paieškos tyrimą buvo panaudoti tiesinės spektrinės analizės metodai, analogiški tiems, kurie buvo panaudoti geofizikiniais duomenimis paremtame viršutinio uenlokio ciklostratigrafijos tyrime. Dėl to, kad konodontų gausumo pokyčių laiko eilutės pasižymėjo trendais vidurkiuose ir dispersijose, prieš jas spektriškai analizuojant joms buvo atlikta Box-Cox transformacija. Vėliau, norint išvengti žemo dažnio iškraipinčių efektų, taipogi buvo atliktas transformuotų laiko eilučių „priešbalinimas“ atimant iš jų vidurkius ir linijinius trendus (Hinnov and Goldammer 1991). Dėl to, kad stratigrafiniai bandiniai nėra visiškai tolygiai išsidėstę, kas gali apsunkinti periodiškumų identifikavimą, šiame darbe buvo panaudotas specialus REDFIT algoritmas PAST aplinkoje (Hammer et al. 2001), kuris yra nejautrus tokioms variacijoms. Naudojant šį algoritmą, taipogi galima testuoti spektrinių galios pikų statistinį patikimumą jų tikrojo periodiškumo atžvilgiu. Kitaip nei daugelio kitų algoritmų atveju, šiame algoritme apskaičiuojami pirmos eilės autoregresinio proceso AR(1) pasikliauties intervalai, kurie

tarnauja kaip nulinis modelis (remiantis χ^2 skirstiniu) šiam atsitiktiniam procesui (Schulz and Mudelsee 2002). Jei spektro galios reikšmės viršija pasikliauties intervalų reikšmes, tuomet nulinis modelis falsifikuojamas ir priimama nagrinėjamo periodiškumo buvimo duotoje laiko eilutėje hipotezė. Šalia šio metodo taipogi buvo panaudota anksčiau aprašyta vilnelių (wavelet'ų) analizė, kuri leidžia vienu metu analizuoti spektrinės energijos pasiskirstymą laike ir tarp skirtingų dažnių, tokiu būdu suteikiant galimybę atpažinti ciklinių ir epizodinių procesų nestacionarumą. Sudarant konodontų gausumų laiko eilučių skaleogramas (laiko-dažnio-„galios“ diagramas), buvo naudojama Morleto „motininė“ vilnelė (Hammer and Harper 2008).

3 TYRIMŲ REZULTATAI IR DISKUSIJA

3.1 Landoverio-Uenlokio Irevikeno įvykis

3.1.1 Konodontų rūšių išlikimą Irevikeno masinio išmirimo metu nulėmę veiksniai

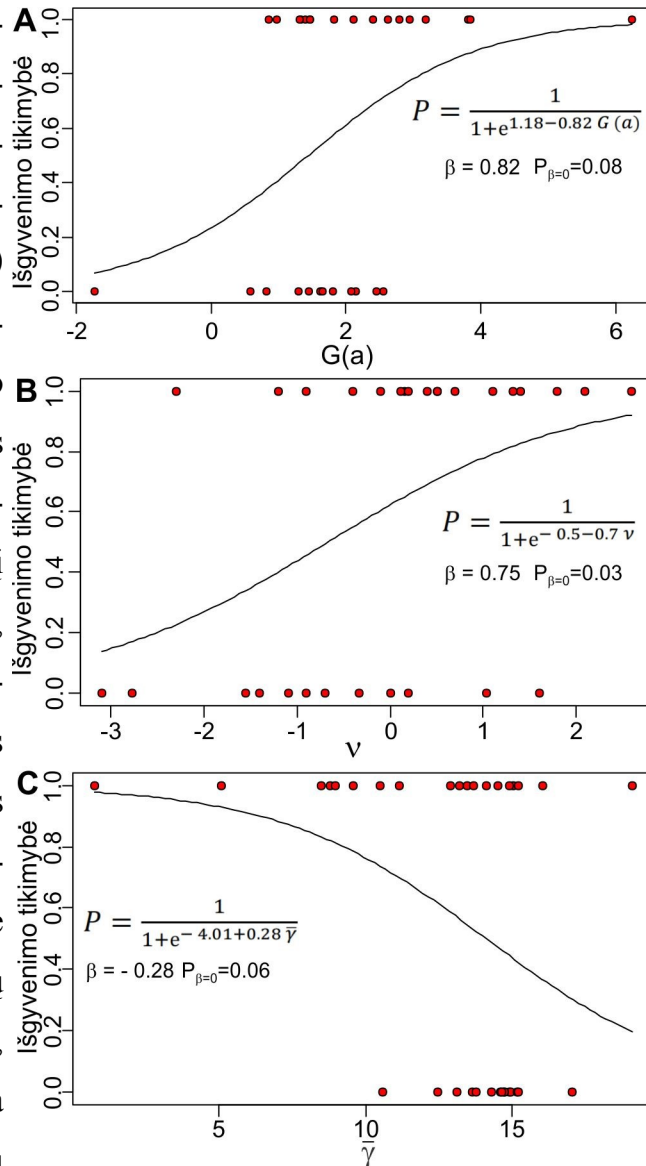
Dvimačių logistinių regresijų analizės, kurios buvo atliktos dešimčiai prediktorių, kurie buvo nagrinėti Ireviken'o konodontų išmirimo įvykio selektyvumo nustatyme, pateikė įdomių rezultatų. Nagrinėjamuose rezultatuose parametras β yra logistinės regresijos koeficientas prie prediktoriaus. Taigi, vidutiniai gausumai ($\beta = 0.06$; $p = 0.51$; $n=34$), suvidurkinti variacijos koeficientai ($\beta = 0.39$; $p = 0.86$; $n=31$), Hurst'o eksponentės ($\beta = 6.49$; $p = 0.2$; $n=30$), ekstirpacijos greičiai ($\beta = 1.02$; $p = 0.32$; $n=29$), imigracijos (kolonizacijos) greičiai ($\beta = 2.12$; $p = 0.26$; $n=27$), aplinkos indikatorių (gama spinduliuotės reikšmių bandinių ėmimo vietose) vidutiniai kvadratiniai nuokrypiai ($\beta = 0.31$; $p = 0.39$; $n=31$), o taipogi gama spinduliuotės reikšmių ko-

nodontų radimvietėse asimetrijos koeficientai $G(\gamma)$ ($\beta = -1.21$; $p = 0.11$; $n=30$) buvo statistiškai nepatikimi (ties $p < 0.1$ lygiu) konodontų išmirimo tikimybių prediktoriai. Tuo tarpu statistiškai patikimai aprašė konodontų išnykimo tendencijas trys kintamieji (7 pav.): gausumo svyravimų maštavimo eksponentės (ν) ($\beta = 0.75$; $p = 0.03$; $n=30$), po kurių sekė vidutinės gama spinduliuotės reikšmės radinių vietose (=nuosėdų molingumo laipsnis) ($\bar{Y}$) ($\beta = -0.28$; $p = 0.06$; $n=34$), kurios atspindėjo baseino aplinkas mėgstamas konodontų rūšių, ir konodontų dažnių bandiniuose asimetrijos koeficientai $G(a)$ ($\beta = 0.82$; $p = 0.08$; $n=29$).

Naudojantis surastais trimis geriausiais išgyvenimo tikimybės prediktoriais, buvo sukurtas išsamus jais paremtų sudėtingų daugialypių logistinių modelių rinkinys: trys modeliai su dviem prediktoriais ir vienas su visais trimis. Šie modeliai buvo palyginti tarpusavyje naudojant „apkarpytą“ duomenų rinkinį, kuriame buvo paliktos tos rūšys, kurios turėjo visus nagrinėjamus parametrus (iš viso $n=29$). Modelių palyginimas ir išrikiavimas, kurie buvo vykdomi pasitelkiant Akaike'ų informacinius kriterijus (AICc) ir asocijuotus Akaike'ų svorius (ω), parodė, kad geriausias modelis buvo vienas iš pačių paprasčiausių, į kurį buvo įtrauktas rūšių lokalių gausumų asimetrijos koeficientas ($G(a)$) ir vidutinis mėgstamo substrato pobūdis, atspindėtas gama spinduliuotės intensyvumu ($\bar{Y}$) (lentelės 1 ir 2). Abu kintamieji geriausiame daugialypiame logistinės regresijos modelyje buvo statistiškai patikimi ($p < 0.05$). Nagrinėjant geriausią daugialypį modelį buvo surasta, kad kuo didesnis (į teigiamą pusę) gausumų pasiskirstymo asimetrijos koeficientas, tuo didesnė rūšių išlikimo tikimybė, taip pat kuo mažesnės gama spinduliuotės reikšmės ties bandiniais, kuriuose buvo surastos nagrinėjamos rūšys, tuo buvo didesnė tų rūšių išlikimo tikimybė Ireviken'o masinio išmirimo metu. Kitas kintamasis (ν) (gausumo pokyčių maštavimo eksponentė), buvo perteklinis, nes jo įtraukimas į patį sudėtingiausią modelį (su 3 kintamaisiais ir 4 parametrais) pridėjo labai nedaug aiškinamosios galios (t.y. nedaug sumažino deviacijos statistiką) aprašant išmirimo selektyvumą (1 lentelė).

Regresijos medžių analizės rezultatai (8 pav.) yra labai panašūs į logistinės analizės bei daugiamodelinės atrankos rezultatus, išskyrus tai, kad geriausiame regresiniame medyje kaip svarbus kintamasis taip pat figūruoja $E(t)$ ekstirpacijos greitis, kuris teigiamai koreliuoja su išlikimo tikimybe. Geriausias regresinis medis pasižymi mažesniu tikslumu aprašant duomenų šaltinį (paaiškinta 40.8 % deviacijos), tuo tarpu geriausias daugiamatės logistinės regresijos modelis paaiškino 48.9 % deviacijos (paklaidos mato, naudoto konodontų išmirimų analizėje). Šie skirtumai paaiškintų duomenų kiekyje gali būti pagrįsti tuo, kad regresijos medis naudoja visą duomenų šaltinį, tuo tarpu daugiamatės regresijos metu atmetami stebėjimai, kuriuose nėra bent vienos nagrinėjamo kintamojo reikšmės.

Aptarti regresinių analizių rezultatai rodo, kad nėra matoma jokios statistiškai patikimos asociacijos tarp lokalaus konodontų gausumo (remiantis vidurkiniais įverčiais) ir jų išgy-



7 pav. Geriausi logistiniai regresiniai modeliai, aprašantys konodontų išlikimo selektyvumą Ireviken'o masinio išmirimo metu. (A) Konodontų gausumo pasiskirstymų asimetrijos koeficientai ($G(a)$); (B) Spektrinės eksponentės (ν) apskaičiuotos pagal ilgiausią kiekvienos rūšies stratigrafinę gausos pokyčių eilutę; (C) Vidutinės gama spinduliuotės reikšmės ($\bar{y}$) nagrinėjamos rūšies aptikimo vietoje asociacijos su išlikimo tikimybėmis. Lygtyse naudojami sutartiniai ženklai: P, išlikimo masinio išmirimo metu tikimybė, β , nagrinėjamo kintamojo įvertis logistinėje lygtyje, $P_{\beta=0}$ yra reikšmė skirta patikrinti hipotezei, kad koeficientas β yra lygus nuliui.

1 lentelė. Sudėtingų logistinių modelių, aprašančių konodontų išlikimo tikimybę Ireviken'o masinio išmirimo metu tarpusavio palyginimas ir atranka, remiantis $n = 29$ stebėjimais. Modeliai palyginti ir išrikiuoti nuo geriausio iki prasčiausio remiantis Akaike's koeficientais (AICc) ir su jais asocijuotais Akaike's svoriais (ω).

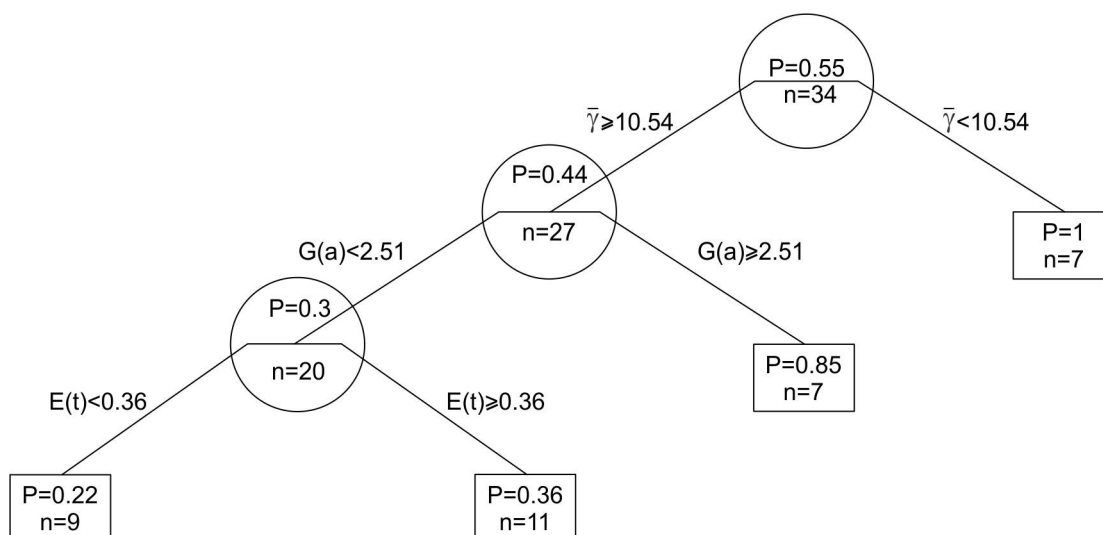
Modelis	Parametrų skaičius	AICc	ω	Log-tikėtinumas	Paišykta deviacija (%)
$G(a), \bar{y}$	3	27.05	0.71	- 10.04	48.9
$G(a), v, \bar{y}$	4	28.91	0.28	- 9.62	51.0
$v, \bar{y}$	3	36.80	0.01	- 14.92	24.1
$G(a), v$	3	36.88	0.01	- 14.96	23.9

venimo Ireviken'o masinio išmirimo metu. Šis dėsningumas yra kongruentiškas su ankstesnių tyrimų, kurių metu buvo tikrinama organizmų gausos įtaka rūšių išlikimui, rezultatais. Paleobiologiniai makroevoliuciniai tyrimai parodė, kad ryšis tarp rūšių (ir arba genčių) gausumo su jų geologine trukme yra labai silpnas arba neegzistuojantis (Clapham and Payne 2011; Harnik 2011; Harnik et al. 2012), bet kai kada netiesiškas ir stipriai priklausomas nuo konteksto (Simpson and Harnik 2009; Zaffos and Holland 2012). Tačiau, gali būti, nesurasti sąryšiai tarp gausumo ir rūšių išlikimo tikimybės gali būti susiję su silpna testų galia, turint mažą gausos efekto dydį (išlikimui) bei santykinai mažą (rūšių skaičiumi) testuojamą imtį (Payne et al. 2011).

Ankstesnių tyrimų metu buvo pasiūlyta, kad didelis kintamumas populiacijos dydyje yra svarbus veiksnys, didinantis išnykimo riziką (Inchausti and Halley 2003; Pimm et al. 1988; Vucetich et al. 2000). Teorinė priežastis, ko-

2 lentelė. Geriausio daugialypės logistinės regresijos modelio parametrų įverčių lentelė. β_i parametrų įverčiai; SE – standartinės paklaidos; p – reikšmė tikrinti hipotezei, kad β_i lygus 0

Kintamieji	β_i	SE	p
$G(a)$	2.41	1.11	0.03
$\bar{y}$	-1.09	0.50	0.02



8 pav. Regresinio medžio modelis, kuris atskleidžia nagrinėtų kintamųjų asociaciją su kondonų rūšių išlikimo tikimybe Ireviken'o masinio išmirimo metu. Surastos išlikimo tikimybės (P) ir atitinkamas rūšių skaičius, kuriam pritaikomi tikimybiniai įverčiai (n) kiekviename medžio išsišakojimo taške yra patalpinti apskritimuose, tuo tarpu tie patys parametrai medžio galuose (viršūnėse) yra patalpinti stačiakampiuose. Sutartiniai ženklai: ($\bar{y}$), vidutinė gama spinduoliuotės reikšmė nagrinėjamos rūšies radimo vietoje, ($G(a)$), rūšių gausumo pasiskirstymų asimetrijos koeficientas, ($E(t)$), stebimas ekstirpacijos greitis.

dėl didesnis kintamumas asocijuojasi su išnykimu, yra ta, kad gausumas yra organizmų dauginimosi procesų rezultatas, kuris savo ruožtu yra dauginamasis (matematiškai) procesas, o kintamumas mažina multiplikatyvią sandaugą, kurią galima sulyginti su ilgalaikiu „tipų“ (abstrakčių individų) populiacijos prisitaikymu (Frank 2011). Tačiau, šiame darbe buvo surasta, kad kintamumas gausume mažiausiame išmatuojamame pagal esamus duomenis mastelyje (dešimtys tūkstančių metų) yra teigiamai asocijuotas su išgyvenimu, nors regresijos polinkį aprašantis koeficientas statistškai yra visiškai nepatikimas (tikimybė, kad polinkis lygus nuliui yra labai artima vienetui). Šis statistškai patikimo ryšio tarp variabilumo gausume ir išgyvenimo tikimybės nebuvimas gali būti paaiškintas Steven'o Stanley'o hipoteze ((Stanley 1979); p. 198): didelis kintamumas gausume gali būti svarbus veiksnys, kuris gali padidinti ką tik atsiradusių (mažo individų skaitlingumo) rūšių arba periferinių izoliatų, arba rūšių kurių organizmų gausumas yra sumažėjęs dėl kitų veiksnių išmirimų tikimybę, tačiau neturi įtakos „normalioms“ plačiai geografiškai paplitu-

sioms rūšims, kurių sudėtinga geografinė struktūra jas užbuferina nuo atsitiktinių lokalizuotų „šokų“.

Iš kitos pusės, pats gausumo kintamumo pobūdis (atspindėtas dviejų parametru - (v) ir ($G(a)$)), kaip parodė regresinės analizės buvo labai svarbus rūšių išlikime Ireviken'o metu. Jeigu nagrinėtume dvimačių logistinių analizių rezultatus, pats patikimiausias buvo modelis nagrinėjęs spektrinių eksponentų (v), kurios atspindi spektrinę spalvą (arba laiko eilutės autokoreliacijos laipsnį) sąryšį su išgyvenimu. Ankstesniuose šiuolaikinių organizmų populiacijų tyrimuose buvo nustatyta, kad triukšmo spalva yra labai svarbus veiksnys populiacijų išlikime (Inchausti and Halley 2003). Teoriniai lūkesčiai yra ganėtinai komplikuoti ir priklauso nuo dinaminių modelių aplinkybių ir ypač to, kokia yra populiacijų tankio reguliacijos funkcija – nepakankamai kompensuojanti, arba per daug kompensuojanti (Halley and Inchausti 2004; Heino et al. 2000; Kaitala et al. 1997; Ovaskainen and Meerson 2010). Tačiau, daugumoje yra numatoma, kad populiacijos, pasižyminčios didesniu ilgalaikiu gausumo pokyčių autokoreliacijos laipsniu (užraudoninta dinamika), taip pat pasižymi didesniu atsparumu išnykimui (Halley and Kunin 1999; Ripa and Lundberg 1996). Didžiausią atsparumą turi tos populiacijos, kurių gausumo svyravimų pobūdis yra panašus į „juodojo“ triukšmo ($v > 2$) (Cuddington and Yodzis 1999). Taigi, šiame darbe pateikti rezultatai patvirtina, kad didesnė autokoreliacija gausumo laiko eilutėse teigiamai asocijuojasi su išlikimu. Tikrai šiuo atveju, didesnė autokoreliacija asocijuojasi su aukštesnio lygio biologinių struktūrų (rūšių) išlikimu masinio išmirimo sąlygomis. Tačiau, remiantis rezultatų visuma, sunku pasakyti ar pati autokoreliacija nulemia didesnę išgyvenimo tikimybę ar kokie nors kiti požymiai, nes kaip jau buvo parodyta anksčiau (daugiamodelinio palyginimo metu), šio parametro pridėjimas prie sudėtingo logistinio modelio, jau turinčio $G(a)$ ir ($\bar{y}$), labai nedaug sumažino deviaciją.

Įdomu yra tai, kad didesnė laiko eilučių autokoreliacija, arba spektrinių eksponentų reikšmės (v), taipogi neigiamai asocijavosi su žemesnio lygio laikinų išnykimų arba ekstirpacijų greičiais ($r = -0,33$, $p = 0,07$, $n = 30$) ir

teigiamai, tačiau statistiškai nepatikimai, su imigracijos greičiais ($r=0,28$, $p=0,14$, $n=27$). Patys šie žemesnio lygio (populiacijų) apyvartos rodikliai, remiantis dvimačių logistinių regresinių analizių rezultatais, statistiškai patikimai nekoreliavo su rūšių išlikimo tikimybe. Tačiau, pats jų asociacijos laipsnis su išgyvenimu buvo teigiamas. Regresinių medžių modeliavimo rezultatai parodė, kad rūšys su didesniais ekstirpacijos greičiais turėjo didesnę išgyvenimo tikimybę tarp tų rūšių grupės, kuri pasižymi didesne išmirimo rizika dėl kitų veiksnių (didesnėmis $(\bar{y})$ ir mažesnėmis $G(a)$ reikšmėmis) (8 pav.). Šis dėsningumas nurodo į galimybę, kad rūšys su didesne erdvėlaikine populiacijų apyvarta gali turėti didesnę išgyvenimo tikimybę. Ši dedukcija yra kongruentiška su taip vadinamos mastelių perėjimo teorijos metabendrijų dinamikos moksle idėjomis. Ši teorija postuluoja, kad organizmų prisitaikymo kintamumas tarp bendrijų metabendrijų tinkle gali teigiamai atsilipti aukštesnio lygio rūšies lygio gerovei (pvz. mažinant priešiškų organizmų poveikį), kas savo ruožtu duoda kokybiškai kitokius rezultatus nei „vidutinio lauko“ teorijos, kuriose yra nagrinėjamas erdviškai homogeniškas organizmų prisitaikymas (Chesson et al. 2005; Melbourne et al. 2005). Bet kuriuo atveju, kaip galima matyti iš pateiktų rezultatų, sudėtingose evoliucinėse ir ekologinėse sistemose nereikia tikėtis paprastų sąryšių tarp žemesnio ir aukštesnio lygio procesų pobūdžio, kas jau buvo pastebėta tyrinėjant kitus masinių išmirimų įvykius (Jablonski 2005).

Įdomu yra tai, kad nebuvo surasta statistiškai patikimo ryšio tarp Hurst'o eksponenčių (H) reikšmių ir išgyvenimo, nors šis matas yra analogiškas spektrinės eksponentės matui, kuris rodo laiko eilutės „spalvą“ arba autokoreliacijos laipsnį (tačiau, permutacijos koeficiento reikšmė $p=0,2$ buvo ganėtinai arti minimalaus patikimumo ribos). Nepaisant to, kad šio mato asociacija su išgyvenimo tikimybe yra nepatikima, ji vis dėl to yra teigiama (kaip ir spektrinės eksponentės atveju), kas nurodo į pirminio signalo dominavimą duomenyse. Veikiausiai ši situacija atspindi tai, kad (H) yra silpnesnis statistinis matas. To priežastis gali būti ta, kad apskaičiuojant (v) buvo panaudotas Lombo metodas spektro nustatymui, kuris yra pritaikytas netolygiais mata-

vimo intervalais pasižymintiems stratigrafiniams duomenims, o vėliau apskaičiuojant pačią spektrinę eksponentę buvo panaudotos visos surasto spektro reikšmės. Iš kitos pusės, apskaičiuojant (H) įvertį panaudojami tik du ekstremalūs taškai laiko eilutėje – t.y. maksimalios ir minimalios jos reikšmės, normalizuojant skirtumą tarp jų pagal laiko eilutės ilgį ir dispersiją. Taigi, skirtumai statistiniame dėsningumų patikimume tarp (H) ir (v) veikiausiai atsirado dėl mažesnio (H) mato statistinio tikslumo ir preciziškumo „triukšmingame“ stratigrafiniame kontekste.

Vienas iš dviejų svarbiausių kintamųjų, kuris patikimai aptiktas visų trijų (naudotų) tipų statistinėse analizėse yra rūšių lokalių gausumų asimetrijos laipsnis $G(a)$. Didelės (ir teigiamos) asimetrijos koeficiento reikšmės atspindi rūšies savybę pasiekti kur kas didesnę organizminį skaitlingumą, lyginant su įprastinėmis reikšmėmis. Dažnai yra pastebima, kad paleontologiniame metraštyje kai kurios rūšys gali pasiekti ypatingai didelius skaičius o po to vėl taip pat staigiai grįžti prie pradinio skaitlingumo lygio. Antony'io Hallam'o buvo pateiktas paaiškinimas, kad tos rūšys yra nepusiausvyra populiacijos dinamika pasižymintys oportunistai – „r strategai“ (Hallam 1972). Jeigu ši prielaida yra teisinga, ji gali suteikti svarbios informacijos apie ekosistemų dinamiką masinių išmirimų metu. Esmė yra tame, kad masinių išmirimų metu ir iškart po jų dėka rūšinės ir ekosistemų funkcinės įvairovės netekimo, taip vadinamos „fliukso“ ekosistemos patiria didesnius, nei įprastai jas apibūdinančių parametrų svyravimus (Hull and Darroch 2013), kaip pvz. tai yra pastebėta tiriant triaso ir jūros periodų amonitų makroevoliucinę dinamiką ir anglies ciklus (Whiteside and Ward 2011). Priimant tokią nestabilią ekosistemos parametrų dinamiką, galimas greitai besidauginančiais individais pasižyminčių rūšių selektyvus išgyvenimas gali būti paaiškintas Richard'o Levins'o modeliu (modifikuotu (Loreau 2010)), aprašančiu nepusiausvyrą rūšių, užimančių tą pačią nišą koegzistavimą, kuris yra labai panašus į ankstesnį James'o Valentin'o koncepcinį ekosistemų evoliucijos modelį (Valentine 1972), kuris aiškina resursų pasidalijimą tarp generalistų ir specialistų. Šis modelis sako, kad skirtingos rūšys gali koegzistuoti toje pačioje nišoje neapibrėžtai ilgai, dėl

jų populiacijų augimo kreivių formų skirtumų (t.y. jų netiesiškumo laipsnio) bei pastovių variacijų mitybinių resursų kiekyje. Šioje situacijoje nei viena rūšis negali nukonkuruoti kitos. Pagal (Loreau 2010), tiesiškiau didėjančios savo skaitlingume specializuotos (konkurencingesnės) rūšys suvartoja resursų „vidurkius“, tuo tarpu labiau netiesinės, santykinai greičiau besidauginančios rūšys suvartoja resursų „dispersijas“, arba varijuojančią resursų dalį. Lėčiau besidauginančios rūšys tiesiog nespėja padidinti savo populiacijos dydžius atsiradus dideliame kiekiui trumpalaikių gyvybinių resursų ir juos sunaudoja pastoviomis sąlygomis mažiau pranašios tačiau, greičiau besidauginančios rūšys. Taigi, jeigu mes turime masinio išmirimo įvykio metu ekosistemų funkcionavimo sutrikdymą ir su juo susijusį ženklų maistinių resursų svyravimų padidėjimą, tuomet mes galime tikėtis „nepusiausvyrų“ rūšių santykinų kiekių padidėjimo, kas gali suteikti konkurencinį pranašumą prieš tuos pačius resursus naudojančias kitas rūšis. Tai, savo ruožtu, gali nulemti didesnę išgyvenimo masinio išmirimo metu ir iš kart po jo tikimybę.

Pateiktas rūšių, turinčių didesnes $G(a)$ reikšmes, išlikimo masinio išmirimo metu mechanizmas yra toli gražu ne vienintelis įmanomas šios asociacijos paaiškinimas. Greitas ir nekontroliuojamas populiacijų augimas po stipraus aplinkos streso sumažėjimo, o taip pat su juo susijusi invazija į naujas aplinkas yra labai svarbus veiksnys ilgalaikėje makroekologinėje dinamikoje, remiantis gerai uždokumentuotu kvartero periodo palinologinių objektų (žiedadulkių ir sporų) paleontologiniu metraščiu (Bennett 1997). Aprašytas reiškinys, kuris kartais vadinamas „gyvybės bangomis“, bei kuriam priskiriama didelė svarba geografiniuose evoliuciniuose procesuose (Yablokov 1986), gali praturtinti rūšies genofondinį ir fenofondinį kintamumo eksaptacinę potencialą (Gould 2002) [eksaptacijos – tai adaptyvios struktūros, kurios atsiranda dėl evoliucinių priežasčių, kurios yra nesusijusios su dabartine jų funkcija. Pvz. jos gali atsirasti kitokios funkcijos optimizacijos metu ir vėliau „peršokti“ į esamą funkciją, taip pat, gali įsitvirtinti genų dreifo metu, o vėliau gali būti panaudotos esamai funkcijai atlikti, arba gali būti šalutinė kažkokios kitos adaptyvios struktūros susidarymo pasekmė, kuri vėliau atlieka naują

funkciją ir t.t. (Gould and Vrba 1982)]. Šis padidėjęs vidurūšinio kintamumo potencialas gali padidinti rūšies evoliucingumo laipsnį perturbacijos laikotarpyje ir iškart po jo ir tokiu būdu sumažinti rūšies išnykimo tikimybę. Be to, kad „gyvybės bangos“, kurias indikuoja didelės $G(a)$ reikšmės, padidina ek-saptacinio kintamumo kiekį, jos sukelia naujai išskirtą evoliucinį mechanizmą, kuris vadinamas „erdviniu kintamumo rūšiavimu“ (Shine et al. 2011). Šio mechanizmo esmė yra ta, kad populiacijos išsiplėtimo fronte koncentruojasi požymiai, kurie skatina organizmų plitimą. Taip atsitinka dėl to, kad kraštutiniai besiplečiančios rūšies nariai greičiausiai plinta ir poruojasi irgi su panašiais į save greičiau plintančiais nariais. Šis procesas gali paskatinti rūšių invaziją į prieš tai nepasiekiamas aplinkas, lyginant su pusiausvyra rūšių fenotipų didžiausio prisitaikymo būseną (nes greitesnį plitimą užtikrinantys požymiai nebūtinai asocijuojasi su didesniu prisitaikymu, kuris matuojamas brandos sulaukusių palikuonių skaičiumi) (Shine et al. 2011). Taigi, rūšys, kurios pasižymi padidintomis $G(a)$ reikšmėmis, turėtų labiau pasižymėti aptartomis eko-evoliucinėmis savybėmis, kurios skatina įvairovės augimą ir erdvinį tos įvairovės struktūrizavimą, kurie savo ruožtu didina rūšies lygio prisitaikymą (t.y. vidutinę jos trukmę, arba, kaip šiuo atveju, atsparumą stiprioms aplinkos perturbacijoms).

Jeigu išvardinti mechanizmai, aiškinantys konodontų gausumų pasiskirstymų asimetrijos koeficientų asociacijas su išgyvenamumu Ireviken'o įvykio metu, yra teisingi, tuomet jie nurodo į rūšių atrankos proceso svarbą nagrinėjamos biotinės perturbacijos metu. Šiuo atveju turėjo veikti dviejų tipų rūšių atranka (siaurąją ir plačiąją prasme): rūšių atranka, kuri vyko dėl rūšių lygio ontologiškai emerdžentinių požymių skirtumų, ir rūšių atranka dėl požymių, kurie yra redukuotini iki organizmų lygio skirtumų (Okasha 2012; Vrba and Gould 1986). Taip yra dėl to, kad pirmajame pateiktame paaiškinime rūšių išlikimas yra šalutinė organizmų požymių (gyvenimo istorijų ypatybių – „r“ arba „K“ strategijų) nulemtos populiacijų dinamikos pasekmės. Tuo tarpu kita mechanizmų grupė sieja rūšių išlikimą su didesniu fenotipinių kintamumu, kuris gali būti sugeneruotas vykstant perturbacijoms (fenotipinio kintamumo

kiekis yra pripažintas kaip tikrasis rūšies lygio emerđžentinis požymis (Jablonski 2008; Lloyd and Gould 1993)). Taip pat be minėtų populiacinių procesų, prie analizuotų skirtumų $G(a)$ galėjo prisidėti ir svyravimus kontroliuojantys procesai kituose (aukštesniuose) biologinės organizacijos lygmenyse: lokali avatarų metapopuliacinė dinamika [avataras – tai minimalus populiacinis vienetas ekologinių sąveikų hierarchijoje], sąveikos su regioninės ir netgi globalios biotos pokyčiais (Lieberman et al. 2007). Taigi, bendru atveju, matomos paleoekologinėse laiko eilutėse lokalių gausumų fluktuacijos atspindi pokyčius gausume laiko intervaluose nuo tūkstančių iki dešimčių tūkstančių metų, kurie atspindi abipuses sąveikas tarp rūšies ir organizmų lygio bei bendrijų požymių, tokių kaip erdvinio rūšies arealo dydis, jo konfigūracija, metapopuliacijų (Lieberman et al. 2007) ir metabendrijų (Holyoak et al. 2005) „susietumo“ laipsnis. Taigi, norint suprasti, kurie iš pasiūlytų mechanizmų turėjo didesnę įtaką rūšių išlikimui, reikalingi papildomi tyrimai, kurie susietų pvz. $G(a)$ su fenotipiniu kintamumu arba patikrintų ekosistemų funkcionavimo savybes periodinių perturbacijų metu, kuriomis pasižymėjo Ireviken'o įvykis.

Kitas veiksnys, kuris buvo statistiškai patikimai asocijuotas su išmirimo selektyvumu, buvo vidutinės gama spinduliuotės reikšmės ($\bar{\gamma}$) nagrinėjamos rūšies radimvietėse, kurios atspindi mėgstamas nagrinėtų rūšių aplinkas. Gama spinduliuotės reikšmių radimvietėse pasiskirstymų vidutiniai kvadratiniai nuokrypiai bei asimetrijos koeficientai, kurie nusako rūšių aplinkos nišų platumus ir formą, nebuvo statistiškai patikimai asocijuoti su konodontų rūšių išlikimu Ireviken'o išmirimo metu. Tačiau, koreliacija tarp šių parametrų ir išgyvenimo tikimybės buvo teigiama. Taigi, gali būti, kad paskutiniai du veiksniai irgi turėjo įtakos nagrinėtų taksonų makroevoliucijoje, bet dėl mažos rūšių imties ir mažo efekto dydžio nebuvo pasiektas pakankamas patikimumas.

Daugiamatės logistinės regresinės analizės bei daugiamodelinė atranka ir regresinių medžių modelis patvirtino, kad ($\bar{\gamma}$) yra pats svarbiausias veiksnys, nulėmęs rūšių išlikimą Ireviken'o metu. Beveik visos nagrinėtos rūšys,

kurios buvo aptiktos aplinkose, kurios pasižymėjo mažomis gama spinduliuotės reikšmėmis (mažesniu molingumu – t.y. gyveno sekliame karbonatiniame šelfe) išgyveno biotinį įvykį. Šis atradimas parodo, kad Ireviken'o masinio išmirimo metu rūšis veikęs stresas turėjo diferencijuotą poveikį skirtingoms aplinkoms, labiau paveikdamas giliojo/atviro vandenyno aplinkas. Šis tyrimas patvirtina dėsningumą, kad paleozojaus eros metu egzistavo sisteminiai skirtumai makroevoliuciniuose greičiuose tarp genčių egzistavusių karbonatingose ir siliciklastinėse aplinkose (Foote 2006), o taipogi tai, kad vėlesnės permio periodo ir mezozojaus faunos turėjo skirtingą atsiradimo ir išmirimo greičių pobūdį gilių vandenynų ir šelfinių jūrų aplinkose (Miller and Foote 2009). Panašaus pobūdžio dėsningumai buvo surasti nagrinėjant ordoviko periodo graptolitus. Buvo nustatyta, kad giliavandeniai graptolitai pasižymėjo didesniais išmirimo greičiais nei tie, kurie buvo aptinkami seklesnėse aplinkose (Boyle et al. 2013; Cooper and Sadler 2010). Taip pat, surasto dėsningumo tikėtumą padidina tas faktas, kad labiausiai nukentėję Ireviken'o masinio išmirimo metu taksonai (konodontai ir graptolitai) dažniausiai yra asocijuojami su pelaginėmis aplinkomis. Tuo tarpu tie taksonai, kurie nukentėjo mažiausiai (skolekodontai (daugiašerės kirmelės) bei pečiakojai) daugiausiai pasižymi bentosiniu gyvenimo būdu.

Viena iš priežasčių, kodėl pelaginė erdvė gali būti kur kas pažeidžiamesnė aplinkos perturbacijų metu yra ta, kad ji yra kur kas homogeniškesnė nei bentosinių substratų erdvė. Taigi, įvykus stiprioms klimatinėms perturbacijoms, pelaginė vandens storumė gali staiga (kelių tūkstančių metų bėgyje) netekti savo sudėtingos struktūrizacijos, kuri nulemia batimetriškai ir geografiškai apibrėžtas pelaginių organizmų buveines, kas savo ruožtu gali turėti niokojančių pasekmių šiose buveinėse egzistuojančioms rūšims (Lipps 1986).

3.2 Vėlyvojo uenlokio konodontai bei integruota stratigrafija

3.2.1 Vėlyvojo uenlokio ciklostratigrafija giliose aplinkose Vakarų Lietuvoje

Atlikus spektrines gama spinduliuotės intensyvumo pokyčių analizės viršutinio homerio sluoksniuose Viduklės-61 grėžinyje, buvo aptikti du statistiškai patikimų (kurių galios pikai krito 99 % pasikliauties intervalus) periodiškumų klasteriai (9b pav.). Vieno periodiškumo ilgis siekė 16,7 metrus, tuo tarpu kito cikliškumo periodo ilgis siekė 6,7 metro (9c pav.). Abu šie cikliškumai yra atsekami visame nagrinėtame stratigrafiniame intervale. Tačiau, apatinėje pjūvio dalyje pastebimos didesnės svyravimų amplitudės, kurios nurodo į galimus kontrastingesnius ilgalaikius klimato svyravimus ankstyvajame Gėluvos laike. Spektrinės galios išsibarstymas aplink du pikus, surastus panaudojus Lombo metodą, veikiausiai yra nulemtas sedimentacijos greičių netolygumų, kurie įveda nelinijškumus tarp praėjusio laiko ir susikaupusių uolienų kiekio, kuris ir sudaro nagrinėjamą storymę ir yra naudojamas kaip praėjusio laiko indikatorius.

Norint sužinoti, kokie mechanizmai inicijavo periodiškumų sedimentacijos procesuose atsiradimą, buvo įvertinta šių periodiškumų trukmė. Šiam tikslui buvo pasitelktos publikuotos datos (Cramer et al. 2012). Viena iš jų yra Grötlingbo bentonito susidarymo laikas ($428,45 \pm 0,35$ milijonų metų prieš dabartį), o kita – uenlokio-ludlovio ribos data ($427,86 \pm 0,32$ Ma). Priimant tai, kad ilgalaikiai sedimentacijos greičiai yra daugmaž pastovūs, buvo surastas proporcingumas tarp susiklosčiusių uolienų storio ir praėjusio laiko. Vidutiniškai, vienas metras uolienų nagrinėjamame stratigrafiniame intervale atitinka 17,933 metų. Remiantis šiuo įverčiu buvo nustatyta, kad ilgesnis cikliškumo periodas yra apie 300 tūkst. metų. Tuo tarpu trumpesnis cikliškumas turėjo apytiksliai 120 tūkst. metų periodo ilgį. Turint omeny sedimentacinių sistemų pri-

gimtį bei su ja susijusius neapibrėžtumus įverčiuose, į šiuos skaičius reiktų žiūrėti kaip į pirmo lygio aproksimacijas, kurios nurodo būdinguosius cikliškumų veikimo laiko mastelius.

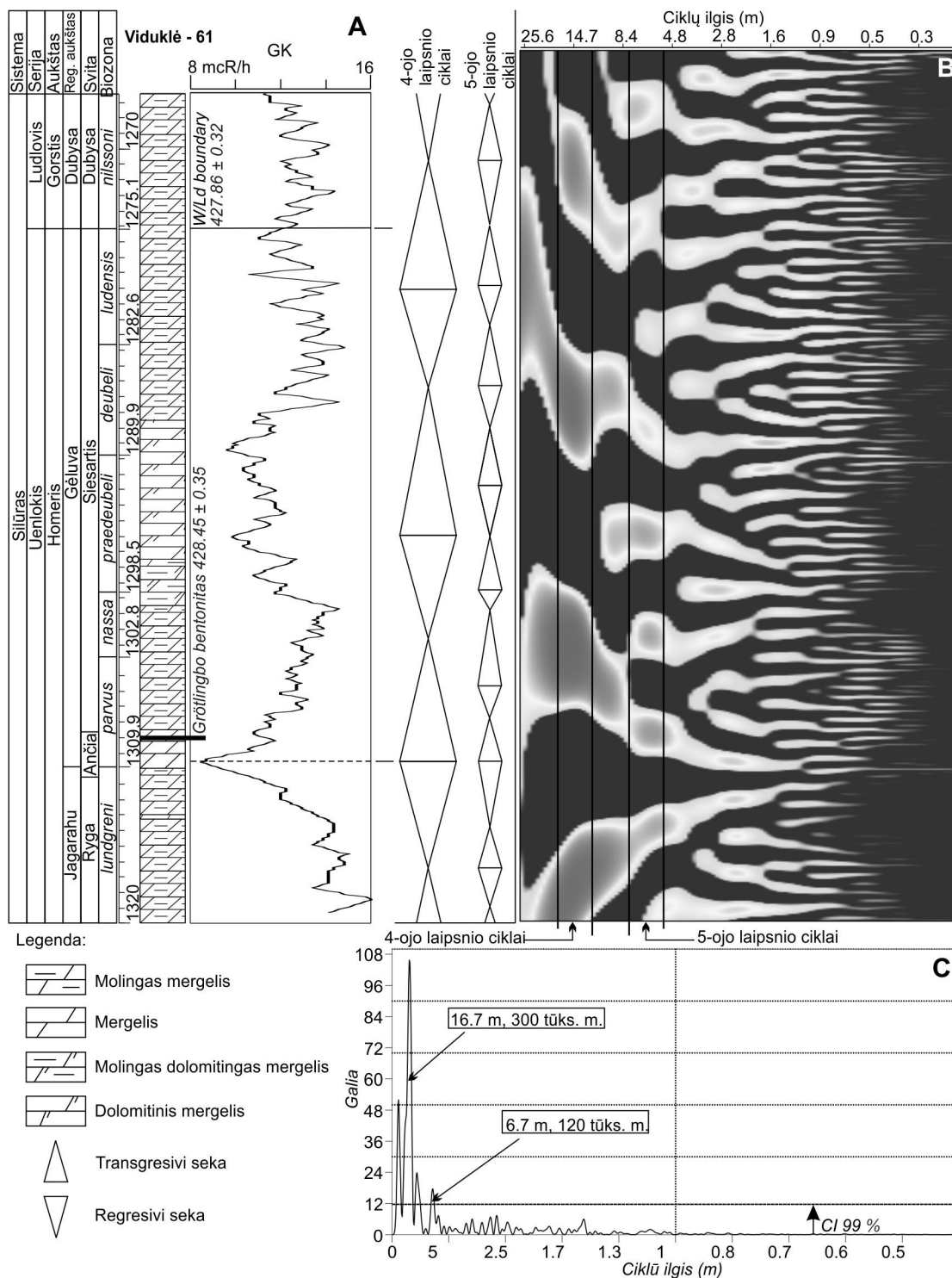
Analizuotoje pjūvio dalyje vilnelių analizės metu sudarytoje skaleogramoje matomi beveik trys pilni „ilgieji“ ciklai ir aštuoni „trumpieji“ ciklai (9b pav.). Aprašyti cikliškumai, kurie buvo atskleisti naudojant Lombo periodogramos ir vilnelių metodikas, šiame darbe interpretuojami kaip sukelti ilgųjų, šiuo metu turinčių 100 tūkst. ir 400 tūkst. metų periodo ilgį, Milankovičiaus cikliškumai, sukelti Žemės orbitos ekscentriciteto pokyčių (Zachos et al. 2001). Tačiau, ši interpretacija apsunkinama tuo, kad analizuotame pjūvyje vieną didelį ciklą atitinka trys trumpi ciklai, nors teoriškai turėtų atitikti keturi (jei priimtume, kad periodiškumų ilgis nepasikeitė nuo ankstyvojo silūro iki dabar). Šis teorijos ir stebėjimų neatitikimą galima paaiškinti dviem būdais. Ilgieji periodiškumai, turint omeny, kad buvo aptiktos tik trys osciliacijos, galėjo atsirasti ir dėl kitų neastronominės prigimties priežasčių, tokių kaip pvz. konvergencinės tektonikos (kurios dėka susiformavo pats Baltijos silūro baseinas) netolygumo arba mantijos srautų osciliacijos (abu šie svyravimų procesai veikia šimtų tūkstančių metų laiko mastelyje) (Miall 2010). Kitas paaiškinimas būtų tas, kad esant ilgojo ciklo maksimaliai regresijai, vienas iš keturių trumpųjų ciklų neatsispindi nuosėdose dėl sedimentacijos sustojimo esamoje vietovėje arba yra sunaikinamas vėlesnės jūros transgresijos. Jeigu antras paaiškinimas yra teisingas, tuomet stebimus ilgusiosius cikliškumus galima paaiškinti Milankovičiaus astronominių varomųjų mechanizmų klimatine teorija. Pateiktoms alternatyvioms hipotezėms patikrinti reikia atlikti tų pačių laiko intervalų ciklostratigrafinius tyrimus grėžiniuose, kurie aprobuoja skirtingas sedimentacinio baseino dalis. Jeigu gilesnėse aplinkose esančiuose grėžiniuose tris didelius ciklus atitiks aštuoni mažesni, tuomet – tai reikš, kad ilgesnieji cikliškumai nėra astronominės kilmės. Priešingai, jei tris ilgus ciklus atitiks dvylika trumpesnių, tuomet bus paneigta tektoninė ilgųjų ciklų prigimties hipotezė.

Surasti cikliškumai nuosėdų klojimesi, nepaisant konkrečios jų priežasties, yra svarbus kriterijus uolienų storymės padalijimui ir vienalaikių sluoksnių koreliacijai. Viduklės-61 grėžinys yra puikiai ištirtas S. Radzevičiaus graptolitų biostratigrafijos atžvilgiu (Radzevičius et al. 2014a). Taigi, išskirti cikliškumai, jeigu jie bus identifikuoti kitose baseino dalyse, gali būti „priřti“ prie tarptautinės geochronologinės skalės, kas savo ruožtu leis palyginti biotinius ir klimatinius pokyčius skirtingose aplinkose, kurios kitais būdais yra sunkiai koreliuojamos tarpusavyje.

3.2.2 Konodontų biostratigrafija giliose aplinkose (Viduklės-61 grėžinys)

Iřanalizuotas virřutinio homerio intervalas Viduklės-61 grėžinyje pasiřymi labai mažais surastų konodontų elementų kiekiais. Tačiau, tai nėra cheminio preparavimo artefaktas, nes visi elementai pasiřymi puikia išsisaugojimo būseną. Dauguma iš surastų konodontų priklauso giliavandenėms bei generalistinėms pelaginėms rūřims, kurios turi ilgus stratigrafinio paplitimo intervalus: *Panderodus recurvatus* (Rhodes), *Dapsilodus obliquicostatus* (Branson and Mehl), *Dapsilodus hamari* (Igo and Koike), *Pseudooneotodus bicornis* Drygant, *Pseudooneotodus beckmani* (Bischoff and Sannemann), *Decoriconus fragilis* (Branson and Mehl) ir *Wurmiella excavata* (Branson and Mehl). Šiame intervale buvo surastos kelios homerinės rūřys su trumpais stratigrafinio paplitimo intervalais: *Ozarkodina bohemia longa* Jeppsson, *Kockella orthus absidata* Barrick and Klapper, *Ctenognathodus murchisoni* Pander ir *Oulodus siluricus* (Branson and Mehl) (10 pav.).

Tarp visų zoninių rūřių, tikrai *K. o. absidata* pakliuvo į pakankamai didelį skaičių bandinių tam, kad galima būtų apskaičiuoti neparametrinius pirmojo pasirodymo įvykio padėties pasikliauties intervalus (Marshall 1994). Pirmasis šios rūřies pasirodymas yra stebimas 1283 metrų gylyje, tuo tarpu paskutinis pasirodymas stebimas 1249,2 metrų gylyje. Remiantis faktine medžiaga šios rūřies pirmasis pasirodymas stebimas ties antruoju teigiamu Mulde anglies izotopų santykio ekskursu (pav. 11). Tačiau pirmojo pasirodymo

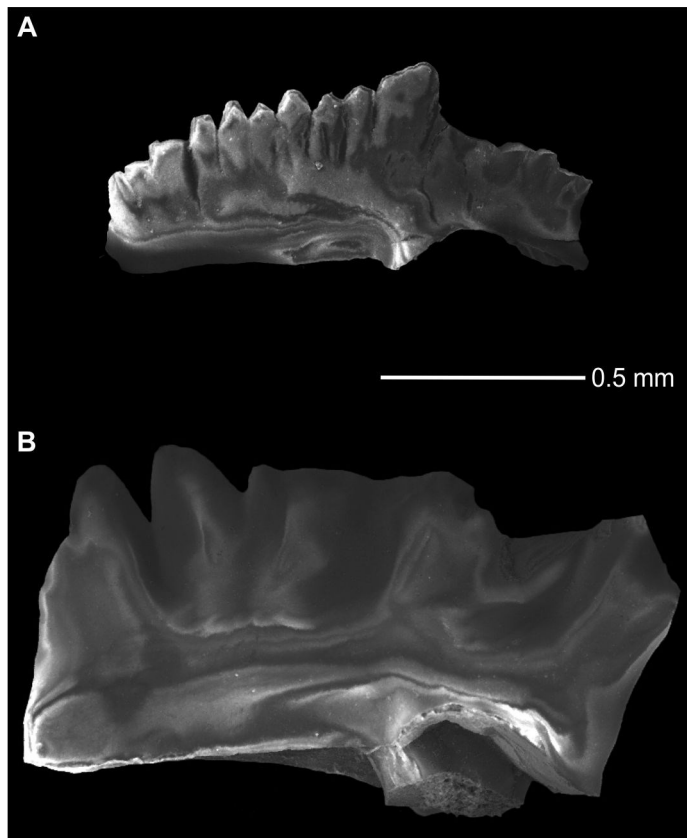


9 pav.. a Gėluvos regioninio aukšto litologija, graptolitų biozonos, gama spinduliuotės kaita ir ketvirtos bei penktos eilės cikliškumų gama spinduliuotėje interpretacija, remiantis vilnelių analize Viduklės—61 gręžinyje. **b** Vilnelių skaleograma, kur x ašyje nurodomas cikliškumo ilgis, y parodo stebėjimų poziciją stratigrafiniame stulpelyje, o spalvų intensyvumas parodo duoto ilgio vilnelių „galią“. **c** Lombo spektrograma, kur x ašyje nurodomas cikliškumų ilgis, y parodo cikliškumo galią, o PI 95 % ir 99 % parodo atitinkamo reikšmingumo pasikliauties intervalus spektriniams pikams (pagal (Radzevičius et al. 2014a)).

padėtis gali būti išsisaugojimo atsitiktinumų artefaktas. Norint patikrinti šią hipotezę, naudojantis PAST programine įranga, buvo apskaičiuotas *K. o. absidata* pirmojo pasirodymo neparametrinis pasikliauties intervalas (Hammer et al. 2001; Marshall 1994). Apskaičiavus buvo nustatyta, kad tikrasis nagrinėjamos rūšies pasirodymo įvykis (su 95 % tikimybe bei 95 % pasikliauties lygiu) turėtų būti intervale tarp 1283 ir 1290 metrų. Ši tikėtina pirmojo pasirodymo padėtis yra kongruentiška su ankstesnių tyrimų rezultatais paremta biostratigrafinė schema (Cramer et al. 2012), kurioje *K. o. absidata* atsiradimas talpinamas tarp dviejų didžiųjų Mulde's $\delta^{13}\text{C}$ izotopinių ekskursų.

Kita biozoninė rūšis *O. b. longa* buvo aptikta tikrai dviejuose bandiniuose: 1290,6 m ir 1267 m gyliuose. Šios rūšies retumas bandiniuose nurodo į labai mažą rūšies skaitlingumą nagrinėjamoje šelfinėje aplinkoje, ir taipogi į stiprų jos stratigrafinio paplitimo intervalo „apkarpymą“. Pasikliauties intervalo šiai rūšiai neįmanoma apskaičiuoti dėl per mažo fosilingų horizontų (šiuo atveju bandinių) skaičiaus. Tačiau, šios rūšies radimas viršutinio homerio uolienose yra taipogi kongruentiškas su prieš tai pateiktomis stratigrafinėmis schemomis (Cramer et al. 2012).

Dvi zoninės konodontų rūšys, aptiktos nagrinėjamoje intervale, yra žinomos tikrai iš pavienių radinių. Vienintelis *O. siluricus* elementas buvo surastas 1297,1 metrų gylyje. Lietuvos pjūviuose ši rūšis dažniausiai surandama žemiau *O. b. longa* zonos bei su ja susikerta



10 pav.. A. *K. o. absidata* Barrick et Klapper Pa (P1) elementas, surastas 1253 metrų gylyje. **B.** *C. munchisoni* Pander Pa (P1) elementas, surastas 1302 metrų gylyje.

[illegible]

99

šis dažniausiai yra aptinkama labai sekliose priekrantinėse aplinkose (Brazauskas 1993), taigi, reti jos radiniai graptolitinėse facijose leidžia suvaržyti šios rūšies stratigrafinį paplitimą. Nagrinėjamame pjūvyje *C. murchisoni* buvo surasta *nassa* graptolitų interzonoje, t.y. kur kas žemiau nei nurodė senesnės biostratigrafinės schemos. Ankstesni tyrimai šios rūšies stratigrafinio paplitimo intervalą talpino *K. o. absidata* zonos viduje (Cramer et al. 2012), arba virš šios zonos (Calner and Jeppsson 2003). Pagal paskutinio straipsnio autorius, *C. murchisoni* rūšies atsiradimas nužymi galutinį evoliucinį atsistatymą po Mulde's masinio išmirimo. Tačiau, šiame tyrime yra įrodyta, kad ši rūšis atsirado labai arti Mulde's biotinio įvykio pradžios (šiame pjūvyje pradžios taškas sinonimizuojamas su Ančios pluoštu, kuris yra ties 1309 m gyliu (11 pav.)). Taigi, veikiausiai aplinkos stresinių sąlygų poveikis nebuvo toks ilgas, kaip buvo postuliuota anksčiau. Statistinė asociacija tarp išmirimų ir rūšių atsiradimų greičių, kaip manoma, atsiranda dėl to, kad abu šie procesai inicijuojami tų pačių reiškinių – didelio masto aplinkos perturbacijų, kurios suskaldo vientisus rūšių arealus, tokiu būdu sumažindamos rūšių išlikimo tikimybę bei padidindamos periferinių izoliatų rūšiadarų tikimybę (Stanley 1990; Vrba 1992). Veikiausiai, Mulde's bioįvykis, kurio metu beveik visiškai išnyko graptolitai, konodontams nebuvo toks pragaištingas, nes lokaliai (ir globaliai) išnykus kelioms rūšims, iš kart jo metu atsirado naujos konodontų rūšys.

3.2.3 Konodontų biostratigrafija ir paleoekologinė įvairovės dinamika sekliose aplinkose (Ledų-179 grėžinys)

Remiantis taksonominio atpažinimo rezultatais bei palyginus konodontų rūšių pasiskirstymą su $\delta^{13}\text{C}$ trendu (S. Radzevičiaus duomenys), Ledų-179 grėžinyje viršutinio uenlokio dalyje buvo išskirtos dvi konodontinės zonos. Remiantis minėtais kriterijais, *O. b. longa* biozona yra išskirta intervale tarp 649,9 ir 637 metrų. Antrasis Mulde's izotopinis ekskursas, kuris matomas viršutinėje pjūvio dalyje (12 pav.) gylių intervale tarp 637 ir 618 metrų, atitinka *K. o. absidata* zonos chrono-intervalą, kaip buvo įrodyta ankstesniuose tyri-

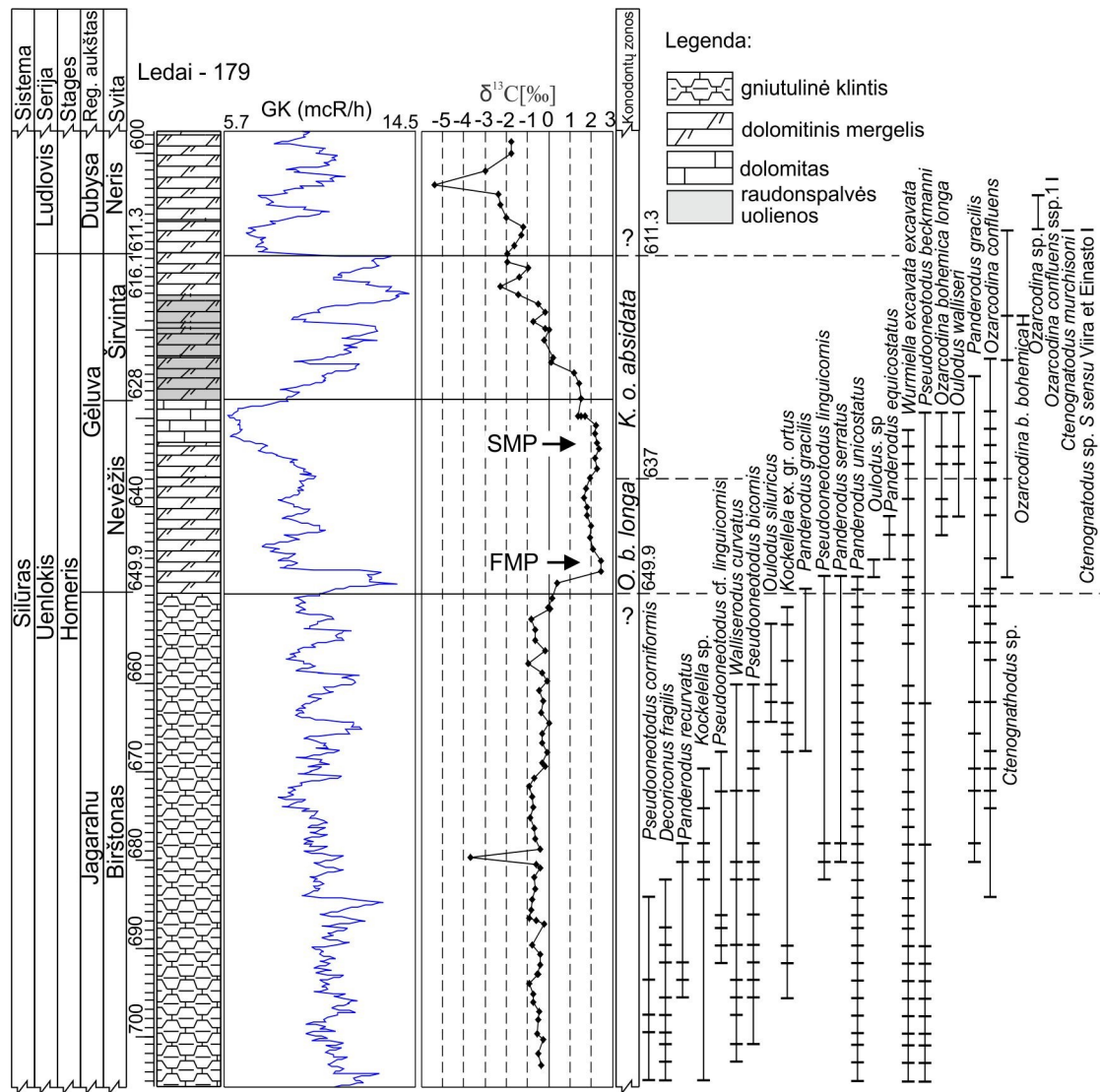
muose bei šioje studijoje (skyrelis 3.2.3). Pati zoninė rūšis nėra aptikta Ledų-179 pjūvyje dėl to, kad proksimalinėje Baltijos sedimentacinio baseino dalyje uenlokio pabaigoje vyravo labai seklios aplinkos (sebchos ir lagūnos), kaip tą galima pastebėti litologinėje sukcesijoje (12 pav.). Į sekliavandenių aplinkų Ledų-179 gręžinyje Gėluvos regioniniame aukšte dominavimą nurodo ir *Ctenognathodus* genties atstovų liekanų radiniai pradedant nuo šio aukšto apatinės dalies. Taipogi, į minėto gylių intervalo *K. o. absidata* zonos atitikimą nurodo ir tas faktas, kad viršutinėje dalyje yra aptiktas *Ozarkodina bohémica bohémica* konodontų porūšis (12 pav.) (618,9 metrų gylyje), kuris dažniausiai sutinkamas uolienų storymėse, kurios atitinka *K. o. absidata* biozonos laiko intervalą.

Dalis *Ctenognathodus* genties radinių buvo atpažinta iki rūšies lygio. Viršutinėje pjūvio dalyje, Neries svitoje ties riba su Širvintos svita (pačioje ludlovio apačioje) 609,2 metrų gylyje, buvo aptiktos dvi rūšys – *Ctenognathodus murchisoni* ir *Ctenognathodus sp. S* (pagal (Viira and Einasto 2003)) (13 pav.). Anksčiau, *C. murchisoni* buvo laikoma biozonine rūšimi, kuri nužymėdavo patį homerio viršų (Calner and Jeppsson 2003). Tačiau, kaip rodo šiame darbe pateikti įrodymai (Viduklės-61 gręžinio tyrimas), ši rūšis atsirado žymiai anksčiau ir negali būti naudojama kaip biozoninė rūšis, nužyminti pačią uenlokio pabaigą. Kiek yra žinoma, antra rūšis *Ctenognathodus sp. S*, buvo surasta tik Estijoje, Vesiku ir Anikaiste sluoksniuose (Viira and Einasto 2003), kuriuos naujausiuose tyrimuose priskiria prie apatinio ludlovio (Kiipli et al. 2011). Jos radimas uenlokio ir ludlovio ribos sluoksniuose patvirtina šios rūšies trumpo stratigrafinio egzistavimo galimybę. Tačiau, reikia turėti omeny, kad priekrantinės nuogulos ypač jei jos susiklostė normalios regresijos metu (kuri yra stebima nagrinėjamoje uolienų sukcesijoje), pasižymi didesne žymių biostratigrafinių spragų susidarymo tikimybe (Patzkowsky and Holland 2012).

Apatinėje nagrinėjamo Ledų-179 gręžinio pjūvio dalyje, kuri atitinka Birštono svitą (Jagarahu regioninis aukštas), nebuvo rasta trumpalaikių konodontų rūšių, kurios galėtų būti panaudotos biostratigrafijoje. Dauguma rūšių

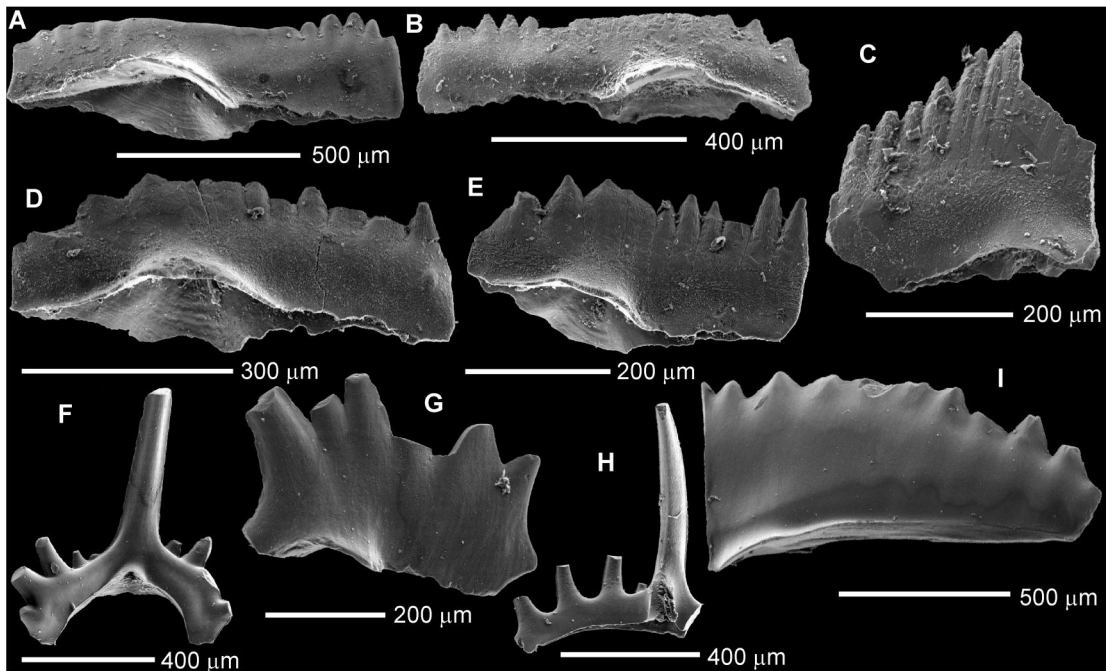
priklauso giliavandenėms ir/arba pelaginėms gentims, tokioms kaip *Panderosus*, *Pseudooneotodus* ir *Decoriconus*. Taip pat šiame intervale yra sutinkama absoliučioje daugumoje jūrinių aplinkų sutinkama konodontų rūšis *Wurmiella excavata excavata*, o taip pat kelios labiau aplinkos sąlygų suvaržytos rūšys: *Kockelella ex gr. ortus*, *Oulodus siluricus* ir *Ozarkodina confluens*.

Konodontų paleoekologinės dinamikos tyrimas Ledų-179 gręžinyje parodė, kad konodontų lokali rūšinė įvairovė (*a*) patyrė du ilgalaikius pokyčius (14a pav.), kurie buvo nužymėti nuosmukių vidutiniame rūšių gausume. Pirminis lūžis įvairovės lygyje yra stebimas 660.8 metrų gylyje, kuris atitinka vėlyvąją Jagarahu regioninio aukšto dalį, o antras lūžis buvo aptiktas 629.9



12 pav. Ledų – 179 gręžinio uenlokio ir apatinio ludlovio litologija, gama diagrafijos kreivė (GK), $\delta^{13}\text{C}$ reikšmės, konodontų zonos ir konodontų paplitimas. FMP - pirmasis Mulde's pikas, SMP – antrasis Mulde's pikas.

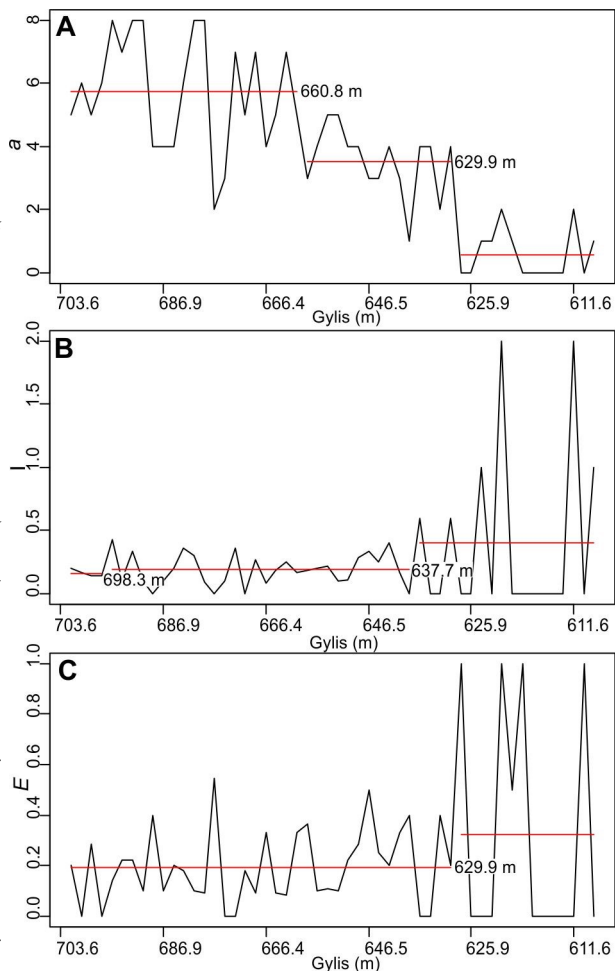
metrų gylyje, jau Gėluvos regioniniame aukšte, viršutinėje Nevėžio svitos dalyje. Proporcingi imigracijos greičiai irgi patyrė du statistiškai patikimus lūžius jų vidutinėse reikšmėse bei dispersijoje (pav. 14b). Pirmasis pokytis įvyko 698.3 metrų gylyje Birštono svitoje, tačiau pats pokytis yra labai mažas ir gali būti statistinio „persimokymo“ pasekmė. Kitas lūžis imigracijos dinamikoje įvyko ties 637.7 m gyliu, kuomet vidutinės reikšmės nepasikeitė, tačiau padidėjo imigracijos greičių „lakumas“ (dispersija) Gėluvos regioniniame aukšte. Pokyčiai proporcinguose ekstirpacijos (arba laikinų išnykimų) greičiuose yra labai panašūs į pokyčius proporcinguose imigracijos greičiuose (14c pav.), su vienu skirtumu, kad jie patyrė tikrai vieną lūžį viršutinėje pjūvio dalyje, 629.9 metrų gylyje, tame pačiame taške, kur įvyko sistemingas lo-



13 pav. Ledų – 179 grėžinio tirtų intervalo svarbiausi konodontai (ESM nuotraukos). A–C, *Ozarkodina bohemica longa*, uenlokis, Gėluvos regioninis aukštas, Nevėžio svita; A - Pa elementas, VU-CON-L179-001, gylis 641,7 m; B - Pa elementas, VU-CON-L179-002, gylis 635,7 m; C - nepilnas Pb elementas su dalinai nulaužta ventraline atauga, VU-CON-L179-003, gylis 635,7 m; D, E - *Ozarkodina bohemica bohemica*, Pa elementai, uenlokis, Gėluvos regioninis aukštas; D - VU-CON-L179-004, gylis 619,9 m; E - VU-CON-L179-005, gylis 618,9 m; F – H, *Ctenognathodus* sp. S (*sensu* (Viira and Einasto 2003)) ludlovis, Dubysos regioninis aukštas, Neries svita, gylis 608,5 m; F - Sb elementas, VU-CON-L179-006; G, beveik pilnas Pa elementas be dorsalinės ataugos, VU-CON-L179-007; H, nepilnas Sa elementas, VU-CON-L179-008; I - *Ctenognathodus murchisoni*, ludlovis, Dubysos regioninis aukštas, Neries svita, gylis 608,5 m, dorsalinė Pa elemento dalis, VU-CON-L179-007. Anatominiai žymėjimai pagal (Purnell ir kt., 2000).

kalios įvairovės sumažėjimas.

Paleoekologinės apyvartos dėsniumai, kurie buvo atskleisti nagrinėjant tris parametrus (a , I , ir E), nurodo į egzogeninius fizikinius rūšių apyvartos kontrolės mechanizmus, kurie nulėmė konodontų buveinių pokyčius. Pirmasis lokalios konodontų rūšinės įvairovės nuokrytis buvo nulemtas daugumos giliavandenių taksonų (pvz. *Waliserodus curvatus*, *Pseudooneotodus bicornis*) lokalaus nuolatinio išnykimo greitai po to, kai pasikeitė šelfinės baseino dalies sedimentacijos režimas (remiantis gama spinduliuotės intensyvumo kaita) iš mažiau kaitaus į didesnės amplitudės svyravimų, su ryškesnėmis regresijomis ir transgresijoms (12 pav.). Šis pokytis nurodo į klimatiškai mažiau stabilų režimą, kuris veikusiai paveikė lokalią rūšių buveinių užėmimo dinamiką. Ant-rasis lokalios rūšinės įvairovės lygio kritimas sutapo su proporcingų imigracijos ir ekstirpacijos greičių lakumo padidėjimu (proporcingų imigracijos greičių lakumas pasikeitė šiek tiek anksčiau, nei kitų dviejų parametrų ilgalaikės vertės). Šis perėjimas yra daugmaž koincidentiškasis su normalios sedimentacinio baseino regresijos pradžia, kaip tą galima pastebėti iš facijų ir gama spinduliuotės reikšmių pokyčių (12 pav.). Perėjimas į labai seklias aplinkas užkirto atviro vandenyno pelaginių ir giliavandenių rūšių egzistavimo galimybę. Pačioje vir-



14 pav. Konodontų paleoekologinių laiko eilučių daugybinių pokyčių taškų analizės Ledų-179 gręžinyje. A, stratigrafinė lokalių rūšių gausumų įverčių (a) laiko eilutė; B, proporcingų imigracijos greičių (I) dinamika; C, proporcingų ekstirpacijos greičių (E) dinamika. Punktyrinės horizontalios linijos nurodo statistškai besiskiriančių dinaminų būsenų ribas.

šutinėje nagrinėto pjūvio dalyje (Širvintos ir Neries svitos) vienintelės aptinkamos rūšys priklausė dviem gentims – *Ctenognathodus* ir *Ozarkodina*. Labai didelis proporcingų imigracijos ir ekstirpacijos greičių „lakumas“ nurodo į buveinių tinkamumo egzistavimui laipsnio epizodišką kaitą: nuo mažai gyvenamos iki visiškai negyvenamos. Tikėtiniausias mechanizmas, kurio dėka Gėluvos regionį aukštą atitinkančiuose sluoksniuose epizodiškai sumažėjo įvairovė bei padidėjo I ir E parametrų „lakumas“, buvo pasikeitimas tektonianiam režime, kuris nulėmė sedimentacinės erdvės sumažėjimą ir lokalų perėjimą į kontrastingesnę jūros lygio svyravimų režimą priekrantinėje aplinkoje. Pagrindinė padidėjimo proporcingų imigracijos ir ekstirpacijos greičių lakume priežastis yra susijusi su didesniu aplinkos sąlygų kontrastingumu priekrantės zonoje. Keleto metrų jūros lygio pokyčiai turi kur kas didesnę įtaką priekrantinėms nei giliavandenėms aplinkoms. Įdomu yra tai, kad nei vienas iš išskirtų paleoekologinėse dinamikos pokyčių neįvyko ties pačia Mulde's biotinio įvykio apatine arba pradžios riba (kuri yra ties 649,9 metrų gyliu), pačioje Gėluvos regioninio aukšto apačioje.

3.3 Viduriniojo ir vėlyvojo prėdolio konodontų gausos dinamika

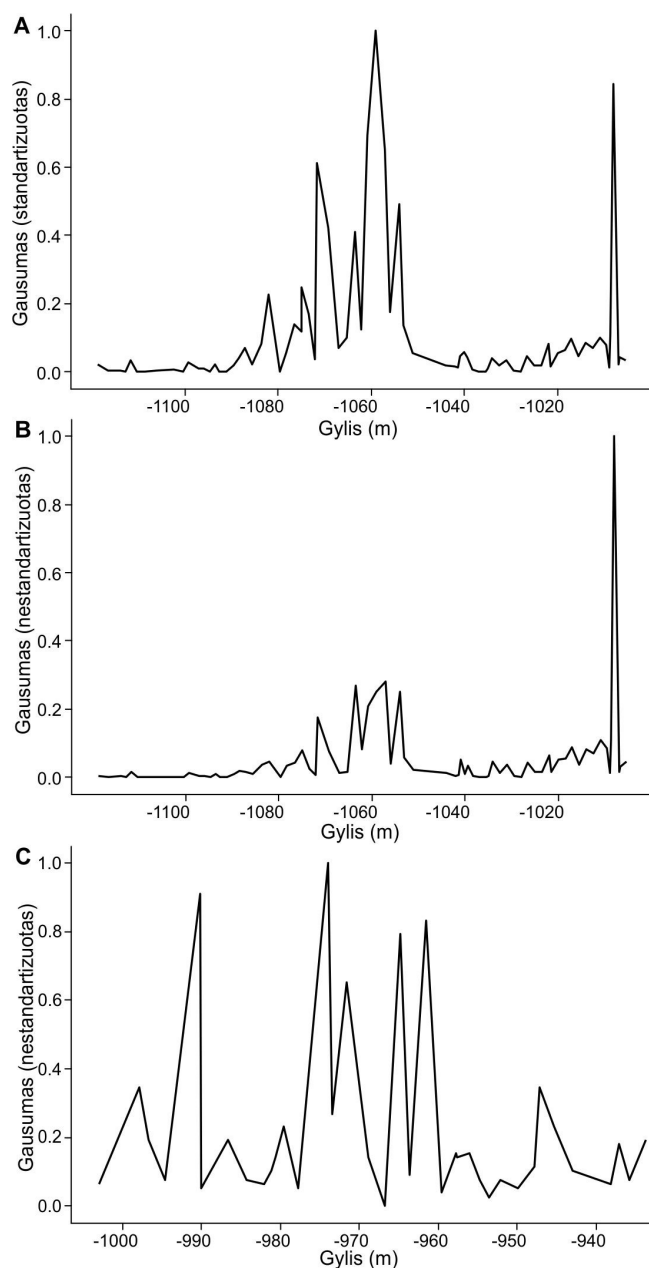
3.3.1 Prėdolio konodontų dinamikos tyrimų rezultatai

Vizualinis konodontų gausos pokyčių viduriniajame ir viršutiniame prėdolyje įvertinimas Šešuvio-11 grėžinyje nurodo į bangos pavidalo didžiausio mastelio pokytį (15a,b pav.). Apatinėje Jūros svitos dalyje buvo labai maži konodontų gausumai, vėliau gausumai padidėjo iki maksimalių reikšmių vidurinėje svitos dalyje ir taip pat sumažėjo viršutinėje dalyje. Tačiau, beveik pačioje laiko eilutės pabaigoje (pjūvio viršuje) yra vienas ypatingai didelės konodontų gausos pikas. Palyginus standartizuotas (kur elementų kiekis bandinyje yra padalintas iš bandinio svorio) ir nestandardizuotas konodontų gausumų laiko eilutes, matoma, kad standartizavimo nebuvimas įveda žymius dauginamuosius iškraipiančius efektus. Tačiau, bendri bruožai (kaip pvz. bangos pavidalo

gausos pokyčiai) išlieka. Gausumo pokyčiai matomi Viduklės-61 pjūvio nestandartizuotuose duomenyse yra apytiksliai panašūs į Šešuvio-11 gręžinyje matomą gausumo pokytį, kuomet didžiausia konodontų gausa stebima vidurinėje Jūros svitos dalyje. Tačiau, šiame pjūvyje gausumo pokyčiai yra labiau tolygūs ir taipogi „šoklesni“. Dalinai šį skirtumą „šoklume“ ir didesniame tolygume galima paaiškinti tuo, kad konodontų dažniai nebuvo standartizuoti pagal bandinių svorį.

Lakūnariškumo analizės atskleidė keletą įdomių dėsningumų konodontų gausos kintamumo struktūroje. Log-log koordinatėse išbrėžtame grafike atvaizduota lakūnariškumo priklausomybė nuo matavimo lango dydžio, kuris sudarytas remiantis standartizuotų bandinių iš Šešuvio-11 gręžinio analize (16a pav.). Grafike matoma, kad priklausomybė yra beveik idealiai tiesiška ($r=-0,96$, $p=0,0001$), kas savo ruožtu nurodo į multifraktalinę dauginamąją nagrinėjamo generuojančio proceso prigimtį (Plotnick 1995; Plotnick and Sepkoski 2001). Empirinis lakūnariškumo profilis ryškiai skiriasi savo forma nuo randomizuotų sekų lakūnariškumo profilių (kurie turi eksponentiškai mažėjančios kreivės formą) ir beveik visiškai nesusikerta su sugeneruotu jų nuliniu pasiskirstymu. Šis grafinis palyginimas su nuliniu pasiskirstymu taipogi buvo patvirtintas dviejų modelių, kurie buvo pritaikyti matomam empiriniam dėsningumui palyginimo metu. Tiesinis (multifraktalinis) modelis turėjo kur kas didesnę palaikymą ($AICc = -67.67$ ir Akaike'ų svoris $\omega = 1.0$ (visais atvejais Akaike'ų svoriai buvo suapvalinti iki ketvirtojo skaičiaus po kablelio)) nei neigiamas eksponentinis (baltojo triukšmo) modelis ($AICc = 7.41$ ir Akaike'ų svoris $\omega = 0$).

Lakūnariškumo profilis, apskaičiuotas naudojant nestandartizuotus Šešuvio-11 gręžinio duomenis, taipogi pasižymi tiesine forma. Linijinio modelio pritaikymas empiriniam lakūnariškumo profiliui parodė, kad jis pasižymi netgi didesniu statistiniu patikimumu nei pagal standartizuotus duomenis apskaičiuotas profilis ($r=-0,99$, $p=0,0001$). Tačiau, atsitiktinis kintamumas bandinių masėje įnešė į signalą aukšto dažnio triukšmą (t.y. padidino dispersijos kiekį mažuose laiko masteliuose), kas savo ruožtu „išbalino“ signalą. „Išbalinimo“



15 pav.. Normalizuotos (iki vieneto) konodontų gausumų laiko eilutės. **A** Konodontų gausumų standartizuotų padalinant iš bandinio masės, pokyčiai Šešuvio-11 gręžinyje. **B** Nestandardizuotų konodontų gausumų pokyčiai Šešuvio-11 gręžinyje. **C** Nestandardizuoti konodontų gausumų pokyčiai Viduklė-61 giliajame gręžinyje.

efektą galima pamatyti pažvelgus į empirinio nestandardizuoto lakūnariškumo profilį lyginant jį su nuliniu randomizuotų sekų lakūnariškumo profilių pasiskirstymu (16b pav.). Empirinis lakūnariškumo profilis nemažai dalimi persidengia su tuo pasiskirstymu. Tačiau modelių palyginimas, kaip ir standartizuotų duomenų atveju, suteikė kur kas didesnę palaikymą tiesiniam arba multifraktaliniam modeliui ($AICc = -133$ ir $\omega = 1,0$) nei nei-

giamam eksponentiniam ($AICc = -7,50$ ir $\omega = 0$). Tam, kad, patikrinti daugiamodelinio palyginimo prieigos tvirtumą, tie patys modeliai buvo pritaikyti randomizuotos laiko eilutės pagrindu apskaičiuotam lakūnariškumo profiliui. Šiuo atveju neigiamas eksponentinis modelis gavo kur kas didesnę palaikymą ($AICc = -66,28$, $\omega = 1,0$), nei tiesinis modelis ($AICc = -53,48$, $\omega = 0$). Taigi, šis atvejis parodo, kad modelių atrankos procedūra kur kas geriau remtis lyginant gausumų pokyčių dėsningumus nei nulinių modelių prieiga.

Viduklės-61 gręžinio gausumų pokyčių lakūnariškumo analizės atskleidė stipriai besiskiriantį (atsitiktinį baltojo triukšmo) dėsningumą nuo to, kuris buvo aprašytas Šešuvio-11 gręžinyje (multifraktalinį autokoreliuotą). Empiri-

nis lakūnariškumo profilis eina tiesiai per nulį randomizuotų laiko eilučių lakūnariškumo profilių pasiskirstymą (16c pav.). Šis nulinio modelio testavimo rezultatas buvo patvirtintas ir daugiamodelinio palyginimo. Neigiamas eksponentinis modelis gavo didesnę palaikymą ($AICc = -66,99$, $\omega = 1,0$) nei linijinis modelis ($AICc = -43,62$, $\omega = 0$). Tačiau, skirtumai $AICc$ koeficientuose buvo mažesni nei ankstesniuose Šešuvio-11 gausumo pokyčių lakūnariškumo tyrime.

Surastos gausumo dinamikos pobūdį aprašančių Hurst'o eksponentių reikšmės yra kongruentiškos su lakūnariškumo pobūdžių nustatymo rezultatais. Standartizuotų konodontų gausos pokyčių Šešuvio-11 gręžinyje analizė parodė, kad juose egzistuoja patikima laikinė autokoreliacija: $H=0,66$ ir $p<0,01$ (nei vienas iš 100 permutuotų (atsitiktinai perrinktų) laiko eilučių pagrindu apskaičiuotų H įverčių nepasiekė empiriškai nustatytos reikšmės). Nors ir Hursto eksponentės reikšmė yra artima baltojo triukšmo reikšmei (0,5), ši reikšmė statistiškai patikimai skiriasi nuo jos. Šios eksponentės reikšmė nurodo, kad konodontų ilgalaikiai gausumo svyravimai pagal savo pobūdį geriausiai atitinka rožinio triukšmo modelį. Kitokius rezultatus rodo nestandartizuotų duomenų analizė. Nestandartizuotos laiko eilutės iš abiejų pjūvių, naudojantis H įverčių metodika, yra neatskiriamos nuo baltojo triukšmo: Šešuvio-11 atveju $H=0,53$ su $p=0,31$; o Viduklės-61 gręžinio konodontų gausos dinamikos atveju $H=0,56$ su $p=0,25$.

Gausumo pokyčių Šešuvio-11 pjūvyje galios spektrų regresinės analizės parodė, kad galios priklausomybė nuo jos dažnio log-log koordinatėse aprašantis polinkio koeficientas yra lygus $a = -0,68$ (su 95% pasikliauties intervalais nuo $-1,03$ iki $-0,28$) ir pasižymi vidutinio lygio koreliacija $r = -0,65$, $p = 0,0001$. Nestandartizuotų duomenų regresinė analizė atskleidė tą patį randomizuojantį („balinantį“) pavyzdžių nestandartizavimo efektą. Nestandartizuotų Šešuvio-11 gausumo pokyčių galios spektro regresijos polinkio koeficientas nurodo į signalą, statistiškai neatskiriamą nuo baltojo triukšmo – $a = -0,08$ (95% pasikliauties intervalais nuo $-0,3$ iki $0,16$), su žemu ir nepatikimu koreliacijos koeficientu $r = -0,16$, $p = 0,3$. Analogiška Viduklės-61 nestandarti-

zuotų duomenų analizė parodė, kad šiame pjūvyje konodontų pokyčiai labiau panašėjo pagal savo pobūdį į mėlynąjį arba baltąjį triukšmą – $a=0,41$ (95% pasikliauties intervalai nuo 0 iki 1,08). Tačiau pati priklausomybė buvo ganėtinai silpna ir statistiškai nepatikima: $r=0,34$, $p=0,15$.

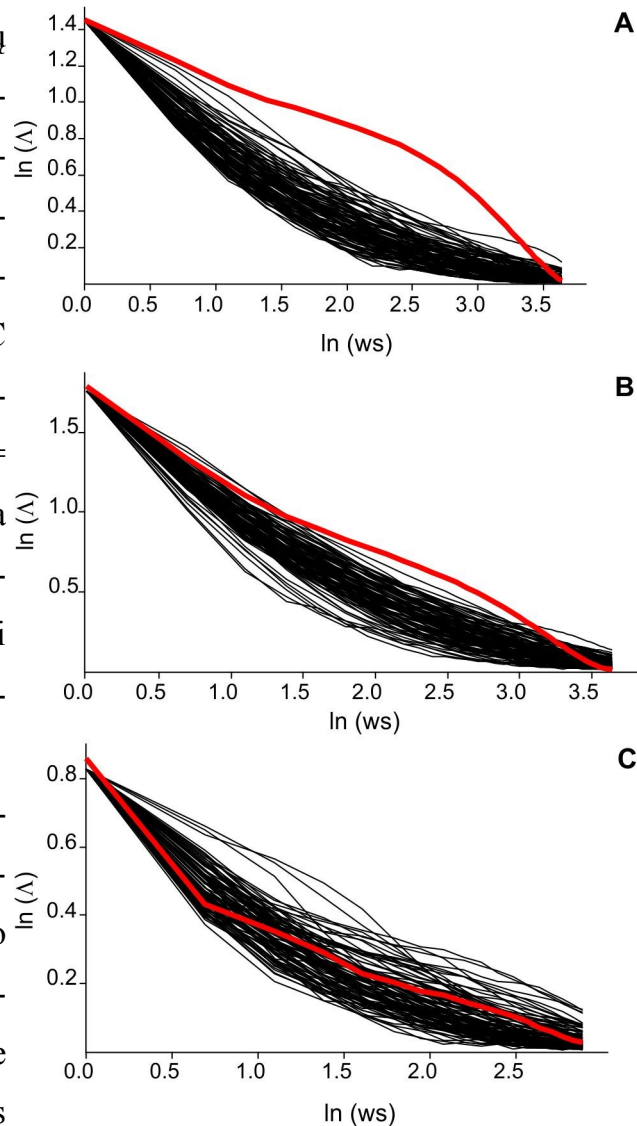
Maksimalios Lyapunov'o eksponentės apskaičiavimas Šešuvio-11 standartizuotiems konodontų gausos pokyčių duomenims parodė, kad gausos dinamika yra jautri pradinėms sąlygoms atžvilgiu, taigi, kalbant dinaminėms sistemoms terminija, yra chaotiška. Lyapunov'o eksponentės reikšmė, kuri yra lygi $\lambda_{\max}=0,37$, buvo gauta pritaikant tiesinės regresijos modelį regione tarp nulio ir šešių vienas po kito einančių taškų laiko eilutėje (matuojant bandiniais) modelyje su dviem talpinančiomis dimensijomis. Grafikas (17 pav.) ryškiai parodo tendenciją panašioms taškams eksponentiškai diverguoti vienas nuo kito talpinančiose dimensijose. Trumpas laiko eilutės ilgis (bandinių skaičiumi) apribojo palyginamų, o vėliau ir suvidurkintų pokyčių trajektorijų skaičių: buvo palyginta 19 trajektorijų (panašių taškų istorijų) modelyje su dviem talpinančiomis dimensijomis ir 4 trajektorijos modelyje su trim talpinančiomis dimensijomis (kuo didesnis talpinančių dimensijų skaičius, tuo mažesnė tikimybė surasti panašius taškus visuose išmatavimuose). Dėl šitos priežasties suvidurkintos panašių taškų evoliucinės trajektorijos yra ganėtinai triukšmingos. Tačiau, svyravimai divergencijos kiekyje dalinai gali būti paaiškinti trumpo periodo cikliškumais, kurie buvo surasti nagrinėjamoje medžiagoje (plačiau apie tai skyreliuose apačioje). Tai, kad talpinančių dimensijų kiekio padidinimas nesukelia anomalinio (diverguojančio) regiono suplokštėjimo grafike (17 pav.), nurodo į tai, kad konodontų gausos dinamiką kontroliuojantys procesai yra ne stochastiški, bet iš tikrųjų chaotiški (Rosenstein et al. 1993).

Pilnų laiko eilučių koreliacinis palyginimas parodė, kad bendra koreliacija tarp konodontų gausumų ir stabilių anglies izotopų santykių yra maža ir statistiškai nepatikima, taip pat kaip ir koreliacija tarp konodontų gausumų ir gama spinduliuotės reikšmių. Šešuvio-11 pjūvyje koreliacija tarp diferencijuotų $\delta^{13}\text{C}$ reikšmių ir diferencijuotų standartizuotų konodontų gausumo reikšmių siekė $r = -0,03$, $p=0,76$, o koreliacija tarp diferencijuotų gama spin-

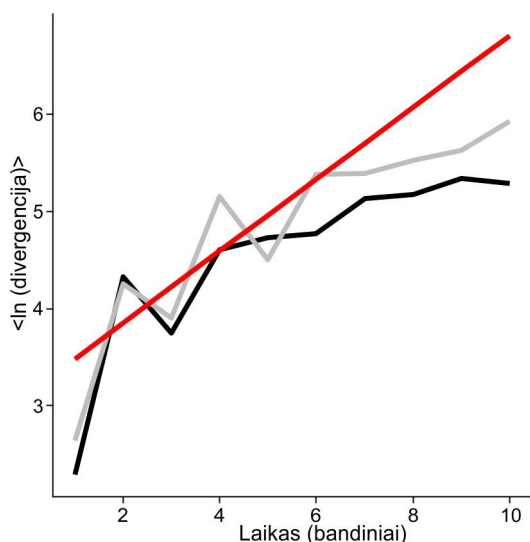
duliuotės intensyvumo reikšmių ir diferencijuotų konodontų gausumų siekė $r=0,05$, $p=0,64$. Panaši situacija yra matoma ir Viduklės-61 pjūvyje, kuriame koreliacija tarp diferencijuotų $\delta^{13}\text{C}$ reikšmių ir diferencijuotų konodontų gausumų reikšmių siekė $r=-0,1$, $p=0,53$, kaip ir koreliacija tarp diferencijuotų gama spinduliuotės intensyvumo reikšmių bei diferencijuotų konodontų gausumų ($r=0,07$, $p=0,65$).

Kitokį vaizdą rodo lokalizuotos slenkančio lango koreliacinės analizės, kurių dėka buvo atskleisti kai kurie įdomūs dėsningumai. Šešuvio-11 gręžinyje buvo surasta, kad egzistavo trys statistiškai patikimai besiskiriantys koreliacijos epizodai tarp $\delta^{13}\text{C}$ ir konodontų gausumų reikšmių: apatinėje Jūros svitos dalyje buvo teigiama bet statistiškai nepatikima koreliacija, vidurinėje dalyje buvo neigiama ir statistiškai patikima koreliacija, o

viršutinėje Jūros svitos dalyje buvo vėl teigiama bet statistiškai nepatikima koreliacija tarp minėtų kintamųjų (18a pav.). Jokio analogiško statistiškai patikimo dėsningumo nebuvo surasta koreliacijos pokyčiuose tarp konodontų gausumų ir gama spinduliuotės intensyvumo reikšmių. Kokybiškai panašus,



16 pav.. Konodontų gausumų laiko eilučių lakūnariškumo profiliai (raudonos linijos) ir nulinis lakūnariškumo profilių pasiskirstymas, kuris buvo paskaiciuotas pagal 100 randomizuotų empirinių laiko eilučių (juodos linijos). **A** Standartizuotų Šešuvio-11 konodontų gausos pokyčių lakūnariškumo grafikas. **B** Nestandartizuotų Šešuvio-11 konodontų gausos pokyčių lakūnariškumo grafikas. **C** Nestandartizuotų Viduklės-61 konodontų gausos pokyčių lakūnariškumo grafikas.



17 pav. Maksimalios Lyapunov'o eksponentės įvertinimas Šešuvio-11 gręžinio standartizuotos konodontų gausos dinamikai. Juoda kreivė parodo suvidurkintą divergencijos kiekio akumuliaciją atsekant dviejų panašių taškų istoriją dvejose talpinančiose dimensijose. Pilka kreivė nurodo divergencijos kiekio akumuliaciją, trajektorijoms diverguojant trijose talpinančiose dimensijose. Raudona linija yra tiesinio modelio pritaikymas juodos kreivės segmentui, kuris pasižymi didžiausiais divergencijos greičiais. Tiesinio modelio polinkį nusakantis koeficientas yra maksimalios Lyapunov'o eksponentės įvertis ($\lambda_{\max}=0.37$).

sumo įverčiuose, kurie buvo apytiksliai koincidentiški su anksčiau aptartais koreliacijos tarp šių kintamųjų ženklo pasikeitimais (19 pav.). Šis pastebėjimas patvirtina galimybę, kad viduriniajame ir viršutiniame pržidolyje galėjo būti trys skirtingi geobiologinės dinamikos režimai.

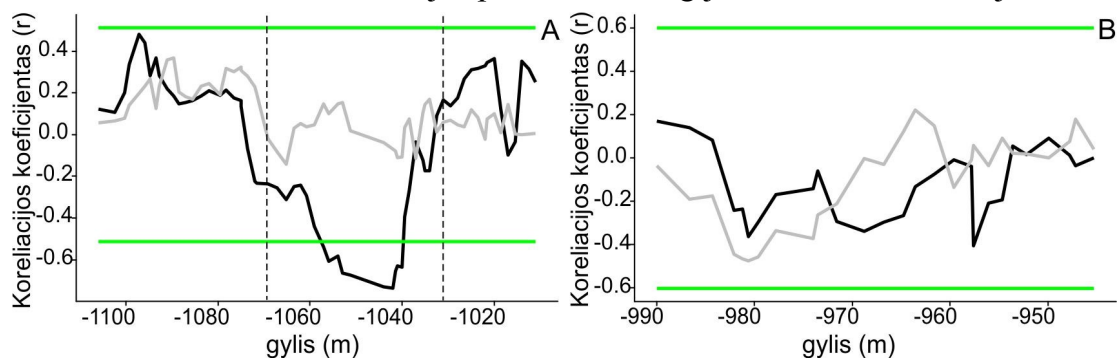
Standartizuotų konodontų gausumų pokyčių Šešuvio-11 gręžinyje RED-FIT spektrinė analizė parodė, kad egzistuoja spektrinės galios pikas, kuris yra nepaaiškinamas (su 99 % tikimybe) autoregresiniu (Markoviniu) procesu (20a pav.). Taigi, šis pikas atspindi osciliacinį procesą su periodo ilgiu, siekiančiu 2,94 – 3,12 tarpbandiminio intervalo, arba 4,3 – 4,65 metro (vidutiniškai apie 4,5 metro). Taip pat buvo aptiktas dar vienas galios pikas ties labai žemais dažniais (38,5 tarpbandiminiai atstumai arba 57 metrai), kuris yra statistiškai

tačiau nepasiekęs statistinio patikimumo, buvo koreliacijos pokyčių tarp $\delta^{13}\text{C}$ ir konodontų gausumų reikšmių dėsnin-gumas, nagrinėtas Viduklės-61 gręžinyje (18b pav.). Vidurinėje Jūros svitos dalyje konodontų gausumų ir stabilių izotopų reikšmių koreliacijos koeficientai buvo neigiami. Mažos absoliučios reikšmės koreliacijos koeficientuose duotame gręžinyje veikiausiai yra susijusios su didesniu statistinio triukšmo kiekiu šiame pjūvyje, dėl duomenų nestandartizacijos ir santykinai didesnių bandinių paėmimo intervalų.

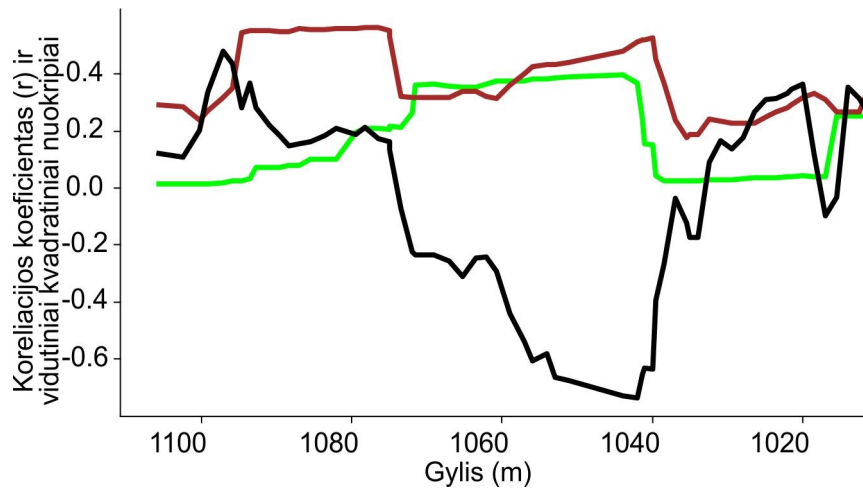
Slenkančio lango vidutinių kvadratinų nuokrypių pokyčių laiko eilutėse analizės parodė, kad Šešuvio-11 gręžinyje įvyko du staigūs dispersijos produkcijos pokyčiai kaip $\delta^{13}\text{C}$ reikšmėse taip ir standartizuotuose konodontų gau-

patikimas su 95 % tikimybe. Panašiai, tokio paties tipo analizė atskleidė, kad Viduklės-61 gręžinyje irgi egzistavo aukšto dažnio (2,4 tarpbandiminio atstumo arba 4,6 metrų periodo ilgio) cikliškumas, kurio galios pikas kirto 99 % pasikliauties intervalus autoregresiniam procesui (20b pav.). Tačiau, šiame gręžinyje nebuvo surasta jokių statistiškai patikimų žemo dažnio konodontų gausumo periodinių osciliacijų.

Vilnelių analizė atskleidė labai panašius dėsningumus į tuos, kurie buvo surasti su REDFIT spektrine analize. Didžioji dalis spektrinės galios Šešuvio-11 gręžinio konodontų gausumo pokyčiuose koncentruojasi ties labai žemais dažniais, kurie apytiksliai atitinka 57 metrų periodo ilgio osciliacijas (21a pav.). Labai aukštų dažnių juostoje taipogi matomos pastebimos periodinės gausumo osciliacijos, kurių amplitudės kinta laike ir yra moduluojamos žemo dažnio osciliacijų – didžiausios periodinių svyravimų amplitudės yra pastebimos centrinėje pjūvio dalyje, kur yra žemo dažnio osciliacijos maksimumas. Viduklės-61 gręžinio nestandartizuotų konodontų gausumų pokyčių vilnelių analizė atskleidė, kad didžioji spektrinės energijos dalis koncentruojasi ties



18 pav. Slenkančio lango koreliacinės analizės, lyginant sąryšius tarp konodontų gausumo fluktuacijų ir aplinkos indikatorių. Juodos linijos nurodo koreliacijos koeficientų reikšmes tarp konodontų gausumų ir $\delta^{13}\text{C}$ reikšmių, o pilkos linijos atspindi koreliacijos koeficientų tarp konodontų gausumų ir gama spinduliuotės intensyvumo pokyčius. Žaliosios linijos nurodo kritines reikšmes ($\alpha=0.05$) koreliacijos koeficientams esamam bandinio dydžiui (nagrinėtų taškų laiko eilutėje skaičiui) (reikšmės paimtos iš (Rohlf and Sokal 2012)). **A** Koreliacijos koeficientų laiko eilutės Šešuvio-11 gręžinyje, kur koreliacijos koeficientai ir jų pasikliauties intervalai buvo apskaičiuoti 15 mėginių ilgio langui (punktyrinės linijos nurodo kraštutinių taškų laiko eilutėse, kurie buvo panaudoti statistiškai patikimų koreliacijos koeficientų apskaičiavime, padėtis). **B** Koreliacijos koeficientų laiko eilutės Viduklės-61 pjūvyje (koeficientai buvo apskaičiuoti naudojant 11 bandinių lango dydį, kuris buvo pasirinktas dėl laiko eilutės trumpumo).

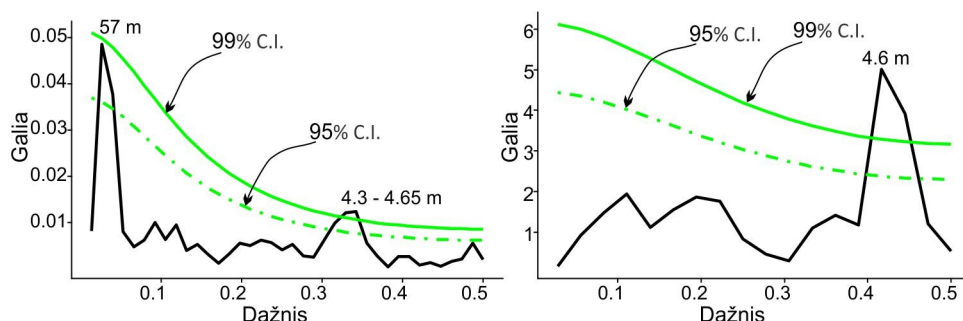


19 pav. Slenkančio lango koreliacijos koeficientų tarp konodontų gausumų ir $\delta^{13}\text{C}$ reikšmių (juoda kreivė) laiko eilutė, akomponuota vidutinių kvadratinių nuokrypių $\delta^{13}\text{C}$ (ruda kreivė), ir standartizuotų konodontų gausumų (žalia linija) reikšmėse laiko eilutėmis Šešuvio-11 gręžinyje. Visi įverčiai buvo apskaičiuoti naudojant 15 mėginių lango dydį.

labai aukštais dažniais labai arti Naikvisto dažnio (didžiausio analizuotino dažnio). Šios aukšto dažnio fluktuacijos, panašu, kad moduliuojamos žemo dažnio komponentės, nes didžiausias amplitudes irgi pasiekia vidurinėje pjūvio dalyje (21b pav.). Reikėtų paminėti, kad bendra konodontų gausos svyravimų struktūra yra labiau hierarchiška (medžio pavidalo) Šešuvio-11 nei Viduklės-61 gręžinyje, kas patvirtina ankstesnius lakūnariškumo analizės rezultatus.

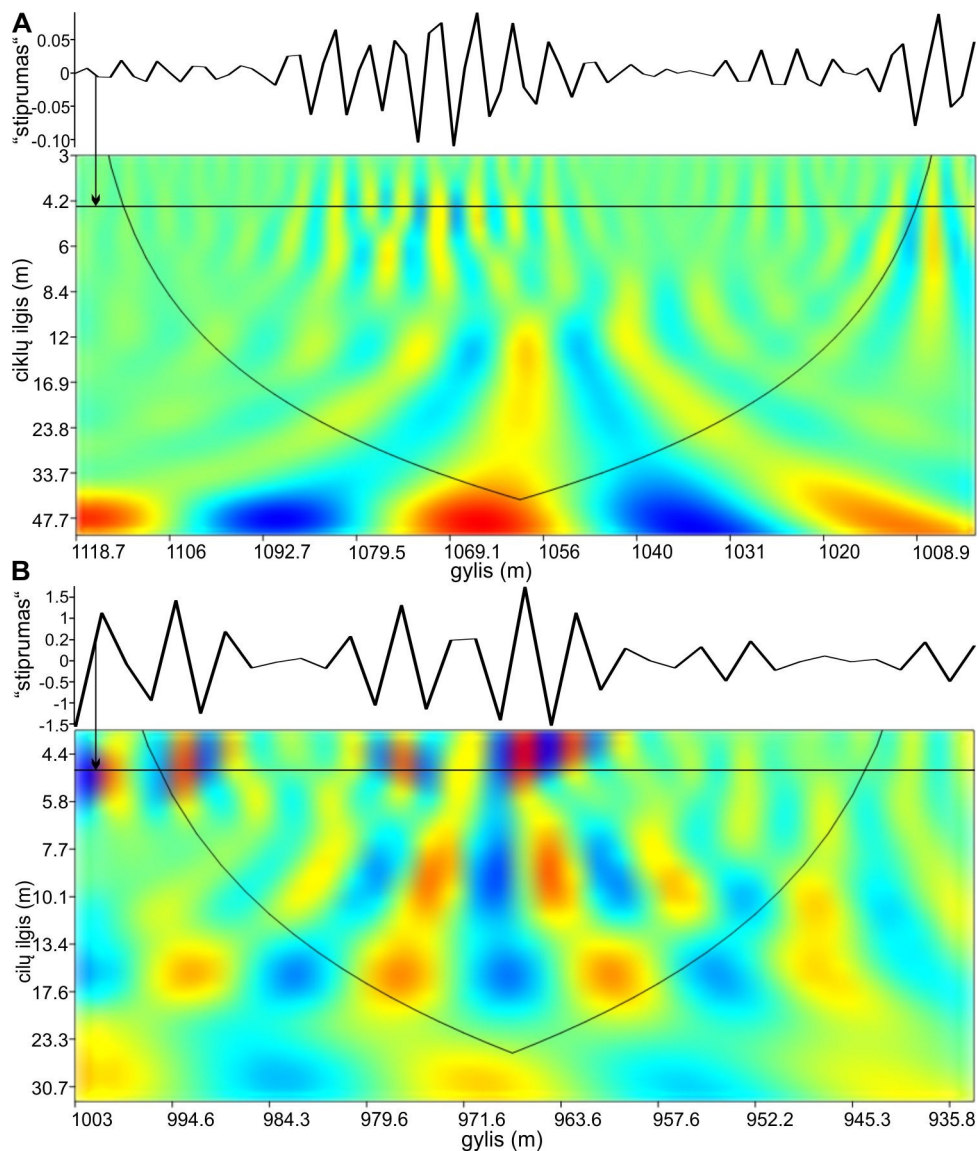
3.3.2 Pržidolio konodontų dinamikos tyrimų diskusija

Laikinio konodontų standartizuoto gausumo maštavavimo tyrimai tvirtai



20 pav. REDFIT konodontų gausumų ciklostratigrafinės spektrinės analizės. Ištininė žalia linija nurodo 99 %, o punktyrinė žalia linija nurodo 95 % pasikliauties intervalus autoregresiniam AR(1) procesui. **A** Standartizuotų konodontų gausumų pokyčių Šešuvio-11 gręžinyje spektras. **B** Nestandartizuotų konodontų gausumų pokyčių Viduklės-61 gręžinyje spektras.

nurodo į multifraktalinę pokyčių struktūrą, ilgos atminties buvimą laiko eilutėje bei $1/f$ statistinį signalo maštabavimo pobūdį. Tuo tarpu nestandartizuotų duomenų analizė atskleidė didelę standartizacijos reikšmę atskleidžiant tikrąją gausos pokyčių signalo struktūrą. Bendru atveju, nestandartizuotos laiko eilutės pasižymi „baltesniu“ svyravimo pobūdžiu, kuris atspindi lakūnariškumo profiliuose, spektrinėse analizėse ir Hursto įverčiuose. Tačiau, bendru atveju, Viduklės-61 pjūvis rodo „baltesnį“ konodontų gausos dinamikos pobūdį nei Šešuvio-11 pjūvis. Šis dėsningumas gali būti paaiškintas dviem vienas kitam



21 pav. Konodontų gausos pokyčių vilnelių analizės. Juoda linija skaleogramose nurodo į „poveikio kūgį“ – statistiškai patikimą diagramos dalį. Horizontalios juodos linijos nurodo statistiškai patikimą aukšto dažnio cikliško rekonstrukciją. **A** Standartizuotų konodontų gausumų pokyčių Šešuvio-11 gręžinyje skaleograma. **B** Nestandartizuotų konodontų gausumų pokyčių Viduklės-61 gręžinyje skaleograma.

neprieštaraujančiais būdais. Visų pirma, Viduklės-61 grėžinyje bandiniai buvo imami didesniais intervalais nei Šešuvio-11 grėžinyje, kas savo ruožtu galėjo turėti įtakos šalimais esančių reikšmių koreliacijos sumažinimui. Taip pat, Viduklės-61 pjūvis yra žymiai artimesnis proksimalinei (priekrantinei) Baltijos baseino daliai, kas savo ruožtu didina erozinių stratigrafinių pertraukų susidarymo tikimybę (Patzkowsky and Holland 2012). Stratigrafinės spragos savo ruožtu padidina „šuolių“ bet kokiose pjūvyje matuojamose laiko eilutėse tikimybę, kaip tai pvz. buvo seniai pastebėta kad atsitinka stratofenetinėse laiko eilutėse, kuomet sedimentacinės pertraukos yra koincidentiškos su staigiais morfologiniais pokyčiais (Raup and Crick 1982).

Atsižvelgiant į visus įrodymus, lakūnariškumo ir Hursto įverčių analizės palaiko multifraktalinį konodontų gausos pokyčių modelį viduriniajame ir vėlyvajame prėdolyje. Ankstesniuose tyrimuose buvo pateikti paaiškinimai multifraktalinės svyravimo struktūros paaiškinimui evoliucinėse sistemose. Pagal minėtą paaiškinimą, multifraktališkumas indikuoja hierarchinę sąveiką tarp įvairių faktorių atsitiktinai varijuojančių skirtinguose laiko masteliuose, kurie nulemia galutinį rezultatą dauginamai sąveikaujant tarpusavyje (Plotnick and Sepkoski 2001). Ta pati „mastelių mišinio“ teorija aiškina rožinio triukšmo buvimą geofizikinėse sistemose (kurių laiko eilučių H įvertis būna didesnis nei 0,5 ir mažesnis nei 1) (Mesa and Poveda 1993). Tačiau, surastam $1/f$ signalo maštavavimo dėsninumui paaiškinti natūraliose sistemose egzistuoja kelios hipotezės. Signalas, kuris pasižymi rožinio triukšmo savybėmis, gali būti sugeneruotas veikiant saviorganizuojantiems kritiniams evoliuciniams-ekologiniams procesams (Solé et al. 1999). Iš kitos pusės, toks spektrinės galios maštavimas gali būti sukeltas taip vadinamo „daugiamastelinio atsitiktinumo“, kuris nusako, kad nagrinėjamas signalas gali būti sugeneruotas kaip daugelio skirtinguose laiko masteliuose veikiančių autoregresinių $AR(1)$ procesų superpozicija (Halley and Inchausti 2004). Antroji hierarchinė rožinio triukšmo atsiradimo hipotezė yra labiau kongruentiška su kitais pateiktais įrodymais.

S. J. Gould'as, aptarinėdamas gamtinių sistemų hierarchinį priežastingu-

mą ((Gould 2002); 888 pslp.), išplėtė anksčiau pateiktą laiko lygmenų idėją (Gould 1985), išsakydamas mintį, kad procesai skirtinguose masteliuose nėra „fraktališki“, t.y. jie nėra invariantiški mastelio atžvilgiu, bet rodo dėsningumų pokyčius arba „alometriją“. Autorius nagrinėjo skirtumus evoliuciniuose mechanizmuose, nagrinėjant skirtingus laiko mastelius, tas pats klausimas gali būti užduotas nagrinėjant ekologinius procesus. Šio tyrimo rezultatas nurodo į tai, kad multifraktalinis savipanašumas konodontų gausumo pokyčių proceso pobūdyje yra pirmo lygio aproksimacija išnagrinėtiems dėsningumams. Tai reiškia, kad konodontų gausumų pokyčiai nebuvo kontroliuojami kažkurio vieno dominuojančio veiksnio, kaip pvz. jūros lygio pokyčių, kurie dažnai naudojami ypatingo konodontų dažnumo lokaliuose pjūviuose paaiškinimui (Morrow and Sandberg 2008). Tačiau, nagrinėtose konodontų dažnių laiko eilutėse taipogi buvo pastebėti atsikartojantys, priklausomi nuo laiko mastelio osciliaciniai dėsningumai (plačiau skyrelyje apie cikliškumų analizę). Panašūs rezultatai buvo aptikti nagrinėjant jūrinės biosferos makroevoliucinę dinamiką fanerozojaus eone (Plotnick and Sepkoski 2001), kur autoriai surado, kad egzistuoja išmirimų intensyvumų padidėjimas 26 milijonų metų laiko mastelyje, kurį jie sieja su masinių išmirimų periodiškumais. Taigi, šis tyrimas sustiprina Plotnick'o ir Sepkoski'o argumentą (Plotnick and Sepkoski 2001), kad gyvybės istoriją galima suprasti kaip intervalinį (mišrų) multifraktalinį procesą su tam tikrais nuo laiko mastelio priklausančiais nuokrypiais dinamikos reguliavime: antrame lygmenyje (kuris atitinka nuo dešimčių tūkstančių iki šimtų tūkstančių metų laiko mastelį), stiprų poveikį turi Milankovičiaus cikliškumai bei ketvirtame lygmenyje (dešimtys milijonų metų), kur svarbų vaidmenį turi masiniai išnykimai (pagal (Bennett 1997)) [kurių padėtis laiko mastelių atžvilgiu veikiausiai evoliucionuoja dėka galimų astronominių mechanizmų dinaminio nestabilumo ir jų disipacinės prigimties (Hinnov and Hilgen 2012)].

Hierarchinis ir netiesiškas bei kartais su periodinėmis komponentėmis makroevoliacinės dinamikos pobūdis buvo patvirtintas nagrinėjant skirtingas taksonomines grupes bei laiko periodus (Yacobucci 2005; Patterson et al. 2004; Prokoph et al. 2000). Literatūroje taipogi yra pateikta įrodymų, kad kai

kurių grupių makroevoliucinė dinamika pasižymi nehierarchiniu baltąjį triukšmą primenančiu pobūdžiu (Yacobucci 2005). Tačiau, kaip parodė lakūnariškumo tyrimai atlikti šiame darbe, pavyzdžių ėmimo intensyvumo (šiuo atveju masės) variacijos gali stipriai „užbalinti“ signalą. Taigi, surasti baltojo triukšmo evoliuciniai dėsningumai gali būti paleontologinio metraščio kokybės nulemti artefaktai. Jei šis paaiškinimas yra teisingas, jis neturėtų stebinti, nes yra tvirtai nustatyta, kad paleontologinio metraščio struktūra turi didelį poveikį nagrinėjamiems paleobiologiniams dėsningumams (Lloyd et al. 2011).

Maksimalios Lyapunov'o eksponentės įvertinimo tyrimas šiame darbe parodė, kad konodontų gausumai pasižymi elgesiu, kuris yra būdingas deterministinėms chaotinėms sistemoms, kuomet esant labai panašioms pradinėms sąlygoms skirtingos trajektorijos viena nuo kitos tolsta eksponentiškai. Nepaisant ankstyvųjų teorinių tyrimų, kurie parodė, kad populiacijų dinamika gali pasižymėti chaotiniu elgesiu (May 1976), atliekant trumpalaikius neo-ekologinius tyrimus tokių chaotinės dinamikos atvejų aptikta tikrai nedaug (Ellner and Turchin 1995; Hastings et al. 1993). Surasti dėsningumai nėra tiesiogiai palygintini su neo-ekologinių tyrimų rezultatais dėl ypač didelių skirtumų nagrinėjamuose laiko masteliuose. Šelfinių nuogulų stratigrafinė raiška varijuoja nuo šimtų metų iki dešimčių tūkstančių metų (Kowalewski and Bambach 2008). Taigi, pokyčiai konodontų gausumuose, kurie yra stebimi nagrinėjant paleoekologines laiko eilutes, atspindi ilgalaikius pokyčius jų regioninių metapopuliacijų laikomosiose gebose – taigi, tai yra užglodintas daugelio trumpalaikių svyravimų signalas. Iš to seka, kad procesai, kontroliuojantys šiuolaikinius gausumo svyravimus, veikiausiai skiriasi nuo tų procesų, kurie kontroliavo ilgalaikius konodontų gausos pokyčius, nes gausos svyravimai laiko masteliuose nuo dešimčių tūkstančių iki milijonų metų yra ne vien ekologiniai bet yra eko-evoliuciniai, nes pačių organizmų sandara spėja žymiai pasikeisti praėjus tokiems dideliems laiko tarpams.

Chaotinėms sistemoms yra būdingas interaktyvumas, kuris egzistuoja dėka netiesinių atgalinių ryšių (Bennett 2013). Tokie interaktyvumą palaikan-

tys atgaliniai ryšiai egzistuoja ilgalaikėje ekologinėje (makroekologinėje) dinamikoje dėl vienas kitą nulemiančių sąveikų tarp aplinkos pokyčių ir evoliucijos proceso (Levins and Lewontin 1987). Biotiniai pokyčiai, kurie yra pagrinde indukuojami pokyčių fizinėje aplinkoje (Eldredge 1999), gali evoliuciškai pakeisti ilgalaikes laikomąsias gebas (visuose gyvybės hierarchiniuose lygmenyse) regioninėse ekosistemose atsirandant evoliucinėms inovacijoms (Erwin 2012), arba įvykstant naujų regionui rūšių invazijoms, kurios, kaip jau yra įrodyta, pakeičia vietinių rūšių nišų struktūras (Stigall and Brame 2014). Taipogi, egzistuoja ir kiti „endogeniniai“ mikroevoliuciniai mechanizmai, kurie gali tapti chaotinės dinamikos priežastimi tūkstančių metų laiko mastelyje. Naudojantis sukurtais skaitmeniniais modeliais, buvo įrodyta, kad nuo dažnio priklausoma natūralioji atranka dažnai nulemia chaotinę alelių dažnių pokyčių dinamiką populiacijose (Doebeli and Ispolatov 2014). Jei priklausoma nuo alelių dažnio natūralioji atranka veikia pakankamai ilguose laiko masteliuose ir jeigu skirtingi aleliai pasižymi skirtingomis laikomosiomis gebomis, tuomet minėtas evoliucinės dinamikos pobūdis gali nulemti chaotinę ilgalaikės paleoekologinės gausumo dinamikos pobūdį. Taipogi, yra ir kitų „kelių į chaosą“, kurie nėra susiję su išvardintais eko-evoliuciniais mechanizmais. Jeigu populiacijų dydžiai tiesiškai seka paskui kažkurį būtinąjį kintamąjį, kuris yra stipriai priklausomas nuo klimato, ir jeigu pats ilgalaikis klimato pokyčių pobūdis yra chaotiškas (kas veikiausiai yra tiesa, bent jau remiantis kvartero periodo tyrimais (Bershadskii 2010; Huybers 2009)), tuomet mes turėtumėme stebėti analogišką chaotišką gausumo pokyčių pobūdį.

Slenkančio lango lokalios koreliacijų analizės atskleidė papildomų konodontų gausos dinamikos savybių, kurios yra būdingos netiesinėms sistemoms – epizodiškus perėjimus tarp skirtingų koreliacinių režimų tarp konodontų gausos ir $\delta^{13}\text{C}$ reikšmių, kurie geriausiai matomi Šešuvio-11 gręžinyje (panašių perėjimų nebuvo surasta konodontų gausos ir gama spinduliuotės intensyvumo sąryšiuose). Neigiamos koreliacijos epizodas Šešuvio-11 gręžinyje (tarp 1071 ir 1032 metrų gylio) atitinka apatinę konodontinę *remscheldensis* zonos dalį. Tam pačiam intervalui minėtame gręžinyje yra būdinga pa-

didėjusi akantodų rūšinė apyvarta bei padidėjusi jų įvairovė bei jų liekanų skaitlingumai (Valiukevičius 2005). Ne tokiu dideliu mastu, tačiau šiame intervale konodontai irgi patyrė keletą makroevoliucinių įvykių. Intervalo pradžioje, kaip ir minėta anksčiau, atsirado zoninė konodontų rūšis *Ozarkodina r. remscheidensis* (kuri kartais išskiriama į atskirą gentį ir rūšį *Zieglerodina remscheidensis* (pagal (Murphy et al. 2004))). Viršutinėje neigiamų koreliacijų epizodo dalyje išnyko *Ozarkodina e. eosteinhornensis* porūšis, ir taipogi Lietuvos pajūviuose atsirado ir šiame intervale egzistavo trumpalaikis sekliavandenis taksonas *Ozarkodina inordinata*, tačiau šios rūšies trukmė gali būti ir ilgesnė dėl to, kad, aplinkos kuriose ji gyveno, yra ypač paveikiamos stratigafinių pertraukų (Patzkowsky and Holland 2012). Taipogi, Estijos pajūviuose buvo nustatyta, kad viršutinėje *remscheidensis* zonos dalyje atsirado naujas konodontų porūšis *Oulodus elegans detorta*, kuris minėtoje šalyje naudojamas kaip zoninė rūšis, egzistavusi iki pačios silūro periodo pabaigos (Märss and Männik 2013). Taigi, visumoje nagrinėtame neigiamos koreliacijos epizodo metu Baltijos silūro sedimentaciniame baseine buvo penki konodontų makroevoliuciniais įvykiais.

Reikėtų paminėti, kad bendras akantodų įvairovės ir gausumo pokyčių pobūdis Šešuvio-11 pjūvyje yra labai panašus į konodontų gausumų pokyčių pobūdį. Tai nurodo, kad tie patys kontroliuojantys veiksniai veikė visos regioninės ekosistemos funkcionavimą. Ankstesniuose tyrimuose, kurių metu buvo nagrinėjami Lietuvos pajūvių konodontų stabilų deguonies izotopų santykių pokyčiai laike (kurie atspindi tuometines vandens temperatūras), buvo nustatyta, kad apatinėje *remscheidensis* zonos dalyje įvyko staigus temperatūros kritimas (Žigaitė et al. 2010). Visi šie faktai nurodo į tai, kad visi šie įvykiai asocijuoti laike yra susiję priežastiniais ryšiais ir atspindi poslinkį ekologinėje ir evoliucinėje dinamikoje, arba taip vadinamą evoliucinės apyvartos impulsą (*sensu* (Vrba 1993)), kuris pasižymėjo skirtingais biologines sistemas kontroliuojančiais faktoriais, arba skirtingais tų pačių faktorių intensyvumais lyginant su kitais laikotarpiais. Šie pokyčiai gali būti substancinio (reiškinių intensyvumai evoliucionuoja) arba metodologinio (reiškinių pokyčius kontro-

liuojantys dėsniai evoliucionuoja) ne-uniformizmo kontroliuojančiuose mechanizmuose pasekmė (*sensu* (Gould 1965)). Galimas dalykas, kad ekosistemų funkcionavimas pasikeitė veikiant išoriniams (fiziniais) varomiesiems mechanizms, kuomet ekosistemų veikimo mechanizmai yra apibrėžti ir nekintami laike, kaip pvz. sistemų, kurios pasižymi histerezės (būsenos „atminties“) savybėmis, kurias tolydžiai keičiant gali įvykti taip vadinamos topologinės „katastrofos“ – t.y. perėjimai į alternatyvias funkcionavimo būsenas (Barnosky et al. 2012). Iš kitos pusės, pats evoliucijos proceso pobūdis, kuris turi stiprią įtaką ekosistemų veikimo pobūdžiui (žiūrėkite apžvalginį skyrelį apie makroevoliucijos ir makroekologijos tyrimus paleontologiniame metraštyje), keičiasi bėgant laikui (Longo et al. 2012). Taigi, metodologinis (arba kontroliuojančių dėsnių) neuniformizmas yra tikėtinas, priimant evoliucijos veikimą (Erwin 2011). Netgi esant žinomoms ekologinėms sąlygoms dėka to, kad genetinis paveldimumas yra diskretus, visa įmanomų evoliucinių pokyčių aibė yra nenumatoma (Day 2012). Tuo tarpu nagrinėjamame laiko intervale yra stebimi pokyčiai tiek fizinėje aplinkoje, tiek ir biotos sudėtyje.

Aiškinant alternatyvių ekosistemų funkcionavimo epizodų priežastis, šio darbo autorius labiau linksta prie nuosaikesnio substancinio neuniformistinio paaiškinimo. Prieš prasidedant neigiamų ir statistiškai patikimų koreliacijų intervalui, kaip galima pamatyti grafike (19 pav.), įvyko vidutinių kvadratinų nuokrypių $\delta^{13}\text{C}$ reikšmėse ir konodontų gausumuose padidėjimas. Panašus padidėjimas ir vėlesnis sumažėjimas minėtų parametrų vidutiniuose kvadratinuose nuokrypiuose įvyko pasibaigiant neigiamų koreliacijų tarp konodontų gausumų ir $\delta^{13}\text{C}$ epizodui. Tokio tipo sistemos elgesys (dispersijos arba kintamumo parametruose prieš įvykstant perėjimui į alternatyvią būseną) dažnai nužymi kritinius perėjimus plačiame netiesinių sistemų spektre, pradedant nuo epilepsijos priepuolių ir baigiant perekspluototų žuvų populiacijų dinamika (Scheffer et al. 2009). Šią kritinių perėjimų funkcionavime hipotezę paremia laiptiškas ir sinchroniškas konodontų gausumų ir $\delta^{13}\text{C}$ reikšmių vidutinių kvadratinų nuokrypių, o taipogi $\delta^{13}\text{C}$ ir konodontų gausumų koreliacijos koeficientų reikšmių pokyčių pobūdis.

Galimas mechanizmas, kuris kontroliavo viršutinio pržidolio ekosistemų kritinius perėjimus į alternatyvias funkcionavimo būsenas, galėjo būti ekosistemų produktyvumo pokyčiai, kurie buvo kontroliuojami besikeičiančio klimato, pereinant iš karšto klimato būsenos į šaltesnio klimato būseną ir vėl atgal į karštą būseną (klimatinės osciliacijas galima stebėti (Žigaitė et al. 2010) straipsnio medžiagoje). Taip pat, keičiant ekosistemų produktyvumo laipsnį turėjo prisidėti ir klimatinio sezoniškumo laipsnio pokyčiai (sekantys diskusijos paragrafai).

Pasitelkus mažo masto ekologinius eksperimentus, buvo parodyta, kad išoriškai kontroliuojami mitybinių medžiagų srauto pokyčiai gali sukelti staigius vandeninių ekosistemų funkcionavimo būsenų pokyčius (Sirota et al. 2013). Daug didesniame erdviniam ir laikiniam mastelyje buvo parodyta, kad dėl plokščių tektoninio judėjimo užsidarius Centrinės Amerikos jūriniam kanalui pasikeitė mitybinių medžiagų patekimas į jūrinius baseinus dėl to, kad buvo inicijuoti žymūs okeanografiniai pokyčiai, kurie nulėmė mitybinių medžiagų pritekėjimo intensyvumo pokyčius. Šių pokyčių rezultate įvyko žymi vėlyvojo kainozojaus vakarų Atlanto biotos taksonominė apyvarta (Allmon 2001). Epizodiniai produktyvumo sumažėjimai, kurie sukeliama periodinių žemės orbitos posvyrio pokyčių, vykstant vandenynų cirkuliacijos pokyčiams silūro periode, kaip manoma, sukėlė koncentruotų išmirimų epizodus („datumus“) Ireviken'o masinio išmirimo metu (Jeppsson 1997). Taigi, egzistuoja tiek teoriniai taip ir empiriniai įrodymai, kurie patvirtina pateiktus vėlyvojo pržidolio geobiologinių pokyčių Baltijos baseine mechanizmus.

Padidėjęs konodontų gausumas ir gausumo svyravimai (matuojant vidutiniais kvadratiniais nuokrypiais), kurie buvo statistiškai patikimos padidėjusios koreliacijos su $\delta^{13}\text{C}$ laikotarpyje, nurodo į degeneravusią tuo metu buvusios regioninės ekosistemos būseną (*sensu* (O'Neill et al. 1986)), kurioje matomas tiesioginis konodontų gausumo atsakas į produktyvumo pokyčius (kurie atsispindi $\delta^{13}\text{C}$ rodiklyje), kas indikuoja atsparumo išorinėms perturbacijoms sumažėjimą. Galimas daiktas, kad tokia neužbuferinta išorinės perturbacijos nengiesinanti ekosistemų kaita nulėmė evoliucinės apyvartos greičių

padidėjimą (kuris yra matomas konodontų ir akantodų paleontologiniame metraštyje). Taigi, įvykus perėjimams tarp alternatyvių būsenų įvyko pokyčiai ekosistemų dinamikos organizaciniuose suvaržymuose (ekosistemos elementų sąryšių stiprume), kurie savo ruožtu apsprendžia regioninių ekosistemų veikimo greičius ir taisykles (Allen and Starr 1982; O'Neill et al. 1986). Aprašyto neigiamos koreliacijos epizodo padėtis laike apytiksliai atitinka anksčiau aprašyto „*transgrediens*“ graptolitų masinio išnykimo įvykio laiką (Urbanek 1993), kurio metu taipogi nukentėjo ir daugelis kitų bestuburių taksonų (Lehnert et al. 2013). Dėl to, kad Lietuvos viduriniojo ir viršutinio prėdolio pjūviuose šiuo metu vis dar nėra aptikta graptolitų, labai sunku sulygtinti aprašyto geobiologinio epizodo sąsajas su vėlyvojo prėdolio graptolitų įvykiu. Tolimesnei koreliacijai gali pasitarnauti biostratigrafiškai suvaržyta $\delta^{13}\text{C}$ rodiklio pokyčiais paremta chemostratigrafija. Anomalaus (neigiamos koreliacijos tarp konodontų gausumų ir anglies izotopų santykių reikšmių) epizodo galė, remiantis (Kaljo et al. 2012) medžiaga ir interpretacija, įvyko ryškus teigiamas anglies izotopų ekskursas.

Ankstesnių tyrimų metu buvo nustatyta, kad alternatyvios dinaminės būsenos po staiga poslinkio yra būdingos ir globaliai makroevoliucinei dinamikai. Tuo atveju „poslinkius“ į alternatyvias būsenas inicijuodavo masiniai išmirimai. Yra nustatyta, kad visas silūro periodas pasižymi sistemiškai didesniais graptolitų makroevoliucijos greičiais lyginant jį su ordoviko periodu. Taip pat silūro periode graptolitų makroevoliucijos greičiai turėjo priešingą koreliacijos su $\delta^{13}\text{C}$ pokyčiais ženklą nei ordoviko periode (Cooper et al. 2014). Panašiai, paleozojaus eros metu makroevoliuciniai pokyčiai turėjo skirtingą sąryšio su biogeocheminiais ciklais pobūdį, nei likusioje fanerozojaus eono dalyje, t.y. mezozojuje ir kainozojuje (Hannisdal 2013). Taigi, skirtingų režimų interkaliacijos dėsningumas yra būdingas ir kitiems (globaliems) ekologinių ir evoliucinių procesų lygmenims.

Prėdolio konodontų gausumų laiko eilučių analizės atskleidė ne tik nelineiškumus ir chaosą bet ir kai kuriuos reguliarius – cikliško pobūdžio dėsningumus. Spektrinės analizės nurodo, kad konodontų gausumai pasižymi ma-

žiausiai vienu, bet veikiausiai dviem skirtingo ilgio periodiškumais. Žinant bendrą pržidolio epochoje susiklosčiusių nuogulų storį, kuris Šešuvio-11 gręžinyje apytiksliai yra lygus 230 metrų o Viduklės-61 gręžinyje 140 metrų, ir priimant ilgalaikį apytikslį nuosėdų klostymosi pastovumą, galima įvertinti surastų cikliškumų periodo ilgį, matuojant juos metais. Pržidolio epochos trukmės įverčiai nuolatos keičiasi vystantis datavimo metodams bei analizuojant didesnę geologinę pjūvių skaičių. Naujausias ir patikimiausias epochos trukmės įvertis yra pateiktas „2012 metų stratigrafinėje skalėje“ – suvestinia-me darbe, skirtame globaliai geochronologijai. Pagal šį darbą, epocha buvo apie 3,8 milijonų metų trukmės ($2\sigma \pm 1$ milijonas metų) (Melchin et al. 2012). Remiantis minėtomis prielaidomis susijusiomis su sedimentacijos procesu, bei nustatyta pržidolio trukme Šešuvio-11 gręžinyje, aptiktas ir statistiškai patiki-mas (99 %) cikliškumas turėtų būti apie 74 tūkst. metų trukmės (su $2\sigma \pm 20$ tūkst. metų paklaida). Tuo tarpu ilgasis cikliškumas, aptiktas tame pačiame gręžinyje (95 % patikimumo lygmens), turėjo būti apie 950 tūkst. metų truk-mės ($2\sigma \pm 250$ tūkst. metų). Statistiškai patikimai išskirtas (ties 99 % lygiu) Vi-duklės-61 gręžinyje cikliškumas, kaip jau minėta, yra labai arti Naikvisto ri-bos, todėl veikiausiai yra paveiktas nagrinėtos laiko eilutės raiškos apriboji-mu. Tačiau, turint omeny, kad Viduklės-61 gręžinyje vienalaikė storymė yra kur kas plonesnė nei Šešuvio-11 gręžinyje, surastas cikliškumas yra matomas tikėtinų didesnių dažnių srityje. Taigi, veikiausia šie aukšto dažnio ciklišku-mai surasti nagrinėjant du gręžinius yra homologiški tarpusavyje. Nagrinėja-mo cikliškumo periodo ilgis Viduklės-61 gręžinyje siekia 127 tūkst. metų ($2\sigma \pm 33$ tūkst. metų). Neatitikimai cikliškumo trukmėje tarp dviejų gręžinių gali būti paaiškinti mažesniu Viduklės-61 gręžinio stratigrafiniu pilnumu, kur veikiausiai dalis ciklų yra sunaikinta erozijos arba apjungta tarpusavyje (jeigu spragų dydžiai buvo mažesni nei periodo ilgis).

Didelio dažnio (trumpo periodo) osciliacijos, nustatytos konodontų gau-sumų pokyčiuose, yra artimiausios Žemės orbitos ekscentriciteto pokyčių 100 tūkst. metų periodo ilgio cikliškumams. Teoriniuose astronominiuose tyri-muose buvo nustatyta, kad ilgieji ekscentriciteto pokyčių cikliškumai (tame

tarpe nagrinėjami šiame darbe) turėtų būti stabilūs geologiniuose laiko masteliuose visame fanerozojaus eone (Berger et al. 1992). Tuo tarpu Žemės orbitos posvyris, kurio periodas yra artimiausias surastų Šešuvio-11 gręžinyje trumpalaikių osciliacijų trukmei, jeigu priimti jo dabartinės reikšmės (~ 54 tūkst. metų), pržidolio epochoje turėjo būti žymiai trumpesnis – vos 37,9 tūkst. metų ilgio periodo (interpoliuota pagal (Berger et al. 1992) skaičiavimų rezultatus). Šis Žemės sukimosi ašies paleo-posvyrio periodo ilgis yra kur kas trumpesnis nei surastas konodontų osciliacijų periodo ilgio įvertis.

Neatitikimai tarp surastų cikliškumų ilgių ir teorinių numatymų gali būti paaiškinti mažiausiai keturiais vienas kitam neprieštaraujančiais būdais. Visų pirma – tai gali būti netikslios epochos trukmės nustatymo pasekmės, mat istorija rodo, kad „absoliučių amžių“ įverčiai kito plačiose ribose. Pvz. prieš kelis metus naudojamoje 2009 metų skalėje (Sadler et al. 2009) pržidolio epochos trukmė siekė 3,4 mln. metų, tuo tarpu dabartinis įvertis siekia, kaip jau minėta, 3,8 mln. metų (Melchin et al. 2012). Visų antra, proporcingumas tarp praėjusio laiko ir susiklosčiusių nuosėdų storio gali keistis bėgant laikui. Dėl to, kad šioje analizėje buvo nagrinėjamas ne visas pržidolis, o tiksliai vidurinė ir viršutinė jo dalys, šis iškreipiantis efektas galėjo prisidėti prie matomo dėsningumų neatitikimo. Iš kitos pusės, neatitikimai galėjo atsirasti dėl taip vadinamos Saulės sistemos difuzijos efekto, dėl kurių planetų orbitų pokyčiai yra chaotiniai (galutiniai rezultatai stipriai priklauso nuo pradinių sąlygų), kas gali paveikti Milankovičiaus kvazi-periodiškumų ilgius (Hinnov and Hilgen 2012). Ketvirta galimybė teigia, kad praeityje galėjo būti kitoks susietumo tarp orbitinių parametrų ir klimatinės sistemos pobūdis. Kaip tokio reiškinių pavyzdį, galima pateikti vidurio pleistoceno situaciją, kuomet trumpą laiką vidutinės temperatūros svyravimų spektre dominavo 80 tūkst. metų trukmės ciklai, o prieš tai dominavo 41 tūkst. metų periodiškumai, kurie pasibaigus šiam pereinamajam laikotarpiui užleido dominuojančią rolę dabartiniam 100 tūkst. metų trukmės periodiškumui (Hinnov 2000). Ilgųjų osciliacijų, kurios buvo surastos Šešuvio-11 gręžinio konodontų gausumo pokyčių medžiagoje, prigimtis irgi gali būti paaiškinta astronominiais varomaisiais mechanizmais,

pvz. 1 mln. metų periodo ilgio Žemės ekscentriciteto pokyčiais (dabarties Žemės ekscentriciteto pokyčių spektrą galima surasti (Hinnov and Hilgen 2012)). Tačiau, norint sužinoti, kokia yra šio ilgo periodo cikliškumo prigimtis, reikalingos papildomos ilgesnių laiko eilučių analizės, kurios leistų testuoti jo pastovumą laike.

Trumpųjų konodontų gausos cikliškumų ekscentriciteto prigimtį palaiko ir teorinės klimatologinės ir paleogeografinės prielaidos. Vėlyvojo silūro ir ankstyvojo devono periodų metu Baltikos paleokontinentas (ir ant jo plytėjęs Baltijos sedimentacinis baseinas) buvo pietinėse platumose arti pusiaujo arba ties pusiauju (Cocks and Torsvik 2002). Teoriniai insoliacijos pokyčių apskaičiavimai parodė, kad žemose platumose pagrindiniai ilgalaikių (Milankovičiaus ciklų laiko mastelyje) pokyčių insoliacijoje veiksniai, priimanant pastovų Saulės spinduliuotės kiekį, yra pokyčiai Žemės orbitos ekscentricitete bei Žemės sukimosi ašies precesijoje (Berger 1978). Naujausi ilgalaikių klimatinių pokyčių modeliavimo tyrimai parodė, kad pokyčiai ekscentricitete turi labai didelę įtaką atogrąžų klimato sezoniškumui dėka to, kad jie moduliuoja Saulės energijos pasiskirstymą metų bėgyje, kas savo ruožtu apsprendžia musonų susidarymo galimybes, bendrą kritulių kiekį ir kitus orus kontroliuojančius veiksnius (Berger et al. 2006). Žinant ekscentriciteto pokyčių klimatinius efektus, galima teigti, kad surasti pržidolio konodontų gausumo pokyčiuose ~ 74 tūkst. metų ilgio periodiškumai buvo sukelti sezoniškumo intensyvumo pokyčių ir taipogi pokyčių maistingųjų medžiagų prinešime, kurie yra sukeliama variacijų kritulių kiekyje bei denudacijos proceso intensyvume. Taipogi, sezoniniai skirtumai insoliacijos intensyvume turėjo prisidėti prie variacijų pirminės organinės medžiagos gamybos, vykstant fotosintezai, sezoninių variacijų, kurios irgi galėjo turėti įtakos heterotrofų (tame tarpe ir konodontų) vidutiniam gausumui.

Platus empirinių tyrimų spektras palaiko pateiktų klimatinių mechanizmų svarbą kontroliuojant ekologinius ir evoliucinius procesus. Ankstesni tyrimai parodė, kad sezoniškumo pobūdis buvo vienas iš svarbiausių evoliucinę ir ekologinę dinamiką kontroliavusių ir šiuo metu vis dar kontroliuojančių

veiksnių. Kaip pavyzdį galima pateikti platuminį biologinės įvairovės gradientą, kuris (bent jau vabzdžių atveju) yra nemaža dalimi nulemtas padidėjusio sezoninio temperatūros kintamumo einant link polių (Archibald et al. 2010). Arba pvz. tikėtina eoceno-oligoceno masinio išmirimo priežastis buvo išsiplėtęs vandens temperatūrų skirtumų intervalas, kuris padidėjo įvykus perėjimui iš „karštnamio“ (angl. hothouse) į „šaltnamio“ (angl. icehouse) Žemės klimatinę būseną (Ivany et al. 2000). Patys svarbiausi šiam darbui empiriniai stebėjimai buvo atlikti nagrinėjant Arabų jūros kvartero periodo nuogulas buvo surastas tiesioginis ryšys tarp musonų stiprumo pokyčių, kurie buvo moduluojami Žemės orbitinių parametrų pasikeitimų, ir biologinio produktyvumo apvelingo zonose (Webb and Bartlein 1992). Tačiau, norint užtikrintai patvirtinti (arba paneigti) pateiktas dažnių pokyčių varomųjų mechanizmų hipotezes reikalingi papildomi duomenys, kurių dėka galima būtų įvertinti sezoniškumo pobūdžius skirtingo konodontų gausumo laikotarpiuose.

Įdomu yra tai, kad ilgalaikis konodontų gausos padidėjimo epizodas viduriniajame Jūros laike Šešuvio-11 pjūvyje, kuris yra dalis ~950 tūkst. metų ilgio osciliacijos, apytiksliai sutampa su statistiškai patikimu neigiamos koreliacijos tarp konodontų gausumų ir $\delta^{13}\text{C}$ reikšmių epizodu. Taigi, įmanoma, kad tas pats mechanizmas (ekscentriciteto pokyčiai), kuris nulemia okeanografinius ir klimatinius pokyčius, buvo pagrindinis varomasis mechanizmas, sukėlęs poslinkius į alternatyvias regioninių ekosistemų funkcionavimo būsenas, pasiekus tam tikrus ekosistemų funkcionavimo ribinius slenksčius. Anksčiau tyrimuose buvo pateikta įrodymų, kad ilgalaikių Žemės orbitos elementų moduliacija, vienas iš kurių yra 1 mln. metų trukmės, buvo vienas iš svarbiausių Neogeno graužikų evoliucinės apyvartos varomųjų mechanizmų (Van Dam et al. 2006). Šio darbo rezultatai patvirtina, kad ilgalaikės osciliacijos (~ 1 mln. metų mastelyje), turi didelę svarbą ne tik kiekybiniais pokyčiams, bet kokybiniam ekosistemų funkcionavimo pobūdžiui bei rūšių apyvartai viduriniajame paleozojuje.

Periodinio osciliacinio pobūdžio fosilinių organizmų gausumo pokyčiai kvartero periodo nuogulose buvo vienas iš pagrindinių argumentų patvirtinant

Milankovičiaus ledynmečių atsiradimo teoriją (Hays et al. 1976). Ciklinio pobūdžio gausumo pokyčiai vėliau buvo užfiksuoti netgi kontinentinėse (ežerų) aplinkose, kurios įprastai turi epizodiškesnę paleontologinę metraštį (Harzhauser et al. 2013). Šiame darbe pirmą kartą buvo įrodyta (nors ir anksčiau buvo numatyta, remiantis kokybiniais argumentais (Jeppsson 1997; Jeppsson 1998)), naudojantis spektriniais laiko eilučių tyrimo metodais, kad konodontų gausumų pokyčiai irgi pasižymi periodiniais svyravimais, su galimais 100 tūkst. metų ir 950 tūkst. metų periodo ilgiais, inicijuotais Žemės ekscentriciteto kvazi-periodiškumų. 950 tūkst. metų periodo ilgio konodontų gausumų periodiškumo priežastis ir pastovumas laike yra labiau problematiška, nes naudotos laiko eilutės ilgis neleidžia nustatyti šio dinaminio bruožo pastovumo laike ir jo tikrąją priežastį (astronominę ar kokią kitą). Tačiau, remiantis skirtingomis pateiktomis įrodymų linijomis, tikėtiniausia konkreiti konodontų gausumų pokyčių priežastis yra susijusi su maistingųjų medžiagų prinešimo į pelagines ekosistemas pokyčiais, kurie yra nulemti astronominių mechanizmų, kurie moduliavo sezoniškumą ir temperatūros pokyčius.

Bendru atveju, konodontų gausumų pokyčiai viduriniajame ir vėlyvajame prėdolyje ganėtinai gerai atitinka N. Eldredge'o „besitaškancio kibiro“ (angl. sloshing bucket) biotinių pokyčių, kurie yra inicijuojami pokyčių fiziniėje aplinkoje, modelį. Pagal šį modelį (Eldredge 1999), trumpame laiko mastelyje, kuris apima procesus veikiančius dešimčių ir šimtų tūkstančių metų bėgyje (3 lygmuo modelyje), matome grįžtamus pokyčius gausumuose, kurie veikiausiai buvo moduliuojami 100 tūkst. metų ekscentriciteto osciliacijų; tuo tarpu didžiausiame nagrinėtame mastelyje (4 lygmuo), mes matome mažiau reguliarių elgesį, kuris irgi yra paveikiamas ~950 tūkst. metų periodiškumo (veikiausiai irgi astronominės prigimties). Šiems procesams veikiant vienas kitą dauginamai, perėjus tam tikras slenkstines varomųjų procesų parametru ribas, įvykdavo kritiniai perėjimai, kurių metu pasikeisdavo ekologinių sąveikų taisyklės bei pagreitėdavo evoliucinė apyvarta. Taigi, šio tyrimo rezultatai palaiko hierarchinį biotinių pokyčių modelį, kai nelineiškumai ir kritiniai perėjimai atsiranda ne dėl žemesnio lygio biotinių procesų, bet veikiant priežas-

tingumui „iš viršaus į apačią“ globaliems aplinkos pokyčiams veikiant biotines sistemas, kurios pasižymi histerezės savybėmis.

IŠVADOS

Atlikus konodontų išgyvenamumo Ireviken'o įvykio metu determinantų analizes, Mulde's biotinio įvykio integruotos stratigrafijos bei konodontų paleoekologinės dinamikos tyrimą ir viduriniojo bei viršutinio pržidolio konodontų gausumo dinamikos analizę, gautos šios išvados:

Konodontų rūšių išlikimo Irevikeno įvykio metu dėsningumai.

Konodontų lokalių gausumų pasiskirstymų asimetrijos koeficientai $G(a)$ statistiškai patikimai teigiamai asocijuojasi su konodontų rūšių išlikimo tikimybe. Rūšių išgyvenimo tikimybė, susijusi su svyravimų struktūra, ypač su dideliais teigiamais gausos ekskursais, nurodo į galimą rūšių „gyvenimo istoriją“ („r“ prieš „K“ strategijos) svarbą. Taipogi, galimybė rūšiai staigiai padidinti savo skaitlingumą teoriškai asocijuojasi su epizodiškais fenotipinės ir genofondinės įvairovės padidėjimais (vykstant nekontroliuojamam populiacijų plitimui), kurie savo ruožtu gali padidinti rūšies evoliucingumą ir atsparumą išnykimui.

Vidutiniai gama spinduliuotės intensyvumai (=molingumas) duotos rūšies radimo vietoje ($\bar{y}$) statistiškai patikimai neigiamai asocijuojasi su rūšių išlikimo tikimybe Ireviken'o masinio išmirimo metu. Dėl to, kad gama spinduliuotė pagrinde atspindi molingos medžiagos ir organinių junginių kiekį uolienose, o šias uolienas sudarančios fazės Silūro Baltijos sedimentaciniame baseine asocijuojasi su gilesnėmis aplinkomis, galima teigti, kad su didesne tikimybe išliko tos konodontų rūšys, kurios gyveno atviro vandenyno ir/arba giliose aplinkose. Šis dėsningumas nurodo į pačius masinio išmirimo mechanizmus. Jeigu didesne išmirimo tikimybe būtų pasižymėjusios sekliavandenėse rūšys, tuomet labiau tikėtina išnykimo priežastis būtų jūros lygio pažemėjimas, kurio metu sunaikinamos šelfinės buveinės.

Mulde's biotinio įvykio integruota stratigrafija ir konodontų paleoekologinės dinamikos bruožai.

Viduklės-61 gręžinyje viršutiniame homeryje (Gėluvos regioniniame) aukšte yra išskirti du gama spinduliuotės intensyvumo pokyčių cikliškumai: $\approx 16,7$ metrų (300 tūkst. metų) bei $\approx 6,7$ (120 tūkst. metų) ilgio periodų. Tikėtiniausia cikliškumų priežastis, remiantis jų trukme, yra Žemės orbitos ekscentriciteto periodinių pokyčių moduluojami globalaus klimato pasikeitimai. Surasti cikliškumai gali būti panaudoti skirtingų facijų ir fauninės sudėties vienalaikių nuogulų koreliacijai.

Viduklės-61 gręžinyje viršutiniame homeryje buvo išskirtos dvi konodontų biozonos: apatinėje Gėluvos regioninio aukšto dalyje *Ozarkodina bohémica longa* bei viršutinėje dalyje *Kockelella ortus absidata*. Tuo tarpu anksčiau naudota kaip zoninė rūšis, nužyminti patį homerio viršų, *Ctenognathodus murchisoni* buvo surasta Gėluvos regioninio aukšto apačioje *nassa* graptolitų zonoje. Kur kas ankstesnis rūšies atsiradimas po Mulde's masinio išmirimo įvykio nurodo į galimą greitesnę konodontų rūšinės įvairovės atsistatymą, nei tai manyta anksčiau.

Ledų-179 gręžinyje viršutinio homerio sluoksniuose buvo išskirta *Ozarkodina bohémica longa* konodontų biozona. Remiantis šios zoninės rūšies radinių stratigrafinė padėtimi ir stabilių anglies izotopų santykio kaita, šiame gręžinyje taip pat buvo išskirtas *Kockelella ortus absidata* konodontų zonos chronostratigrafinis atitikmuo (riboje su ludloviui).

Remiantis Ledų-179 gręžinio daugybinių pokyčių taškų paleoekologinių konodontų laiko eilučių analize, buvo nustatyti keli sisteminiai pokyčiai konodontų lokalyje rūšinėje įvairovėje, proporcinguose imigracijos ir ekstirpacijos greičiuose. Šie ilgalaikiai pokyčiai buvo nulemti baseino vystymosi eigos – visų pirma perėjimo į kontrastingesnių litologinių (ir atitinkamai klimatinų) svyravimų režimą viršutinėje Jaagara-hu regioninio aukšto dalyje, ir visų antra, suintensyvėjus normaliai regresijai Gėluvos regioninio aukšto viduryje, kuomet pradėjo vyrauti ypač sekliavandenės aplinkos. Tuo tarpu Mulde's masinio išmirimo įvykis nepaveikė matuotų paleoekologinių parametrų dinamikos.

Viduriniojo ir vėlyvojo prėdolio konodontų gausos dinamikos pobūdis.

Standartizuoti konodontų gausumo svyravimai, dokumentuoti Šešuvio-11 grėžinyje, pasižymėjo multifraktaline struktūra. Šios struktūros buvimas nurodo hierarchinę ir dauginamąją, pagal savo pobūdį, gausumo pokyčių kontrolę.

Konodontų gausumo pokyčiai yra jautrūs pradinių sąlygų atžvilgiu, taigi yra chaotiški (dinaminių sistemų prasme). Tikėtiniausia chaotiškumo priežastis – konodontų gausumai funkciškai priklausė nuo chaotiškų (ilgoje perspektyvoje) klimatinių pokyčių.

Viduriniajame ir viršutiniame prėdolyje buvo trys skirtingo ženklo koreliacijos režimai tarp konodontų gausumų ir $\delta^{13}\text{C}$ reikšmių: teigiamų ir statistiškai nepatikimų apatinėje pjūvio dalyje, neigiamų ir statistiškai patikimų vidurinėje dalyje ir vėl teigiamų bei statistiškai nepatikimų viršutinėje dalyje. Perėjimai tarp koreliacinių režimų pasižymi dispersijų nagrinėtuose parametruose padidėjimu. Tai rodo, kad tai buvo kritinio pobūdžio perėjimai ekosistemų funkcionavime.

Viduriniojo ir viršutinio prėdolio konodontų gausumų svyravimuose dvi statistiškai patikimai išskirtos periodinės komponentės: ≈ 74 tūkst. metų ir ≈ 950 tūkst. metų periodų ilgių. Ilgasis cikliškumas yra aptiktas tik tai Šešuvio-11 grėžinyje. Viduklės-61 grėžinyje šis cikliškumas nebuvo aptiktas veikiausiai dėl mažesnio šio stratigrafinio pjūvio pilnumo. Tikėtiniausia surastų cikliškumų atsiradimo priežastis, remiantis astronominiais, paleogeografiniais ir paleoklimatologiniais įrodymais, yra kvazi-periodiniai Žemės orbitos pokyčiai.

Priedai

Viršutinio prižidolio konodontų gausa Šešuvios-11 gręžinyje

Bandinio Gylis	Masė (g)	<i>Ouldus elegans</i>	<i>Ozarkodina denslis (s. l.)</i>	<i>remschei-</i>	<i>Ozarkodina am- bigua</i>
-1005,4	839	10	25		0
-1006,7	446,3	7	17		0
-1007	446	6	4		2
-1008	728	355	176		232
-1008,7	635	24	7		52
-1008,9	570	2	0		7
-1009,5	656	38	7		20
-1011	668	47	4		32
-1012,5	613	29	10		15
-1014	592	36	16		11
-1015,5	493	10	8		11
-1017	559	40	7		21
-1018,5	530	20	9		13
-1020	567	17	14		8
-1021,5	564	1	7		4
-1022	478	26	22		0
-1023,5	469	3	4		4
-1025	481	7	4		0
-1026,5	547	12	18		2
-1028	592	0	0		0

-1029,5	341	1	0	1
-1031	641	2	6	20
-1032,5	401	1	0	8
-1034	693	10	5	19
-1035,1	372	2	2	0
-1035,5	667	0	0	0
-1037	693	0	0	0
-1038,4	393,2	1	2	0
-1039,5	465	12	9	4
-1040	109	5	3	0
-1041	700	21	7	12
-1041,4	296,8	4	1	0
-1042	194,5	3	1	0
-1044	362	7	2	0
-1051,2	250,5	9	6	2
-1053	261	21	23	0
-1054	314,3	97	95	0
-1056	142	10	21	0
-1057	266	66	149	0
-1059	154	63	128	0
-1060,8	185,9	74	86	0
-1062,1	405,2	37	26	0
-1063,5	401,3	96	108	0
-1065,2	88,5	2	9	0
-1067,1	113,1	6	4	0
-1069,1	110,5	20	38	0
-1071,6	176,6	54	80	0
-1072	105	0	5	0
-1073,5	90	14	5	0
-1074,9	198,5	42	19	0

-1075	411,6	16	45	0
-1076,5	189	12	21	0
-1078,2	369,6	16	9	0
-1079,5	317	0	0	0
-1082	124	18	17	0
-1083,6	274	15	13	0
-1085,5	256	5	2	0
-1087	151,3	5	8	0
-1088,4	294	6	9	0
-1089,6	277,5	6	1	0
-1091	121,7	0	0	0
-1092,7	307	0	0	0
-1093,5	259	5	2	0
-1094,7	282	0	0	0
-1095,9	146,6	1	1	0
-1097,1	281	3	0	0
-1099,2	271	7	2	0
-1100,3	120	0	0	0
-1102,4	100	1	0	0
-1106	157	1	0	0
-1108,5	274	0	0	0
-1110,2	318	0	0	0
-1111,5	261	9	2	0
-1112,6	311	0	0	0
-1113,7	323	1	1	0
-1116,4	223	0	1	0
-1118,7	149	3	1	0

Viršutinio pažidolio konodontų gausa Viduklės-61 gręžinyje

Gylis	<i>Ozarkodina r. remschei-</i>	<i>Ozarkodina ambi-</i>	<i>Oulodus elegans</i>	<i>Amydrotaxis sp.</i>	<i>Panderodus unicos-</i>	<i>Ozarkodina r. eostein-hornensis</i>
-933,7	1	6	6	2	0	0
-935,8	2	4	0	0	0	0
-937,1	4	3	7	0	0	0
-938,2	0	3	2	0	0	0
-943	1	5	2	0	0	0
-945,3	1	10	5	2	0	0
-947,2	2	19	1	4	0	1
-947,8	1	6	0	2	0	0
-949,9	0	4	0	0	0	0
-952,2	0	5	1	0	0	0
-953,6	0	1	0	1	0	0
-954,7	0	5	1	0	0	0
-956,1	2	9	1	0	0	0
-957,6	1	9	1	0	0	0
-957,8	1	11	0	0	0	0
-959,6	0	1	0	2	0	0
-961,6	6	30	27	0	2	0
-963,6	2	1	4	0	0	0
-964,8	4	26	31	1	0	0
-966,8	0	0	0	0	0	0
-968,8	0	1	3	0	4	3
-971,6	0	6	39	0	2	4
-973,5	0	3	2	0	1	15
-974	0	12	47	0	0	19
-977,8	0	2	0	0	0	2
-979,6	0	4	6	0	0	8
-980,6	0	0	3	0	0	8
-981,2	0	0	2	0	0	6

-982,1	0	2	0	0	0	3
-984,3	0	2	0	0	0	4
-986,6	0	0	6	0	0	9
-990	0	1	3	0	0	0
-990,2	0	5	51	0	0	15
-994,6	0	0	2	0	0	4
-996,7	0	0	4	0	0	11
-997,8	0	4	16	0	2	5
-1003	0	0	4	0	0	1

Literatūra:

1. Aldridge R, Jeppsson L, and Dorning K. 1993. Early Silurian oceanic episodes and events. *Journal of the Geological Society* 150(3):501-513.
2. Aldridge RJ. 1972. Llandovery conodonts from the Welsh Borderland. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*. p 125-231.
3. Aldridge RJ. 1976. Comparison of macrofossil communities and conodont distribution in the British Silurian. In: CR B, editor. *Conodont paleoecology: Geological Association of Canada, Special Paper*. p 91-104.
4. Aldridge RJ, and Jeppsson L. 1984. Ecological specialists among Silurian conodonts. *Special Papers in Palaeontology*(32):141-149.
5. Allen TFH, and Starr TB. 1982. *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. Chicago: University of Chicago Press Chicago. 310 p.
6. Allmon WD. 2001. Nutrients, temperature, disturbance, and evolution: a model for the late Cenozoic marine record of the western Atlantic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 166(1):9-26.
7. Alroy J. 1998. Equilibrial diversity dynamics in North American mammals. In: McKinney ML, and Drake JA, editors. *Biodiversity dynamics: turnover of populations, taxa and communities*. New York: Columbia University Press. p 232-288.
8. Alroy J. 2010. The shifting balance of diversity among major marine animal groups. *Science* 329(5996):1191-1194.
9. Alroy J, Aberhan M, Bottjer DJ, Foote M, Fürsich FT, Harries PJ, Hendy AJ, Holland SM, Ivany LC, and Kiessling W. 2008. Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates. *Science* 321(5885):97-100.
10. Alroy J, Marshall C, Bambach R, Bezusko K, Foote M, Fürsich F, Hansen TA, Holland S, Ivany L, Jablonski D et al. . 2001. Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98(11):6261-6266.

11. Alvarez LW, Alvarez W, Asaro F, and Michel HV. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science* 208 (4448):1095-1108.
12. Andrew AS, Hamilton PJ, Mawson R, Talent JA, and Whitford DJ. 1994. Isotopic correlation tools in the Middle Palaeozoic and their relation to extinction event. *APEA Journal* 34:268-277.
13. Archibald SB, Bossert WH, Greenwood DR, and Farrell BD. 2010. Seasonality, the latitudinal gradient of diversity, and Eocene insects. *Paleobiology* 36(3):374-398.
14. Arens NC, and West ID. 2008. Press-pulse: a general theory of mass extinction? *Paleobiology* 34(4):456-471.
15. Ariño A, and Pimm SL. 1995. On the nature of population extremes. *Evolutionary Ecology* 9(4):429-443.
16. Auger IE, and Lawrence CE. 1989. Algorithms for the optimal identification of segment neighborhoods. *Bulletin of mathematical biology* 51 (1):39-54.
17. Bambach RK. 2006. Phanerozoic biodiversity mass extinctions. *Annual Reviews of Earth and Planetary Sciences* 34:127-155.
18. Bapst DW, Bullock PC, Melchin MJ, Sheets HD, and Mitchell CE. 2012. Graptoloid diversity and disparity became decoupled during the Ordovician mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(9):3428-3433.
19. Barnosky AD, Hadly EA, Bascompte J, Berlow EL, Brown JH, Fortelius M, Getz WM, Harte J, Hastings A, Marquet PA et al. . 2012. Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature* 486(7401):52-58.
20. Bennett KD. 1997. *Evolution and ecology: the pace of life*. Cambridge: Cambridge University Press. 260 p.
21. Bennett KD. 2013. Is the number of species on Earth increasing or decreasing? Time, chaos and the origin of species. *Palaeontology* 56 (6):1305-1325.

22. Bennington JB, Dimichele WA, Badgley C, Bambach RK, Barrett PM, Behrensmeyer AK, Bobe R, Burnham RJ, Daeschler EB, Dam JV et al. . 2009. Critical issues of scale in paleoecology. *Palaios* 24(1):1-4.
23. Benton MJ. 1995. Diversification and extinction in the history of life. *Science* 268(5207):52-58.
24. Benton MJ. 1996. On the Nonprevalence of Competitive Replacement in the Evolution of Tetrapods. In: Jablonski D, Erwin DH, and Lipps JH, editors. *Evolutionary paleobiology*. Chicago: The University of Chicago Press. p 185-210.
25. Benton MJ. 1997. Models for the diversification of life. *Trends in ecology & evolution* 12(12):490-495.
26. Benton MJ, and Emerson BC. 2007. How did life become so diverse? The dynamics of diversification according to the fossil record and molecular phylogenetics. *Palaeontology* 50(1):23-40.
27. Berger A, Loutre M-F, and Laskar J. 1992. Stability of the astronomical frequencies over the Earth's history for paleoclimate studies. *Science* 255(5044):560-566.
28. Berger A, Loutre M-F, and Mélice JL. 2006. Equatorial insolation: from precession harmonics to eccentricity frequencies. *Climate of the Past* 2 (2):131-136.
29. Berger AL. 1978. Long-term variations of caloric insolation resulting from the Earth's orbital elements. *Quaternary Research* 9(2):139-167.
30. Berry WB. 1998. Silurian oceanic episodes: The evidence from central Nevada. In: Landing E, and Johnson ME, editors. *Silurian cycles: Linkages of dynamic stratigraphy with atmospheric, oceanic and tectonic changes*. New York. p 259-264.
31. Bershadskii A. 2010. Nonlinear and chaotic ice ages: data vs speculations. *arXiv preprint arXiv:10032942:1-6*.
32. Bickerton D. 2009. *Adam's tongue: How humans made language, how language made humans*: Macmillan. 304 p.

33. Bičkauskas G, and Molenaar N. 2008. The nature of the so-called 'reefs' in the Pridolian carbonate system of the Silurian Baltic basin. *Geologija* 50(2):94–104.
34. Boyle JT, Sheets HD, Wu S-Y, Goldman D, Melchin MJ, Cooper RA, Sadler PM, and Mitchell CE. 2013. A re-examination of the contributions of biofacies and geographic range to extinction risk in Ordovician graptolites. *GFF* 136(1):38-41.
35. Boyle R, Dahl T, Dale A, Shields-Zhou G, Zhu M, Brasier M, Canfield D, and Lenton T. 2014. Stabilization of the coupled oxygen and phosphorus cycles by the evolution of bioturbation. *Nature Geoscience* Advance online publication.
36. Bokma F, Baek SK, and Minnhagen P. 2014. 50 years of inordinate fondness. *Systematic biology* 63(2):251-256.
37. Brazauskas A. 1983. Conodont zones of Lithuanian Llandovery facies [in Russian]. *Geologija* 4:41-66.
38. Brazauskas A. 1986. Silurian conodont communities from Lithuania [in Russian]. *Major biotic events in the history of Earth* [in Russian]. Talin. p 12-13.
39. Brazauskas A. 1987. Conodont zones of Lithuanian Silurian [in Russian]. *Geologija* 8:40-58.
40. Brazauskas A. 1989. About the Ludlovian and Pridolian boundary according to conodonts in Lithuanian sections [in Russian]. *Geologija* 10:72-78.
41. Brazauskas A. 1991. Lituvos silūro konodontų asociacijos. *Lietuvos Respublikos Aukšt M-lų moksl darbai*, *Geologija* 12:67-76.
42. Brazauskas A. 1993. Silurian Conodonts and Biostratigraphy of Lithuania [in Russian]: Dissertation. Vilnius University. 336 p.
43. Brazauskas A. 2004a. The distribution map of the conodont communities for Jaani age of the Early Silurian. In: Baltrūnas V, editor. *Litosfera: Lietuvos žemės gelmių raida ir ištekliai*. Vilnius: Institute of Geology and Geography, Vilnius University.

44. Brazauskas A. 2004b. The distribution map of the conodont communities for Gėluva age of the Early Silurian. In: Baltrūnas V, editor. *Litosfera: Lietuvos žemės gelmių raida ir ištekliai*. Vilnius: Institute of Geology and Geography, Vilnius University.
45. Brazauskas A. 2004c. The distribution map of the conodont communities for Jūra age of the Late Silurian. In: Baltrūnas V, editor. *Litosfera: Lietuvos žemės gelmių raida ir ištekliai*. Vilnius: Institute of Geology and Geography, Vilnius University.
46. Brazauskas A, and Musteikis P. 1991. Brachiopod and conodont distribution at the Wenlock-Ludlow boundary of Lithuania. *Estonian Journal of Earth Sciences* 40(2):61 - 68.
47. Brazauskas A, Musteikis P, Paškevičienė L, Paškevičius J, Radzevičius S, Jankauskas T, Karatajūtė-Talimaa V, Gritytė J, and Valiukevičius J. 2004. Taxonomic composition and recognition of the analyzed remains. Silurian. In: Baltrūnas V, editor. *Litosfera: Lietuvos žemės gelmių raida ir ištekliai*. Vilnius: Institute of Geology and Geography, Vilnius University. p 173 – 194.
48. Brown JH. 1995. *Macroecology*. Chicago: University of Chicago Press. 269 p.
49. Brown JH, and Maurer BA. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243(4895):1145-1150.
50. Brown JH, Mehlman DW, and Stevens GC. 1995. Spatial variation in abundance. *Ecology* 76(7):2028-2043.
51. Buss LW. 1987. *Evolution of individuality*. Princeton: Princeton University Press. 203 p.
52. Calner M. 2005. A Late Silurian extinction event and anachronistic period. *Geology* 33(4):305-308.
53. Calner M. 2008. Silurian global events—at the tipping point of climate change. *Mass extinction: Springer*. p 21-57.

54. Calner M, and Jeppsson L. 2003. Carbonate platform evolution and conodont stratigraphy during the middle Silurian Mulde Event, Gotland, Sweden. *Geological Magazine* 140(2):173-203.
55. Calner M, Lehnert O, and Jeppsson L. 2012. New chemostratigraphic data through the Mulde Event interval (Silurian, Wenlock), Gotland, Sweden. *GFF* 134(1):65-67.
56. Canfield DE, and Farquhar J. 2009. Animal evolution, bioturbation, and the sulfate concentration of the oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(20):8123-8127.
57. Chatterton D, Edgecombe GD, and Tuffnell PA. 1990. Extinction and migration in Silurian trilobites and conodonts of northwestern Canada. *Journal of the Geological Society* 147(4):703-715.
58. Chesson P, Donahue MJ, Melbourne BA, and Sears ALW. 2005. Scale transition theory for understanding mechanisms in metacommunities. In: Holyoak M, Leibold MA, and Holt RD, editors. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*: University of Chicago Press. p 279-306.
59. Claeskens G, and Hjort NL. 2008. *Model selection and model averaging*: Cambridge University Press Cambridge. 332 p.
60. Clapham ME, and Payne JL. 2011. Acidification, anoxia, and extinction: A multiple logistic regression analysis of extinction selectivity during the Middle and Late Permian. *Geology* 39(11):1059-1062.
61. Cocks LRM, and Baarli BG. 1982. Late Llandovery brachiopods from the Oslo region. In: D W, editor. *IUGS Subcommision on Silurian Stratigraphy Field Meeting, Oslo Region 1982*. Oslo: Paleontological Contributions from the University of Oslo. p 79-89.
62. Cocks LRM, and Torsvik TH. 2002. Earth geography from 500 to 400 million years ago: a faunal and palaeomagnetic review. *Journal of the Geological Society* 159(6):631-644.

63. Cocks LRM, and Torsvik TH. 2005. Baltica from the late Precambrian to mid-Palaeozoic times: the gain and loss of a terrane's identity. *Earth-Science Reviews* 72(1):39-66.
64. Cohen JE. 2014. Stochastic population dynamics in a Markovian environment implies Taylor's power law of fluctuation scaling. *Theoretical population biology* 93:30-37.
65. Cooper RA, and Sadler PM. 2010. Facies preference predicts extinction risk in Ordovician graptolites. *Paleobiology* 36(2):167-187.
66. Cooper RA, Sadler PM, Munnecke A, and Crampton JS. 2014. Graptoloid evolutionary rates track Ordovician–Silurian global climate change. *Geological Magazine* 151(2):349-364.
67. Cornette JL, and Lieberman BS. 2004. Random walks in the history of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101(1):187-191.
68. Cramer BD, Brett CE, Melchin MJ, Maennik P, Kleffner MA, McLaughlin PI, Loydell DK, Munnecke A, Jeppsson L, and Corradini C. 2011. Revised correlation of Silurian Provincial Series of North America with global and regional chronostratigraphic units and $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ chemostratigraphy. *Lethaia* 44(2):185-202.
69. Cramer BD, Condon DJ, Söderlund U, Marshall C, Worton GJ, Thomas AT, Calner M, Ray DC, Perrier V, and Boomer I. 2012. U-Pb (zircon) age constraints on the timing and duration of Wenlock (Silurian) paleo-community collapse and recovery during the “Big Crisis”. *Geological Society of America Bulletin* 124(11-12):1841-1857.
70. Cramer BD, Kleffner MA, and Saltzman MR. 2006. The late Wenlock Mulde positive carbon isotope ($\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$) excursion in North America. *GFF* 128(2):85-90.
71. Crespi B, and Summers K. 2005. Evolutionary biology of cancer. *Trends in ecology & evolution* 20(10):545-552.
72. Cuddington KM, and Yodzis P. 1999. Black noise and population persistence. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 266(1422):969-973.

73. Day T. 2012. Computability, Gödel's incompleteness theorem, and an inherent limit on the predictability of evolution. *Journal of The Royal Society Interface* 9(69):624-639.
74. Darwin C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection: or, the preservation of favored races in the struggle for life*. London: Murray. 502 p.
75. Davidson AD, Hamilton MJ, Boyer AG, Brown JH, and Ceballos G. 2009. Multiple ecological pathways to extinction in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(26):10702-10705.
76. DiNarzo AF. 2007. TseriesChaos: analysis of nonlinear time series. R package version 3.
77. Diniz-Filho JAF, Gouveia SF, and Lima-Ribeiro MS. 2013. Evolutionary macroecology. *Frontiers of Biogeography* 5(3):1-9.
78. Doebeli M, and Ispolatov I. 2014. Chaos and Unpredictability in Evolution. *Evolution* 68(5):1365-1373.
79. Donoghue PCJ, and Purnell MA. 1999. Growth, function, and the conodont fossil record. *Geology* 27(3):251-254.
80. Donovan SK. 2009. Trace Fossils, Mass Extinctions, and Event Boundaries. *Ichnos* 16(3):177-178.
81. Drygant D. 1974. Simple conodonts from the Silurian and lowermost Devonian of the Volyno-Podolian area. *Paleontologicheskii Sbornik* 10:64-69.
82. Drygant D. 1984. Correlation and conodonts of the Silurian–Lower Devonian deposits of Volyn and Podolia [in Russian]. Kiev: Naukova Dumka. 192 p.
83. Eldredge N. 1979. Alternative approaches to evolutionary theory. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* 13:7-19.
84. Eldredge N. 1985. *Unfinished synthesis: biological hierarchies and modern evolutionary thought*. New York: Oxford University Press. 237 p.
85. Eldredge N. 1989. *Macroevolutionary dynamics: Species, Niches & Adaptive Peaks*. New York: McGraw-Hill Publishing Company. 226 p.

86. Eldredge N. 1999. The pattern of evolution. New York: WH Freeman. 250 p.
87. Eldredge N, and Gould S. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf T, editor. Models in Paleobiology. San Francisco: Freeman and Company. p 82–115.
88. Ellis DV, and Singer JM. 2007. Well logging for earth scientists (2nd Edition). Dordrecht: Springer. 692 p.
89. Ellner S, and Turchin P. 1995. Chaos in a noisy world: new methods and evidence from time-series analysis. *American Naturalist* 145:343-375.
90. Eriksson ME. 2006. The Silurian Ireviken event and vagile benthic faunal turnovers (Polychaeta; Eunicida) on Gotland, Sweden. *GFF* 128 (2):91-95.
91. Eriksson ME, Nilsson EK, and Jeppsson L. 2009. Vertebrate extinctions and reorganizations during the Late Silurian Lau Event. *Geology* 37 (8):739-742.
92. Erwin DH. 2001. Lessons from the past: biotic recoveries from mass extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98 (10):5399-5403.
93. Erwin DH. 2008. Macroeolution of ecosystem engineering, niche construction and diversity. *Trends in ecology & evolution* 23(6):304-310.
94. Erwin DH. 2011. Evolutionary uniformitarianism. *Developmental biology* 357(1):27-34.
95. Erwin DH. 2012. Novelties that change carrying capacity. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 318(6):460-465.
96. Foote M. 2005. Pulsed origination and extinction in the marine realm. *Paleobiology* 40(2):6-20.
97. Foote M. 2006. Substrate affinity and diversity dynamics of Paleozoic marine animals. *Paleobiology* 32(3):345-366.

98. Foote M. 2010. The geological history of biodiversity. In: Bell MA, Futuyma DJ, Eanes WF, and Levinton JS, editors. *Evolution after Darwin: The first 150 years*. Sunderland: Sinauer Associates. p 479-510.
99. Foote M, Miller AI, Raup DM, and Stanley SM. 2007. *Principles of paleontology*. New York: Macmillan. 354 p.
100. Foote M, and Sepkoski JJ. 1999. Absolute measures of the completeness of the fossil record. *Nature* 398(6726):415-417.
101. Frank SA. 2011. Natural selection. I. Variable environments and uncertain returns on investment. *Journal of evolutionary biology* 24(11):2299-2309.
102. Friedman M, and Sallan LC. 2012. Five hundred million years of extinction and recovery: a phanerozoic survey of large-scale diversity patterns in fishes. *Palaeontology* 55(4):707-742.
103. Futuyma DJ. 2010. Evolutionary constraint and ecological consequences. *Evolution* 64(7):1865-1884.
104. Gavrilets S. 2004. *Fitness landscapes and the origin of species (Monographs in Population Biology - 41)*. Princeton: Princeton University Press. 476 p.
105. Geary DH, Hunt G, Magyar I, and Schreiber H. 2010. The paradox of gradualism: phyletic evolution in two lineages of lymnocyprid bivalves (Lake Pannon, central Europe). *Paleobiology* 36(4):592-614.
106. Gelsthorpe DN. 2004. Microplankton changes through the early Silurian Ireviken extinction event on Gotland, Sweden. *Review of Palaeobotany and Palynology* 130(1):89-103.
107. Ghiselin MT. 1974. A radical solution to the species problem. *Systematic biology* 23(4):536-544.
108. Godfrey-Smith P. 2009. *Darwinian populations and natural selection*. Oxford: Oxford University Press. 224 p.
109. Goudemand N, Orchard MJ, Urdu S, Bucher H, and Tafforeau P. 2011. Synchrotron-aided reconstruction of the conodont feeding apparatus and

- implications for the mouth of the first vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(21):8720-8724.
110. Gould SJ. 1965. Is uniformitarianism necessary? *American Journal of Science* 263(3):223-228.
 111. Gould SJ. 1980. Is a New and General Theory of Evolution Emerging? *Paleobiology* 6(1):119-130.
 112. Gould SJ. 1985. The paradox of the first tier: an agenda for paleobiology. *Paleobiology* 11(1):2-12.
 113. Gould SJ. 2002. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge, MA: Harvard University Press. 1433 p.
 114. Gould SJ, and Calloway CB. 1980. Clams and brachiopods-ships that pass in the night. *Paleobiology* 6(4):383-396.
 115. Gould SJ, and Lloyd EA. 1999. Individuality and adaptation across levels of selection: How shall we name and generalize the unit of Darwinism? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96 (21):11904-11909.
 116. Gould SJ, Raup DM, Sepkoski Jr JJ, Schopf TJ, and Simberloff DS. 1977. The shape of evolution: a comparison of real and random clades. *Paleobiology*:23-40.
 117. Gould SJ, and Vrba ES. 1982. Exaptation-a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8(1):4-15.
 118. Green OR. 2001. *A manual of practical laboratory and field techniques in palaeobiology*. Dordrecht: Springer. 538 p.
 119. Hays JD, Imbrie J, and Shackleton NJ. 1976. Variations in the Earth's orbit: Pacemaker of the ice ages. *Science: American Association for the Advancement of Science*. p 1121-1132.
 120. Hallam A. 1972. Models involving population dynamics. In: Schopf TJM, editor. *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman and Company. p 62-80.

121. Halley JM, and Inchausti P. 2004. The increasing importance of 1/f-noises as models of ecological variability. *Fluctuation and Noise Letters* 4(02):R1-R26.
122. Halley JM, and Kunin WE. 1999. Extinction Risk and the 1/f Family of Noise Models. *Theoretical population biology* 56(3):215-230.
123. Hammer Ø, and Harper DAT. 2008. *Paleontological data analysis*. Malden: John Wiley & Sons. 351 p.
124. Hammer Ø, Harper DAT, and Ryan PD. 2001. PAST-PAlaeontological STatistics, ver. 1.89. *Palaeontologia Electronica* 4(1):9.
125. Hannisdal B. 2013. Phanerozoic Earth system evolution: Paleozoic vs. Post-Paleozoic interactions. 2013 GSA Annual Meeting in Denver. p 1.
126. Harnik PG. 2011. Direct and indirect effects of biological factors on extinction risk in fossil bivalves. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(33):13594-13599.
127. Harnik PG, Simpson C, and Payne JL. 2012. Long-term differences in extinction risk among the seven forms of rarity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279(1749):4969-4976.
128. Harris AG. 1979. Conodont color alteration, an organo-mineral metamorphic index, and its application to Appalachian basin geology. In: Scholle PA, and Schlugar, P. R., editor. *Aspects of Diagenesis: Special Publications of SEPM*. p 3 - 16.
129. Harzhauser M, Mandic O, Kern AK, Piller WE, Neubauer TA, Albrecht C, and Wilke T. 2013. Explosive demographic expansion by dreissenid bivalves as a possible result of astronomical forcing. *Biogeosciences* 10(12):8423-8431.
130. Hastings A, Hom CL, Ellner S, Turchin P, and Godfray HCJ. 1993. Chaos in ecology: is mother nature a strange attractor? *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:1-33.
131. Hegger R, Kantz H, and Schreiber T. 1999. Practical implementation of nonlinear time series methods: The TISEAN package. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science* 9(2):413-435.

132. Heino M, Ripa J, and Kaitala V. 2000. Extinction risk under coloured environmental noise. *Ecography* 23(2):177-184.
133. Helbert G, Lane P, Owens R, Siveter D, and Thomas A. 1982. Lower Silurian trilobites from Norway. In: Worsley D, editor. IUGS Subcommission on Silurian Stratigraphy Field Meeting, Oslo Region 1982. Oslo: Paleontological Contributions from the University of Oslo. p 129-146.
134. Hinnov LA. 2000. New perspectives on orbitally forced stratigraphy. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 28(1):419-475.
135. Hinnov LA. 2013. Cyclostratigraphy and its revolutionizing applications in the earth and planetary sciences. *Geological Society of America Bulletin* 125(11-12):1703-1734.
136. Hinnov LA, and Goldhammer RK. 1991. Spectral analysis of the Middle Triassic Latemar limestone. *Journal of Sedimentary Research* 61 (7):1173-1193.
137. Hinnov LA, and Hilgen FJ. 2012. Cyclostratigraphy and astrochronology. In: Gradstein FM, Ogg JG, and Schmitz M, editors. *The Geologic Time Scale 2012*, 2-volume set. Amsterdam: Elsevier. p 63-83.
138. Hints O, Killinga M, Männik P, and Nestor V. 2006. Frequency patterns of chitinozoans, scolecodonts, and conodonts in the upper Llandovery and lower Wenlock of the Paatsalu core, western Estonia. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Geology*. p 128-155.
139. Hoffman A. 1989. *Arguments on Evolution: A Paleontologist's Perspective*. New York: Oxford University Press. 274 p.
140. Hoffman A, and Ghiold J. 1985. Randomness in the pattern of 'mass extinctions' and 'waves of origination'. *Geological Magazine* 122(01):1-4.
141. Holyoak M, Leibold MA, Mouquet N, Holt RD, and Hoopes M. 2005. A framework for large scale community ecology. In: Holyoak M, Leibold MA, and Holt RD, editors. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities* The University of Chicago Press, Chicago. Chicago: The University of Chicago Press. p 1-31.

142. Hsü KJ, He Q, McKenzie JA, Weissert H, Perch-Nielsen K, Oberhänsli H, Kelts K, LaBrecque J, Tauxe L, and Krähenbühl U. 1982. Mass mortality and its environmental and evolutionary consequences. *Science* 216 (4543):249-256.
143. Hubbell SP. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32): Princeton University Press. 375 p.
144. Hubbell SP. 2005. The neutral theory of biodiversity and biogeography and Stephen Jay Gould. *Paleobiology* 31(s2):122-132.
145. Huybers PJ. 2009. Pleistocene glacial variability as a chaotic response to obliquity forcing. *Climate of the Past, Discussions* 5:481-488.
146. Hull PM, and Darroch SA. 2013. Mass extinctions and the structure and function of ecosystems. In: Hull PM, and Darroch SA, editors. *Ecosystem Paleobiology and Geobiology (Paleontological Society Special Papers, 19)*. New Haven: Yale University. p 115–156.
147. Hunt G. 2007. The relative importance of directional change, random walks, and stasis in the evolution of fossil lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(47):18404-18408.
148. Hunt G, Roy K, and Jablonski D. 2005. Species-Level Heritability Reaffirmed: A Comment on “On the Heritability of Geographic Range Sizes”. *The American Naturalist* 166(1):129-135.
149. Huss J. 2009. The shape of evolution: the MBL model and clade shape. In: Sepkoski D, and Ruse M, editors. *The paleobiological revolution: essays on the growth of modern paleobiology*. Chicago: University of Chicago Press. p 326-345.
150. Inchausti P, and Halley J. 2003. On the relation between temporal variability and persistence time in animal populations. *Journal of Animal Ecology* 72(6):899-908.
151. Ivany LC, Patterson WP, and Lohmann KC. 2000. Cooler winters as a possible cause of mass extinctions at the Eocene/Oligocene boundary. *Nature* 407(6806):887-890.

152. Izenman AJ. 2008. Modern Multivariate Statistical Techniques: Regression, Classification, and Manifold Learning. Heidelberg: Springer. 733 p.
153. Yablokov AV. 1986. Phenetics: Evolution. Population, Trait. New York: Columbia University Press.
154. Yacobucci MM. 2005. Multifractal and white noise evolutionary dynamics in Jurassic–Cretaceous Ammonoidea. *Geology* 33(2):97-100.
155. Jablonski D. 1986a. Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes. *Science* 231(4734):129-133.
156. Jablonski D. 1986b. Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach. In: Elliot DK, editor. *Dynamics of extinction*. New York: John Wiley & Sons. p 183-229.
157. Jablonski D. 1987. Heritability at the species level: analysis of geographic ranges of Cretaceous mollusks. *Science* 238(4825):360-363.
158. Jablonski D. 2005. Mass extinctions and macroevolution. *Paleobiology* 31(sp5):192–210.
159. Jablonski D. 2008. Species selection: theory and data. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:501-524.
160. Jablonski D. 2010. Origination patterns and multilevel processes in macroevolution. In: Pigliucci M, and Müller G, editors. *Evolution: the extended synthesis*. Cambridge, MA: MIT Press. p 335-354.
161. Jaeger H. 1991. Neue Standard–Graptolithenfolge nach der "Grossen Krise" an der Wenlock/Ludlow–Grenze (Silur). *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaeontologie* 182:303-354.
162. Janvier P. 2013. Palaeontology: Inside-out turned upside-down. *Nature* 502(7472):457-458.
163. Jarochowska E, and Kozłowski W. 2014. Facies development and sequence stratigraphy of the Ludfordian (Upper Silurian) deposits in the Zbruch River Valley, Podolia, western Ukraine: local facies overprint on the $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ record of a global stable carbon isotope excursion. *Facies* 60(1):347-369.

164. Jeppsson L. 1969. Notes on some Upper Silurian multielement conodonts. *GFF* 91(1):12-24.
165. Jeppsson L. 1974. Aspects of late Silurian conodonts. *Fossils and Strata*. p 79.
166. Jeppsson L. 1982. Silurian conodont biostratigraphy of Gotland. In: Jeppsson L, and Löfgren A, editors. Third European Conodont Symposium (ECOS III) Abstracts. p 14-15.
167. Jeppsson L. 1983. Facies dependence and guest stars in Silurian conodonts from Gotland. *Geological Society of America, Abstracts with Programs*. p 220.
168. Jeppsson L. 1987. Lithological and conodont distributional evidence for episodes of anomalous oceanic conditions during the Silurian. In: RJ A, editor. *Palaeobiology of Conodonts*. Chichester: Ellis Horwood Ltd. p 129–145.
169. Jeppsson L. 1988. Conodont biostratigraphy of the Silurian-Devonian boundary stratotype at Klonk, Czechoslovakia. *Geologica et Paleontologica* 22:21-31.
170. Jeppsson L. 1990. An oceanic model for lithological and faunal changes tested on the Silurian record. *Journal of the Geological Society* 147 (4):663-674.
171. Jeppsson L. 1993. Silurian events: the theory and the conodonts. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences* 42:23-27.
172. Jeppsson L. 1996. Recognition of a probable secundo–primo event in the Early Silurian. *Lethaia* 29(4):311-315.
173. Jeppsson L. 1997. The anatomy of the mid-early Silurian Ireviken Event and a scenario for PS events. In: Brett CE aBG, editor. *Paleontological events: stratigraphic, ecological, and evolutionary implications*. New York: Columbia University Press. p 451-492.
174. Jeppsson L. 1998. Silurian oceanic events: summary of general characteristics. In: Landing E JM, editor. *Silurian cycles: Linkages of dynamic*

- stratigraphy with atmospheric, oceanic and tectonic changes. New York: New York State Museum. p 239-257.
175. Jeppsson L, Aldridge R, and Dorning K. 1995. Wenlock (Silurian) oceanic episodes and events. *Journal of the Geological Society* 152(3):487-498.
 176. Jeppsson L, and Aldridge R. 2000. Ludlow (late Silurian) oceanic episodes and events. *Journal of the Geological Society* 157(6):1137-1148.
 177. Jeppsson L, and Anehus R. 1995. A buffered formic acid technique for conodont extraction. *Journal of Paleontology* 69(4):790-794.
 178. Jeppsson L, Anehus R, and Fredholm D. 1999. The optimal acetate buffered acetic acid technique for extracting phosphatic fossils. *Journal of Paleontology* 73(5):964-972.
 179. Jeppsson L, and Calner M. 2002. The Silurian Mulde Event and a scenario for secundo–secundo events. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 93(02):135-154.
 180. Jeppsson L, Eriksson ME, and Calner M. 2006. A latest Llandovery to latest Ludlow high-resolution biostratigraphy based on the Silurian of Gotland—a summary. *GFF* 128(2):109-114.
 181. Jeppsson L, Fredholm D, and Mattiasson BO. 1985. Acetic acid and phosphatic fossils: a warning. *Journal of Paleontology* 59(4):952-956.
 182. Jeppsson L, and Männik P. 1993. High-resolution correlations between Gotland and Estonia near the base of the Wenlock. *Terra Nova* 5(4):348-358.
 183. Jeppsson L, Viira V, and Männik P. 1994. Silurian conodont-based correlations between Gotland (Sweden) and Saaremaa (Estonia). *Geological Magazine* 131(2):201-218.
 184. Joachimski MM, and Buggisch W. 2002. Conodont apatite $\delta^{18}\text{O}$ signatures indicate climatic cooling as a trigger of the Late Devonian mass extinction. *Geology* 30(8):711-714.
 185. Johnson ME. 2006. Relationship of Silurian sea-level fluctuations to oceanic episodes and events. *GFF* 128(2):115-121.

186. Jones D, Evans AR, Rayfield EJ, Siu KK, and Donoghue PC. 2012. Testing microstructural adaptation in the earliest dental tools. *Biology letters*:rsbl20120487.
187. Kaitala V, Lundberg P, Ripa J, and Ylikarjula J. 1997. Red, blue and green: dyeing population dynamics. *Annales Zoologici Fennici: Akateeminen kirjakauppa*. p 217-228.
188. Kalandadze NN, and Rautian AS. 1993. Jurassic ecological crisis in the communities of terrestrial tetrapods and a heuristic model of coupled evolution of communities and biota In: Rozanov AY, editor. *Problems of pre-anthropogenic evolution of the biosphere* [in Russian]. Moscow: Nauka. p 60-95.
189. Kaljo D, Boucot AJ, Corfield RM, Le Herisse A, Koren TN, Kriz J, Männik P, Märss T, Nestor V, and Shaver RH. 1996. Silurian bio-events. *Global events and event stratigraphy in the Phanerozoic*. Berlin: Springer. p 173-224.
190. Kaljo D, Martma T, Grytsenko V, Brazauskas A, and Kaminskas D. 2012. Přídolí carbon isotope trend and upper Silurian to lowermost Devonian chemostratigraphy based on sections in Podolia (Ukraine) and the East Baltic area. *Estonian Journal of Earth Sciences* 61(3):162-180.
191. Kaljo D, Martma T, Männik P, and Viira V. 2003. Implications of Gondwana glaciations in the Baltic late Ordovician and Silurian and a carbon isotopic test of environmental cyclicity. *Bulletin de la Société géologique de France* 174(1):59-66.
192. Kaljo D, Martma T, Neuman BE, and Rønning K. 2004. Carbon isotope dating of several uppermost Ordovician and lower Silurian sections in the Oslo Region, Norway. *Working Group on the Ordovician Geology of Baltoscandia (WOGOGOB), Meeting in Estonia, Conference Materials*. p 51-52.
193. Kaljo D, Viira V, Märss T, and Nestor V. 1986. The nekctic, nekto-benthic and planktic communities (fishes, agnathans, conodonts, graptolites, chitinozoans) of the East Baltic Silurian. *Theory and Practice of Ecostra-*

- tigraphy [in Russian, with English summary]. Tallinn: Valgus. p 127-136.
194. Katz ME, Cramer BS, Mountain GS, Katz S, and Miller KG. 2001. Uncorking the bottle: What triggered the Paleocene/Eocene thermal maximum methane release? *Paleoceanography* 16(6):549-562.
 195. Kendal WS, and Jørgensen B. 2011. Tweedie convergence: A mathematical basis for Taylor's power law, 1/f noise, and multifractality. *Physical Review E* 84(6):066120.
 196. Kerr AC. 1998. Oceanic plateau formation: a cause of mass extinction and black shale deposition around the Cenomanian–Turonian boundary? *Journal of the Geological Society* 155(4):619-626.
 197. Kiessling W, Simpson C, and Foote M. 2010. Reefs as cradles of evolution and sources of biodiversity in the Phanerozoic. *Science* 327 (5962):196-198.
 198. Kiipli T, Einasto R, Kallaste T, Nestor V, Perens H, and Siir S. 2011. Geochemistry and correlation of volcanic ash beds from the Rootsiküla Stage (Wenlock–Ludlow) in the eastern Baltic. *Estonian Journal of Earth Sciences* 60(4):207-219.
 199. Killick R, and Eckley IA. 2013. Changepoint: an R package for change-point analysis. R package version 3.10, URL <http://cran.r-project.org/web/packages/changepoint/index.html>.
 200. Kitchell JA, Clark DL, and Gombos Jr AM. 1986. Biological selectivity of extinction: a link between background and mass extinction. *Palaios* 1 (5):504-511.
 201. Knoll AH, and Bambach RK. 2000. Directionality in the history of life: diffusion from the left wall or repeated scaling of the right? *Paleobiology* 26(sp4):1-14.
 202. Koren T. 1991. The lundgreni extinction event in central Asia and its bearing on graptolite biochronology within the Homerian. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Geology*: Estonian Academy Publishers. p 74-78.

203. Koren TN. 1993. The main milestones in the evolution of Ludlow graptolites [in Russian]. *Stratigraphy and Geological Correlation* 1:44-52.
204. Koren TN, Lenz AC, Loydell DK, Melchin MJ, Storch P, and Teller L. 1996. Generalized graptolite zonal sequence defining Silurian time intervals for global paleogeographic studies. *Lethaia* 29(1):59-60.
205. Kowalewski M, and Bambach RK. 2008. The limits of paleontological resolution. In: Harries PJ, editor. *Approaches in high-resolution stratigraphic paleontology*. New York: Kluwer Academic. p 1–48.
206. Krug AZ, Jablonski D, and Valentine JW. 2009. Signature of the end-Cretaceous mass extinction in the modern biota. *Science* 323(5915):767-771.
207. Laird RA, and Schamp BS. 2008. Does local competition increase the coexistence of species in intransitive networks. *Ecology* 89(1):237-247.
208. Lane A, and Benton MJ. 2003. Taxonomic level as a determinant of the shape of the Phanerozoic marine biodiversity curve. *The American Naturalist* 162(3):265-276.
209. Lapinskas P. 2000. *Structure and Petroliferosity of the Silurian in Lithuania*. Vilnius: Institute of Geology. 203 p.
210. Lapinskas P. 2004. Prekvartero stratigrafija ir uolienų litogenezė: Silūras. In: Zuzevičius A, and Jurgaitis A, editors. *Litosfera: Lietuvos žemės gelmių raida ir ištekliai*. Vilnius: Institute of Geology and Geography, Vilnius University. p 66-72.
211. Lazauskienė J, Stephenson R, Šliaupa S, and van Wees J-D. 2002. 3-D flexural modelling of the Silurian Baltic Basin. *Tectonophysics* 346(1-2):115-135.
212. Lazauskienė J, Šliaupa S, Brazauskas A, and Musteikis P. 2003. Sequence stratigraphy of the Baltic Silurian succession: tectonic control on the foreland infill. *Geological Society, London, Special Publications* 208(1):95-115.

213. Legendre P, and Legendre L. 2012. Numerical ecology: Elsevier. 1006 p.
214. Legendre S, Schoener TW, Clobert J, and Spiller DA. 2008. How Is Extinction Risk Related to Population Size Variability over Time? A Family of Models for Species with Repeated Extinction and Immigration. *The American Naturalist* 172(2):282-298.
215. Lehnert O, Eriksson M, Calner M, Joachimski M, and Buggisch W. 2007a. Concurrent sedimentary and isotopic indications for global climatic cooling in the Late Silurian. *Acta Palaeontologica Sinica* 46:249.
216. Lehnert O, Frýda J, Buggisch W, Munnecke A, Nützel A, Kříž J, and Manda S. 2007b. $\delta^{13}C$ records across the late Silurian Lau event: New data from middle palaeo-latitudes of northern peri-Gondwana (Prague Basin, Czech Republic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 245(1):227-244.
217. Lehnert O, Frýda J, Joachimski M, Meinhold G, Calner M, and Čap P. 2013. The 'Přídolí hothouse', a trigger of faunal overturns across the latest Silurian Transgrediens Bioevent. In: Lindskog A, and Mehlquist K, editors. *Proceedings of the 3rd IGCP 591 Annual Meeting - Lund, Sweden, 9–19 June 2013*. Lund. p 175-176.
218. Lehnert O, Männik P, Joachimski MM, Calner M, and Frýda J. 2010. Palaeoclimate perturbations before the Sheinwoodian glaciation: A trigger for extinctions during the 'Ireviken Event'. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 296(3):320-331.
219. Lenz A, and Kozłowska-Dawidziuk A. 2002. Late Wenlock and early Ludlow graptolite extinction, evolution and diversification: a reassessment. *Special Papers in Palaeontology* 67:171-184.
220. Lenz AC, Noble PJ, Masiak M, Poulson SR, and Kozłowska A. 2006. The lundgreni Extinction Event: integration of paleontological and geochemical data from Arctic Canada. *GFF* 128(2):153-158.
221. Levins R, and Lewontin RC. 1987. *The Dialectical Biologist*. Cambridge MA: Harvard University Press. 336 p.

222. Levinton JS. 2001. Genetics, paleontology, and macroevolution (Second edition). Cambridge: Cambridge University Press. 617 p.
223. Lewontin RC. 1970. The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*:1-18.
224. Lieberman BS, and Eldredge N. 2014. What is punctuated equilibrium? What is macroevolution? A response to Pennell et al. *Trends in ecology & evolution* 29(4):185-186.
225. Lieberman BS, and Melott AL. 2012. Whilst This Planet Has Gone Cycling On: What Role for Periodic Astronomical Phenomena in Large-Scale Patterns in the History of Life? *Earth and Life: Springer*. p 37-50.
226. Lieberman BS, and Melott AL. 2013. Declining volatility, a general property of disparate systems: from fossils, to stocks, to the stars. *Palaeontology* 56(6):1297-1304.
227. Lieberman BS, Miller III W, and Eldredge N. 2007. Paleontological patterns, macroecological dynamics and the evolutionary process. *Evolutionary Biology* 34(1-2):28-48.
228. Liow LH, and Finarelli JA. 2014. A dynamic global equilibrium in carnivoran diversification over 20 million years. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281(1778):*early view*.
229. Lipps JH. 1986. Extinction dynamics in pelagic ecosystems. In: Elliot DK, editor. *Dynamics of Extinction*. New York: Wiley. p 89-103.
230. Lloyd EA, and Gould SJ. 1993. Species selection on variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90(2):595-599.
231. Lloyd GT, Young JR, and Smith AB. 2011. Taxonomic structure of the fossil record is shaped by sampling bias. *Systematic biology* 61(1):80-89.
232. Loydell DDK. 1994. Early Telychian changes in graptoloid diversity and sea level. *Geological Journal* 29(4):355-368.
233. Loydell DK. 2007. Early Silurian positive $\delta^{13}\text{C}$ excursions and their relationship to glaciations, sea-level changes and extinction events. *Geological Journal* 42(5):531-546.

234. Loydell DK, Jeppsson L, and Aldridge RJ. 2001. Discussion on Ludlow (late Silurian) oceanic episodes and events *Journal*, Vol. 157, 2000, 1137–1148. *Journal of the Geological Society* 158(4):731-732.
235. Loydell DK, Männik P, and Nestor V. 2003. Integrated biostratigraphy of the lower Silurian of the Aizpute-41 core, Latvia. *Geological Magazine* 140(2):205-229.
236. Loydell DK, Nestor V, and Männik P. 2010. Integrated biostratigraphy of the lower Silurian of the Kolka-54 core, Latvia. *Geological Magazine* 147(2):253-280.
237. Longo G, Montévil M, and Kauffman S. 2012. No entailing laws, but enablement in the evolution of the biosphere. *Proceedings of the fourteenth international conference on Genetic and evolutionary computation conference companion: ACM*. p 1379-1392.
238. Loreau M. 2010. *From populations to ecosystems: Theoretical foundations for a new ecological synthesis (MPB-46)*. Princeton: Princeton University Press. 320 p.
239. Lüning S, Craig J, Loydell DK, Štorch P, and Fitches B. 2000. Lower Silurian hot shales' in North Africa and Arabia: regional distribution and depositional model. *Earth-Science Reviews* 49(1):121-200.
240. MacArthur R, H., and Wilson E, O. 1967. *The theory of island biogeography*: Princeton University Press.
241. MacDonald IR. 1997. Bottom line for hydrocarbons. *Nature* 385:389-390.
242. May RM. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261(5560):459-467.
243. May RM, and Leonard WJ. 1975. Nonlinear aspects of competition between three species. *SIAM Journal on Applied Mathematics* 29(2):243-253.
244. Maynard Smith J, and Szathmáry E. 1998. *The Major Transitions in Evolution*. Oxford: Oxford University Press. 360 p.

245. Mayr E. 1961. Cause and Effect in Biology Kinds of causes, predictability, and teleology are viewed by a practicing biologist. *Science* 134 (3489):1501-1506.
246. Małkowski K, Racki G, Drygant D, and Szaniawski H. 2009. Carbon isotope stratigraphy across the Silurian–Devonian transition in Podolia, Ukraine: evidence for a global biogeochemical perturbation. *Geological Magazine* 146(05):674-689.
247. Manda Š, and Frýda J. 2010. Silurian-Devonian boundary events and their influence on cephalopod evolution: evolutionary significance of cephalopod egg size during mass extinctions. *Bulletin of Geosciences* 85 (3):513-540.
248. Männik P. 2007. Some comments on Telychian-Early Sheinwoodian conodont faunas, events and stratigraphy. *Acta Palaeontologica Sinica* 46:305-310.
249. Männik P. 2008. Conodont dating of some Telychian (Silurian) sections in Estonia. *Estonian Journal of Earth Sciences* 57(3):156-169.
250. Männik P, and Małkowski K. 1998. Silurian conodonts from the Gołdap core, Poland. *Palaeontologia Polonica* 58(58):141-151.
251. Männik P, Miller C, and Hairapetian V. 2013. Conodonts from the Niur Formation (Silurian) of the Derenjal Mountains, Central Iran. *Geological Magazine* 150(04):639-650.
252. Mannion PD, Upchurch P, Benson RB, and Goswami A. 2014. The latitudinal biodiversity gradient through deep time. *Trends in ecology & evolution* 29(1):42-50.
253. Marcot JD. 2014. The fossil record and macroevolutionary history of North American ungulate mammals: standardizing variation in intensity and geography of sampling. *Paleobiology* 40(2):238-255.
254. Markov AV. 2001. Novy podhod k modelirovaniyu dinamiki raznoobraziya fanerozoiskoi morskoi bioty [A new approach to modeling of diversity dynamics in Phanerozoic marine biota]. *Zh Obshch Biol* 62:460-471.

255. Markov AV. 2009. Alpha diversity of Phanerozoic marine communities positively correlates with longevity of genera. *Paleobiology* 35(2):231-250.
256. Marshall CR. 1994. Confidence intervals on stratigraphic ranges: partial relaxation of the assumption of randomly distributed fossil horizons. *Paleobiology* 20(4):459-469.
257. Märss T, and Männik P. 2013. Revision of Silurian vertebrate biozones and their correlation with the conodont succession. *Estonian Journal of Earth Sciences* 62(4):181 - 204.
258. Martma T, Brazauskas A, Kaljo D, Kaminskas D, and Musteikis P. 2005. The Wenlock-Ludlow carbon isotope trend in the Vidukle core, Lithuania, and its relations with oceanic events. *Geological Quarterly* 49 (2):223-234.
259. Maurer BA. 1999. Untangling ecological complexity: the macroscopic perspective. Chicago: University of Chicago Press. 251 p.
260. Mazerolle M. 2011. AICcmodavg: model selection and multimodel inference based on (Q) AIC (c). R package version 310 1:16.
261. McKinney ML. 1990. Classifying and analysing evolutionary trends. In: McNamara KJ, editor. *Evolutionary trends*. Tucson: University of Arizona Press. p 28-58.
262. McKinney ML, and Oyten CW. 1989. Causation and nonrandomness in biological and geological time series: temperature as a proximal control of extinction and diversity. *Palaaios* 4:3-15.
263. McLaren DJ. 1986. Abrupt Extinctions. In: Elliot DK, editor. *Dynamics of extinction*. New York: Wiley-Interscience. p 37-46.
264. McLean DM. 1985. Deccan Traps mantle degassing in the terminal Cretaceous marine extinctions. *Cretaceous Research* 6(3):235-259.
265. McShea DW, and Brandon RN. 2010. *Biology's first law: the tendency for diversity and complexity to increase in evolutionary systems*. Chicago: University of Chicago Press.

266. Meyer BD, Barrick JE, and Ruppel S. 2001. Conodonts across the Silurian-Devonian boundary and the Klonk Event in the Frame Formation, subsurface West Texas. Abstracts with Programs-Geological Society of America. p 21.
267. Melbourne B, Sears A, Donahue M, and Chesson P. 2005. Applying scale transition theory to metacommunities in the field. In: Holyoak M, Leibold MA, and Holt RD, editors. Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities. Chicago: The University of Chicago Press. p 307-330.
268. Melchin M, Koren T, and Štorch P. 1998. Global diversity and survivorship patterns of Silurian graptoloids. In: Landing E, and Johnson M, editors. Silurian Cycles. Albany: New York State Museum p165-182.
269. Melchin MJ, Sadler PM, and Cramer BD. 2012. The Silurian Period. In: Gradstein FM, Ogg JG, and Schmitz M, editors. The Geologic Time Scale 2012, 2-volume set. Amsterdam: Elsevier. p 525-558.
270. Melott A, and Bambach R. 2014. Analysis of periodicity of extinction using the 2012 geological timescale. *Paleobiology* 40(2):176-195.
271. Melott AL, Lieberman BS, Laird CM, Martin LD, Medvedev MV, Thomas BC, Cannizzo JK, Gehrels N, and Jackman CH. 2004. Did a gamma-ray burst initiate the late Ordovician mass extinction? *International Journal of Astrobiology* 3(01):55-61.
272. Mesa OJ, and Poveda G. 1993. The Hurst effect: the scale of fluctuation approach. *Water Resources Research* 29(12):3995-4002.
273. Miall AD. 2010. The geology of stratigraphic sequences (2nd edition). Berlin: Springer. 522 p.
274. Michor F, Iwasa Y, and Nowak MA. 2004. Dynamics of cancer progression. *Nature Reviews Cancer* 4(3):197-205.
275. Miller A, and Foote M. 2009. Epicontinental seas versus open-ocean settings: the kinetics of mass extinction and origination. *Science* 326 (5956):1106-1109.

276. Miller AI. 1993. The science and politics of paleoecology. *Palaios* 8 (5):409-410.
277. Miller AI. 2000. Conversations about Phanerozoic global diversity. *Paleobiology* 26(sp4):53-73.
278. Miller AI, and Foote M. 2003. Increased longevity of post-Paleozoic marine genera after mass extinctions. *Science* 302(5647):1030-1032.
279. Mitchell J, Roopnarine P, and Angielczyk K. 2012. Late Cretaceous restructuring of terrestrial communities facilitated the end-Cretaceous mass extinction in North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(46):18857-18861.
280. Molloy P, and Simpson A. 2012. An Analysis of the Ireviken Event in the Boree Creek Formation, New South Wales, Australia. In: Talent J, editor. *Earth and Life*. Heidelberg: Springer. p 615-630.
281. Morrow JR, and Sandberg CA. 2008. Late Devonian sequence and event stratigraphy across the Frasnian-Famennian (FF) boundary, Utah and Nevada. In: Harries J, editor. *Approaches in High-Resolution Stratigraphic Paleontology*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. p 351-418.
282. Mousseau TA, and Fox CW. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends in ecology & evolution* 13(10):403-407.
283. Munnecke A, and Männik P. 2009. New biostratigraphic and chemostratigraphic data from the Chicotte Formation (Llandover, Anticosti Island, Laurentia) compared with the Viki core (Estonia, Baltica). *Estonian Journal of Earth Sciences* 58(3):159-169.
284. Munnecke A, Samtleben C, and Bickert T. 2003. The Ireviken Event in the lower Silurian of Gotland, Sweden—relation to similar Palaeozoic and Proterozoic events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195(1):99-124.
285. Murdock DJ, Dong X-P, Repetski JE, Marone F, Stampanoni M, and Donoghue PC. 2013. The origin of conodonts and of vertebrate mineralized skeletons. *Nature* 502(7472):546-549.

286. Murphy MA, Valenzuela-Ríos JI, and Carls P. 2004. On classification of Pridoli (Silurian)-Lochkovian (Devonian) Spathognathodontidae (Conodonts). University of California Riverside Campus Museum Contribution 6:1–25.
287. Newman M, and Palmer R. 2003. Modeling extinction. Oxford: Oxford University Press. 102 p.
288. Noble P, Lenz A, Holmden C, Masiak M, Zimmerman M, Poulson S, and Kozłowska A. 2012. Isotope geochemistry and plankton response to the Ireviken (earliest Wenlock) and *Cyrtograptus lundgreni* extinction events, Cape Phillips Formation, Arctic Canada. In: Talent J, editor. Earth and Life. Heidelberg: Springer. p 631-652.
289. O'Neill RV, DeAngelis DL, Waide JB, and Allen TFH. 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton: Princeton University Press. 253 p.
290. Ogg JG, Ogg G, and Gradstein FM. 2008. The concise geologic time scale. Cambridge: Cambridge University Press. 177 p.
291. Okasha S. 2006. Evolution and the Levels of Selection. Oxford: Clarendon Press Oxford. 263 p.
292. Okasha S. 2012. Emergence, hierarchy and top-down causation in evolutionary biology. Interface focus 2(1):49-54.
293. Olden J, Lawler J, and Poff N. 2008. Machine learning methods without tears: a primer for ecologists. The Quarterly review of biology 83(2):171-193.
294. Ovaskainen O, and Meerson B. 2010. Stochastic models of population extinction. Trends in ecology & evolution 25(11):643-652.
295. Payne J, Truebe S, Nützel A, and Chang E. 2011. Local and global abundance associated with extinction risk in late Paleozoic and early Mesozoic gastropods. Paleobiology 37(4):616-632.
296. Paluveer L, Nestor V, and Hints O. 2014. Chitinozoan diversity in the East Baltic Silurian: first results of a quantitative stratigraphic approach with CONOP. GFF 136(1):198-202.

297. Pander CH. 1856. Monographie der fossilen fische des silurischen systems des Russisch-Baltischen gouvernements. St. Peterburg: Buchdr. der K. Akademie der wissenschaften. 91 p.
298. Paškevičius J. 1979. Biostratigraphy and graptolites of the Lithuanian Silurian Vilnius: Mokslas. 267 p.
299. Paškevičius J. 1997. The Geology of the Baltic Republics. Vilnius: Vilnius University and Geological Survey of Lithuania. 387 p.
300. Patterson RT, Fowler AD, and Huber BT. 2004. Evidence of hierarchical organization in the planktic foraminiferal evolutionary record. *The Journal of Foraminiferal Research* 34(2):85-95.
301. Patzkowsky ME, and Holland SM. 2012. Stratigraphic paleobiology: Understanding the distribution of fossil taxa in time and space. Chicago: University of Chicago Press. 256 p.
302. Peters SE, Zhang C, Livny M, and Ré C. 2014. A machine-compiled macroevolutionary history of Phanerozoic life. arXiv preprint arXiv:14062963:1-50.
303. Pfaff B. 2006. Analysis of Integrated and Cointegrated Time Series with R. Heidelberg: Springer.
304. Phillips J. 1860. Life on the earth: its origin and succession. Cambridge: Macmillan and Company. 224 p.
305. Pigliucci M, and Kaplan J. 2006. Making sense of evolution: the conceptual foundations of evolutionary biology. Chicago: University of Chicago Press. 300 p.
306. Pimm SL, Jones HL, and Diamond J. 1988. On the risk of extinction. *American Naturalist* 132(6):757-785.
307. Plotnick RE. 1995. Introduction to fractals. In: Middleton G., Plotnick R., and D R, editors. Nonlinear dynamics and fractals— new numerical techniques for sedimentary data. Tulsa: SEPM. p 1-28.
308. Plotnick RE, Gardner RH, Hargrove WW, Presteggaard K, and Perlmutter M. 1996. Lacunarity analysis: a general technique for the analysis of spatial patterns. *Physical Review E* 53(5):5461.

309. Plotnick RE, and Sepkoski JJJ. 2001. A multiplicative multifractal model of originations and extinctions. *Paleobiology* 27(1):126–139.
310. Porębska E, Kozłowska-Dawidziuk A, and Masiak M. 2004. The *lundgreni* event in the Silurian of the East European Platform, Poland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 213(3):271-294.
311. Prokoph A, and Agterberg FP. 2000. Wavelet analysis of well-logging data from oil source rock, Egret Member, offshore eastern Canada. *AAPG bulletin* 84(10):1617-1632.
312. Prokoph A, Fowler AD, and Patterson RT. 2000. Evidence for periodicity and nonlinearity in a high-resolution fossil record of long-term evolution. *Geology* 28(10):867-870.
313. Pruss S, Fraiser M, and Bottjer DJ. 2004. Proliferation of Early Triassic wrinkle structures: implications for environmental stress following the end-Permian mass extinction. *Geology* 32(5):461-464.
314. Purnell MA. 1995. Microwear on conodont elements and macrophagy in the first vertebrates. *Nature* 374:798 - 800.
315. Purnell MA, and Donoghue PC. 2005. Between death and data: biases in interpretation of the fossil record of conodonts. *Special Papers in Palaeontology* 73:7-25.
316. R DCT. 2011. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
317. Rabosky DL. 2013. Diversity-dependence, ecological speciation, and the role of competition in macroevolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44:481-502.
318. Racki G, Balinski A, Wrona R, Malkowski K, Drygant D, and Szaniawski H. 2012. Faunal dynamics across the Silurian-Devonian positive isotope excursions ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) in Podolia, Ukraine: Comparative analysis of the Ireviken and Klonk events. *Acta Palaeontologica Polonica* 57(4):795-832.
319. Radzevičius S. 2013. Silurian graptolite biozones of Lithuania: present and perspectives. *Geologija* 55(2).

320. Radzevičius S, Spiridonov A, and Brazauskas A. 2014a. Application of Wavelets to the Cyclostratigraphy of the Upper Homeric (Silurian) Gėluva Regional Stage in the Viduklė-61 Deep Well (Western Lithuania). In: Pais J, editor. STRATI 2013. Berlin: Springer. p 437-440.
321. Radzevičius S, Spiridonov A, and Brazauskas A. 2014b. Integrated middle–upper Homeric (Silurian) stratigraphy of the Viduklė-61 well, Lithuania. GFF 136(1):218-222.
322. Rapševičius V, Juozapavičius A, and Brazauskas A. 2006. Clustering of descriptive-textual data on Silurian rocks of Lithuania. Geologija(3).
323. Raup D. 1972. Taxonomic diversity during the Phanerozoic. Science 177(4054):1065-1071.
324. Raup D. 1976. Species diversity in the Phanerozoic: an interpretation. Paleobiology 2(4):289-297.
325. Raup D. 1985. Magnetic reversals and mass extinctions. Nature 314:341 - 343.
326. Raup D. 1987a. The nemesis affair: A story of the death of dinosaurs and the ways of science. New York: WW Norton & Company. 228 p.
327. Raup D. 1987b. Neutral models in paleobiology. In: Nitecki MH, and Hoffman A, editors. Neutral models in biology. New York: Oxford University Press. p 121-132.
328. Raup D. 1992. Extinction: bad genes or bad luck? New York: WW Norton & Company. 210 p.
329. Raup D, and Gould SJ. 1974. Stochastic simulation and evolution of morphology-towards a nomothetic paleontology. Systematic biology 23 (3):305-322.
330. Raup D, Gould SJ, Schopf TJ, and Simberloff DS. 1973. Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity. The Journal of Geology:525-542.
331. Raup D, and Sepkoski J. 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. Science 215(4539):1501-1503.

332. Raup D, and Sepkoski J. 1984. Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 81(3):801-805.
333. Raup DM, and Crick RE. 1982. Kosmoceras: evolutionary jumps and sedimentary breaks. *Paleobiology* 8(2):90-100.
334. Ripa J, and Lundberg P. 1996. Noise colour and the risk of population extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 263(1377):1751-1753.
335. Rohlf FJ, and Sokal RR. 2012. *Statistical tables* (4th edition). San Francisco: W.H. Freeman & Co. 258 p.
336. Rosenstein MT, Collins JJ, and De Luca CJ. 1993. A practical method for calculating largest Lyapunov exponents from small data sets. *Physica D: Nonlinear Phenomena* 65(1):117-134.
337. Rosenzweig ML. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press. 436 p.
338. Rosenzweig ML, and Taylor JA. 1980. Speciation and diversity in Ordovician invertebrates: filling niches quickly and carefully. *Oikos* 35:236-243.
339. Sadler PM. 2004. Quantitative biostratigraphy-Achieving finer resolution in global correlation. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 32:187-213.
340. Sadler PM, Cooper RA, and Melchin M. 2009. High-resolution, early Paleozoic (Ordovician-Silurian) time scales. *Geological Society of America Bulletin* 121(5-6):887-906.
341. Samtleben C, Munnecke A, and Bickert T. 2000. Development of facies and C/O-isotopes in transects through the Ludlow of Gotland: evidence for global and local influences on a shallow-marine environment. *Facies* 43(1):1-38.
342. Sansom RS, Gabbott SE, and Purnell MA. 2010. Non-random decay of chordate characters causes bias in fossil interpretation. *Nature* 463(7282):797-800.

343. Scheffer M, Bascompte J, Brock WA, Brovkin V, Carpenter SR, Dakos V, Held H, van Nes EH, Rietkerk M, and Sugihara G. 2009. Early-warning signals for critical transitions. *Nature* 461(7260):53-59.
344. Schindewolf OH. 1954. Über die möglichen Ursachen der großen erdgeschichtlichen Faunenschnitte. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 10:457-465.
345. Schönlaub HP. 1986. Significant geological events in the Paleozoic record of the Southern Alps (Austrian part). In: Walliser OH, editor. *Global bio-events*. Berlin: Springer. p 161-167.
346. Schopf TJ. 1974. Permo-Triassic extinctions: relation to sea-floor spreading. *The Journal of Geology* 82:129-143.
347. Schopf TJM. 1979. Evolving paleontological views on deterministic and stochastic approaches. *Paleobiology* 5(3):337-352.
348. Schulz M, and Mudelsee M. 2002. REDFIT: estimating red-noise spectra directly from unevenly spaced paleoclimatic time series. *Computers & Geosciences* 28(3):421-426.
349. Sepkoski D. 2012. *Rereading the fossil record: the growth of paleobiology as an evolutionary discipline*. Chicago: University of Chicago Press. 432 p.
350. Sepkoski D, and Ruse M, editors. 2009. *The paleobiological revolution: essays on the growth of modern paleontology*. Chicago: University of Chicago Press. 584 p.
351. Sepkoski JJ, Bambach RK, Raup DM, and Valentine JW. 1981. Phanerozoic marine diversity and the fossil record. *Nature* 293(5832):435-437.
352. Sepkoski JJJ. 1981. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology* 7(1):36-53.
353. Sepkoski JJJ. 1994. Limits to randomness in paleobiologic models: the case of Phanerozoic species diversity. *Acta Palaeontologica Polonica* 38 (3/4):175-198.
354. Sepkoski JJJ. 1996. Competition in macroevolution: the double wedge revisited. In: Jablonski D, Erwin DH, and Lipps JH, editors. *Evolutiona-*

- ry paleobiology University of Chicago Press, Chicago. Chicago: The University of Chicago Press. p 211-255.
355. Sheehan PM. 2001. The late Ordovician mass extinction. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 29(1):331-364.
 356. Shine R, Brown G, and Phillips B. 2011. An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(14):5708-5711.
 357. Signor PW, and Lipps JH. 1982. Sampling bias, gradual extinction patterns and catastrophes in the fossil record. In: Silver LT, and Schultz PH, editors. *Geological Implication of Impacts of Large Asteroids and Comets on the Earth* (Geological Society of America Special Papers). Boulder: Geological Society of America. p 291-296.
 358. Simberloff DS. 1974. Permo-Triassic extinctions: effects of area on biotic equilibrium. *The Journal of Geology* 82:267-274.
 359. Simpson C. 2011. The evolutionary history of division of labour. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279:116–121.
 360. Simpson C, and Harnik PG. 2009. Assessing the role of abundance in marine bivalve extinction over the post-Paleozoic. *Paleobiology* 35 (4):631-647.
 361. Simpson GG. 1944. *Tempo and mode in evolution*. New York: Columbia University Press. 237 p.
 362. Sirota J, Baiser B, Gotelli NJ, and Ellison AM. 2013. Organic-matter loading determines regime shifts and alternative states in an aquatic ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(19):7742-7747.
 363. Slavik L, and Carls P. 2012. Post-Lau Event (late Ludfordian, Silurian) recovery of conodont faunas of Bohemia. *Bulletin of Geosciences* 87 (4):815-832.
 364. Sokal RR, and Rohlf FJ. 1995. *Biometry* (3rd edn). San Francisco: W.H. Freeman & Co. 880 p.

365. Solé RV, Manrubia SC, Benton M, Kauffman S, and Bak P. 1999. Criticality and scaling in evolutionary ecology. *Trends in ecology & evolution* 14(4):156-160.
366. Sommer RJ. 2009. The future of evo–devo: model systems and evolutionary theory. *Nature Reviews Genetics* 10(6):416-422.
367. Stanley SM. 1975. A theory of evolution above the species level. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 72(2):646-650.
368. Stanley SM. 1979. *Macroevolution: Pattern and Process*. San Francisco: W. H. Freeman. 332 p.
369. Stanley SM. 1981. *The new evolutionary timetable: fossils, genes, and the origin of species*. New York: Basic Books. 222 p.
370. Stanley SM. 1990. *The general correlation between rate of speciation and rate of extinction: fortuitous causal linkages*. Chicago: University of Chicago Press. 103-127 p.
371. Stanley SM, Signor III PW, Lidgard S, and Karr AF. 1981. Natural clades differ from "random" clades: simulations and analyses. *Paleobiology*:115-127.
372. Stigall AL, and Brame H-MR. 2014. Relating environmental change and species stability in Late Ordovician seas. *GFF* 136(1):249-253.
373. Sullivan NB, Kleffner MA, and Brett CE. 2014. Conodont biostratigraphy, paleoecology, and taphonomy of the Second Creek Bed and Wolcott Furnace Hematite (Clinton Group) in West Central New York State. *Palaeontologia Electronica* 17(1):19p.
374. Šileikytė A, and Brazauskas A. 2008. Conodont assemblages of the Gėluva (Lower Silurian) regional stage of Lithuania. *Geologija* 50(1):24–27.
375. Štorch P, Manda Š, and Loydell DK. 2014. The early Ludfordian *leintwardinensis* graptolite Event and the Gorstian–Ludfordian boundary in Bohemia (Silurian, Czech Republic). *Palaeontology Early view*:1-41.

376. Talent JA, Mawson R, Andrew AS, Hamilton PJ, and Whitford DJ. 1993. Middle Palaeozoic extinction events: faunal and isotopic data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 104(1):139-152.
377. Tapponnier P, Peltzer G, and Armijo R. 1986. On the mechanics of the collision between India and Asia. Geological Society, London, Special Publications 19(1):113-157.
378. Therneau T, and Atkinson E. 1997. An introduction to recursive partitioning using the rpart routines. Technical report 61, Section of Biostatistics. Rochester: Mayo Clinic.
379. Thézé J, Bézier A, Periquet G, Drezen J-M, and Herniou EA. 2011. Palaeozoic origin of insect large dsDNA viruses. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(38):15931-15935.
380. Thomsen E, and Baarli BG. 1982. Brachiopods of the lower Llandovery Sæbo and Solvik formations of the Ringerike, Asker and Oslo districts. In: D W, editor. IUGS Subcommission on Silurian Stratigraphy Field Meeting, Oslo Region 1982. Oslo: Paleontological Contributions from the University of Oslo. p 63-77.
381. Tonarová P, Hints O, and Eriksson M. 2013. Impact of the Silurian Ireviken Event on polychaete faunas: new insights from the Viki drill core, western Estonia. *GFF* 136(1):270–274.
382. Trotter JA, and Eggins SM. 2006. Chemical systematics of conodont apatite determined by laser ablation ICPMS. *Chemical Geology* 233 (3):196-216.
383. Turner S, Burrow CJ, Schultze H-P, Blieck A, Reif W-E, Rexroad CB, Bultynck P, and Nowlan GS. 2010. False teeth: conodont-vertebrate phylogenetic relationships revisited. *Geodiversitas* 32(4):545-594.
384. Twitchett RJ, and Barras CG. 2004. Trace fossils in the aftermath of mass extinction events. Geological Society, London, Special Publications 228(1):397-418.

385. Twitchett RJ, and Wignall PB. 1996. Trace fossils and the aftermath of the Permo-Triassic mass extinction: evidence from northern Italy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 124(1):137-151.
386. Urbanek A. 1993. Biotic crises in the history of Upper Silurian graptoloids: a palaeobiological model. *Historical Biology* 7(1):29-50.
387. Urbanek A. 1995. Phyletic evolution of the latest Ludlow spinose monograptids. *Acta Palaeontologica Polonica* 40(1):1-17.
388. Urbanek A, Radzevicius S, Kozłowska A, and Teller L. 2012. Phyletic evolution and iterative speciation in the persistent *Pristiograptus dubius* lineage. *Acta Palaeontologica Polonica* 57(3):589-611.
389. Valentine JW. 1969. Patterns of taxonomic and ecological structure of the shelf benthos during Phanerozoic time. *Palaeontology* 12(4):684-709.
390. Valentine JW. 1970. How many marine invertebrate fossil species? A new approximation. *Journal of Paleontology* 44(3):410-415.
391. Valentine JW. 1972. Conceptual models of ecosystem evolution. In: Schopf TJM, editor. *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman & Company. p 192-215.
392. Valiukevičius J. 2005. Silurian acanthodian biostratigraphy of Lithuania. *Geodiversitas* 27(3):349-380.
393. Valiukevičius J. 2006. Event pattern in the development of Siluro-Devonian acanthodians of Lithuania. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Monatshefte*(6):321-343.
394. Van Dam JA, Aziz HA, Sierra MÁÁ, Hilgen FJ, van den Hoek Ostende LW, Lourens LJ, Mein P, Van Der Meulen AJ, and Pelaez-Campomanes P. 2006. Long-period astronomical forcing of mammal turnover. *Nature* 443(7112):687-691.
395. Viira V. 1977. Conodonts and their distribution in the Silurian of the East Baltic area (Ohesaare, Kunkoiai, Ukmerge, etc. borings). *Facies and Fauna of the Baltic Silurian*, Academy of Sciences of the Estonian SSR, Institute of Geology, Tallinn:179-192.

396. Viira V. 1982. Shallow-water conodont *Ctenognathodus murchisoni* (Late Wenlock of Estonia). In: Kaljo D, and Klaamann E, editors. Communities and Biozones in the Baltic Silurian [in Russian with English summary]. Tallin: Valgus. p 63 - 83.
397. Viira V. 1983. Upper Silurian Spathognathodus (Conodonts) from Estonia. In: Klaamann E, editor. Paleontology of Ancient Paleozoic of the Baltics and the Podolia [in Russian with English summary]. Tallin: Academy of Sciences of the Estonian SSR.
398. Viira V, and Einasto R. 2003. Wenlock–Ludlow boundary beds and conodonts of Saaremaa Island, Estonia. Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Geology: Estonian Academy Publishers. p 213-238.
399. Vrba E. 1992. Mammals as a key to evolutionary theory. Journal of Mammalogy 73(1):1-28.
400. Vrba ES. 1993. Turnover-pulses, the Red Queen, and related topics. American Journal of Science 293(A):418-452.
401. Vrba ES, and Gould SJ. 1986. The hierarchical expansion of sorting and selection: sorting and selection cannot be equated. Paleobiology 12 (2):217-228.
402. Vucetich JA, Waite TA, Qvarnemark L, and Ibargüen S. 2000. Population variability and extinction risk. Conservation Biology 14(6):1704-1714.
403. Wagner PJ, Kosnik MA, and Lidgard S. 2006. Abundance distributions imply elevated complexity of post-Paleozoic marine ecosystems. Science 314(5803):1289-1292.
404. Walliser OH. 1957. Conodonten aus dem oberen Gotlandium Deutschlands und der Karnischen Alpen. Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden 85:28-52.
405. Walliser OH. 1964. Conodonten des Silurs. Wiesbaden: Hessisches Landesamt für Bodenforschung. 106 p.
406. Warnes GR, Bolker B, and Lumley T. 2008. gtools: various R programming tools. R package version 3 2(0).

407. Webb TI, and Bartlein PJ. 1992. Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:141-173.
408. Whiteside JH, and Ward PD. 2011. Ammonoid diversity and disparity track episodes of chaotic carbon cycling during the early Mesozoic. *Geology* 39(2):99-102.
409. Williams GC. 1992. *Natural selection: Domains, Levels and Challenges*. New York: Oxford University Press. 208 p.
410. Willig MR, Kaufman DM, and Stevens RD. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:273-309.
411. Woodring WP. 1966. The Panama land bridge as a sea barrier. *Proceedings of the American Philosophical Society* 110(6):425-433.
412. Zachos J, Pagani M, Sloan L, Thomas E, and Billups K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292(5517):686-693.
413. Zaffos A, and Holland SM. 2012. Abundance and extinction in Ordovician–Silurian brachiopods, Cincinnati Arch, Ohio and Kentucky. *Paleobiology* 38(2):278-291.
414. Žigaitė Ž, Joachimski MM, Lehnert O, and Brazauskas A. 2010. $\delta^{18}O$ composition of conodont apatite indicates climatic cooling during the Middle Pridoli. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 294(3):242-247.

Curriculum Vitae

Vardas, Pavardė: Andrej Spiridonov

Gimimo data: 1985.11.05

Darbo adresas: Geologijos ir mineralogijos katedra, Gamtos mokslų fakultetas,

Vilniaus universitetas,

M.K.Čiurlionio g. 21/27, LT-03101 Vilnius

Telefonas: +37052398273 (darbo)

+37061138973 (asmeninis)

E-pašto adresas: s.andrej@gmail.com

Išsilavinimas:

2010-2014 Geologijos daktaro

Vilniaus universitetas (Vilnius, Lietuva)

2008-2010 Geologijos magistro (*magna cum laude*)

Vilniaus universitetas (Vilnius, Lietuva)

2004-2008 Geologijos bakalauro (*cum laude*)

Vilniaus universitetas (Vilnius, Lietuva)

Kalbos: Anglų, lenkų, lietuvių, rusų, R (programavimo)

Darbo patirtis:

Jaunesnysis mokslo darbuotojas, Vilniaus universitetas, Vilnius, Lietuva (2012-dabar)

Lektorius, Vilniaus universitetas, Vilnius, Lietuva (2010-dabar)

Specialistas, Vilniaus universitetas, Vilnius, Lietuva (2010-2011)

Inžinierius, Geologijos ir geografijos institutas, Vilnius, Lietuva (2008-2010)

Doktorantūros metu išklaustyti kursai ir stažuotės:

1st International Winter School on Evolution (pirmoji doktorantų evoliucijos teorijos žiemos mokykla). Lisabona, Portugalija (2013.03.11-15). Dalyvauta

kursuose:

Paleontology and the Origin of Species: a Macroevolutionary Synthesis
(vedė Bruce Lieberman)

Using Present-Day Species for Macroevolutionary Inferences (vedė Fol-
mer Bokma)

Speciation and Reticulate Evolution: Case Studies of Horizontal Gene
Transfer, Hybridization and Viral Evolution (vedė Michael Arnold)

1st International Summer School on Evolution (pirmoji doktorantų evoliucijos
teorijos vasaros mokykla). Lisabona, Portugalija (2013.07.15-19). Dalyvauta
kursuose:

Issues in Macroevolutionary Theory (vedė Derek Turner)

Hierarchy Theory of Evolution (vedė Ilya Tëmkin)

On the Evo-Devo of Body Plans (vedė Frietson Galis)

Dalyvavimas tarptautiniuose projektuose:

IGCP 591: The Early to Middle Paleozoic Revolution (2011 - dabar)

IGCP 596: Climate Change and Biodiversity patterns in the Mid-Palaeozoic
(2013 - dabar)

Mokslinių darbų sąrašas

Straipsniai ISI WOS žurnaluose:

Spiridonov A., A. Brazauskas. 2014. Comparative analysis of ontoge-
nies and ecomorphology of the “Ozarkodina remscheiden-
sis” (Conodonta:Ozarkodinida) species group in upper Ludlow and Pridoli of
Lithuania. *Paleontological Journal*, 48(10): 1-11 p.

Radzevičius, S., **Spiridonov, A.**, & Brazauskas, A. 2014. Integrated
middle–upper Homerian (Silurian) stratigraphy of the Viduklė-61 well, Lithu-
ania. *GFF: Journal of the Geological Society of Sweden*, 136(1): 218-222 pp.

Spiridonov A., Brazauskas A., Radzevičius S. *in review*. Dynamics of abundance of the Mid- to Late Pridoli conodonts from the Eastern part of the Silurian Baltic Basin: multifractals, state shifts, and oscillations. *American Journal of Science*

Spiridonov A., Brazauskas A., Radzevičius S. *in review*. The role of temporal abundance structure, and habitat preferences in the survival of conodonts during the Mid- Early Silurian Ireviken mass extinction event. *PLoS ONE*

Radzevičius S., **Spiridonov A.**, Brazauskas A., Norkus A., Meidla T., Ainsa L. *in press*. Upper Wenlock $\delta^{13}\text{C}$ chemostratigraphy, conodont biostratigraphy and palaeoecological dynamics in the Ledai-179 drill core (Eastern Lithuania). *Estonian Journal of Earth Sciences*

Knygų skyriai:

Radzevičius, S., **Spiridonov, A.**, & Brazauskas, A. 2014. Application of Wavelets to the Cyclostratigraphy of the Upper Homerian (Silurian) Gėluva Regional Stage in the Viduklė-61 Deep Well (Western Lithuania). In: Rocha, R., Pais, J., Kullberg, J.C., Finney, S. (Eds.). *STRATI 2013: First International Congress on Stratigraphy. At the cutting edge of Stratigraphy*. Heidelberg, Springer International Publishing. 437-440 pp.

Straipsnis LMT patvirtintose DB registruotame žurnale:

Kojelė A., Radzevičius S., **Spiridonov A.**, Brazauskas A. 2014. Gėluvos regioninio aukšto (viršutinis homeris, silūras) ribos stratotipas. *Geologijos akiračiai*, Nr. 1, p. 10-21

Mokslinių knygų apžvalgos:

Spiridonov A., 2012. Paleontologija, evoliucija ir paleobiologinė revoliucija [„Sepkoski, D., & Ruse, M. (Eds.). (2009). The paleobiological revolution: essays on the growth of modern paleontology. University of Chicago Press. 584 p.“ apžvalga] . *Geologijos akiračiai*, No 3, 15-23 p.

Spiridonov A., 2013. Review of “Pfennig, D. W. and K.S. Pfennig. 2012. Evolution's Wedge: Competition and the Origins of Diversity. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, CA, 320 p.”. *Priscum: Newsletter of the Paleontological Society*. 20(2): 22-23 p.

Disertacijos tyrimų rezultatai pristatyti šiose konferencijose, simpoziumuose ir kongresuose:

Spiridonov A., A. Brazauskas. 2011. Morphometric Study of Pa Elements of the Ozarkodina eosteinhornensis s. l. Walliser, 1964 (Conodonta:Ozarkodinida) in the Pridolian Strata of Lithuania. In O. Lebedev and A. Ivanov edit. Paleozoic Early Vertebrates: II International Obruchev Symposium. Saint Petersburg, 42 – 43 p [žodinis pranešimas]

Spiridonov A. and A. Brazauskas. 2012. Patterns of conodont extinction selectivity during Ireviken event (Lower Silurian), example from Eastern Baltic basin. EGU-2012 abstracts. 1 p. [stendinis pranešimas]

Spiridonov A., and A. Brazauskas. 2012. Testing for correlation between abundances of conodonts and environmental time series in Pridolian strata of Lithuania. ISEC-2012 abstracts. 100 p. [stendinis pranešimas]

Spiridonov, A. 2012. Kollichestvennaya biostratigrafiya venloka (silur) Litvy po konodontam. Paleozoi Rossii: regional'naya stratigrafiya, paleontologiya, geo- i biosobytiya. Materialy III Vserossiiskogo soveshchaniya "Verhnii paleozoi Rossii: regional'naya stratigrafiya, paleontologiya, geo- i biosobytiya" [rusų kalba]. 211-213 p. [stendinis pranešimas]

Spiridonov, A. 2013. Studies of macroevolution and macroecology of conodonts in the Lithuanian part of Silurian Baltic Basin. 1st International Winter School on Evolution, abstracts. 1 p. **[stendinis pranešimas]**

Spiridonov, A., Brazauskas, A., & Radzevičius, S. 2013. Integrated upper Homerian (Silurian) biostratigraphy and chemostratigraphy of the Viduklė-61 well, Lithuania. In A. Lindskog & K. mehlquist (eds.): *Proceedings of the 3rd IGCP 591 Annual Meeting - Lund, Sweden, 9–19 June 2013*, 301-302 p. **[stendinis pranešimas]**

Radzevičius S., **Spiridonov A.**, Brazauskas A. 2013. Application of Wavelets in cyclostratigraphy of the Gėluva regional stage (Upper Homerian: Silurian) in the Viduklė-61 deep well (Western Lithuania). *Ciencias de Terra*, Volume Especial, 7: 77 – 78 p. **[stendinis pranešimas]**

Spiridonov, A., Brazauskas, A., and Radzevičius, S.. 2014. Conodont communities as complex dynamical systems – multifractals, critical transitions, and oscillations in the fossil record of the mid- to late Pridoli conodonts. In: Bauert H., Hints O., Meidla T. & Männik P. *4th Annual Meeting of IGCP 591 The Early to Middle Paleozoic Revolution Estonia, 10-19 June 2014: Abstracts & Field Guide. Tartu, University of Tartu*. 85 p. **[žodinis pranešimas]**

Radzevičius, S., Norkus A., Meidla T., Ainsaar L., **Spiridonov A.**, and Brazauskas A. 2014. Preliminary report on the Upper Wenlock $\delta^{13}\text{C}$ excursion in the Ledai-179 drill core (Eastern Lithuania). In: Bauert H., Hints O., Meidla T. & Männik P. *4th Annual Meeting of IGCP 591 The Early to Middle Paleozoic Revolution Estonia, 10-19 June 2014: Abstracts & Field Guide. Tartu, University of Tartu*. 77 p. **[stendinis pranešimas]**

Radzevičius S., **Spiridonov A.**, Rimkus A., Meidla T., Ainsaar L., Brazauskas A., Dankina D. 2014. Integrated $\delta^{13}\text{C}$ isotope and graptolite stratigraphy of Upper Wenlock and Lower Ludlow of the Vilkiškis-134 core, Lithuania. *The 9th Baltic Stratigraphical Conference, 8–9 September 2014, Lithuania*. 32-33 p. **[stendinis pranešimas]**

Spiridonov A., Brazauskas A., Radzevičius S. 2014. Determinants of conodont survival during the Early Sheinwoodian Ireviken extinction event. The 9th Baltic Stratigraphical Conference, 8–9 September 2014, Lithuania. 37 p.
[žodinis pranešimas]