Forslag til videre læsning:

Alunskiferens trilobitfauna er beskrevet af mange forfattere gennem tiden. Hovedværkerne er:

Mellem Kambrium:

Grönwall, K.A., 1902: Bornholms Paradoxideslag og deres fauna. DGU 2 rk 13. 230 sider. 5 tavler.

Westergård, A.H., 1946: Agnostidea of the Middle Cambrian of Sweden. Sveriges geologiska Undersökning ser. C 477. 140 sider., 16 tavler.

Westergård, A.H., 1948-53: Non-agnostidian trilobites of the Middle Cambrian of Sweden. I, II, III. Sveriges geologiska Undersökning ser. C 498 (1948, 33 sider, 4 tavler), 511 (1950, 57 sider, 8 tavler), 526 (1953, 59 sider, 8 tavler).

Øvre Kambrium:

Westergård, A.H., 1922: Sveriges Olenidskiffer. Sveriges geologiska Undersökning ser. Ca 18. 205 sider, 16 tavler.

Henningsmoen, G., 1957: The trilobite Family Olenidae. Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo. I. Mat.-Naturv. Klasse no. 1. 303 sider, 31 tavler.

Det understreges at disse bøger benytter sig af et meget teknisk fag- sprog (tilmed ofte på engelsk), og for at få udbytte af teksten er det en forudsætning, at terminologien for trilobiters morfologi beherskes. Men selvfølgelig er der også mange afbildninger af trilobiter i de anførte værker.

VARV

NR 1 BLADET MED DE ÆLDSTE NYHEDER 1996

TEMAHÆFTE.

ILTSVIND, SORT SLAM OG TRILOBITER

ISSN 0105-6301 1996-25-06

Forsidebillede: Øvre kambrisk antrakonit-konkretion fra Vestergötland. Dens specielle form skyldes tilførsel af ilt til aflejringsmiljøet, hvorved svovlforbindelser i mudderet omkring konkretionen blev til syre, der opløste dens ydre dele. Åbenbart fjernedes mudderet omkring konkretionen, der til sidst væltede. Mere normale antrakonit-konkretioner ses på fig.5 (øverst).

Forfatteren til artiklen i dette nummer kan kontaktes på adressen:

Arne Thorshøj Nielsen: Geologisk Museum, Øster Voldgade 5-7, 1350 København K.

----------VARV----------

VARV er udgivet med støtte fra Kulturministeriets bevilling til almenkulturelle tidsskrifter.

Adresse: Tidsskriftet VARV, Geologisk Institut, Øster Voldgade 10, 1350-København K

Telefon: 35 32 24 00, Geologisk Institut, København

Redaktion: Asger Berthelsen,Bjørn Buchardt, Henrik Fougt, Bjørn Hageskov, Jens Konnerup-Madsen, Steen Mølgaard, Michael Pedersen og Svend Pedersen (ansvarshavende)

Bestyrelse: Asger Berthelsen, Valdemar Poulsen, Bjørn Hageskov og Svend Pedersen.

Lay-out: Bjørn Hageskov og Svend Pedersen

Repro og tryk: Levison+Johnsen+Johnsen a/s, København

VARV udkommer fire gange årligt. Prisen er 100 kr i abonnement for 1996. Abonnement kan tegnes ved at indsende beløbet til VARV, postgiro 9 06 88 80, eller 100 SEK til VARV's svenske postgirokonto: 4388-5, eller 100 NOK til VARV's norske postgiro: 0806 1923234.

Adresseændringer bedes meddelt VARV!

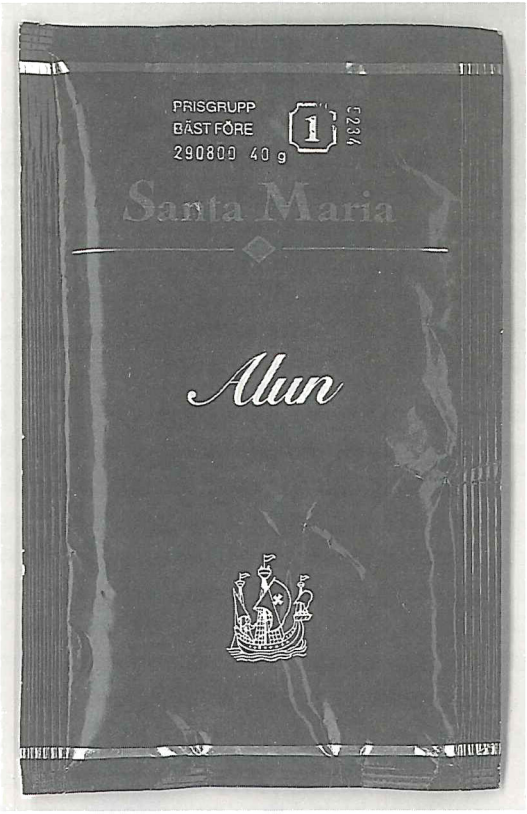
© 1996 VARV. Eftertryk af tekst og billeder kan kun ske efter aftale.

Hvis de rette spørgsmål kan stilles i forbindelse med den fortsatte undersøgelse af den sorte Alunskifer, så kan vi forhåbentligt engang i fremtiden få slået en knude på nogle af de mange løse ender om havniveauændringer, globale klima- og iltskift med mere i Kambrium. Disse emner er af største vigtighed for forståelsen ikke alene af nutiden, men også fortiden. Og hvem ved, måske viser det sig endda, at studiet af fortidens miljøer kan være nøglen til en forståelse af naturens opførsel i verden af i dag.

Undervejs i denne artikel er der hentydet en del til nutidens problemer med iltsvind i havene omkring Danmark, der måske - og måske ikke - relaterer til menneskeskabt forurening. Midt i al beklagelsen over nutidens iltsvind skal det dog ikke glemmes, at menneskeheden også har meget at takke iltfattige havmiljøer for. Her aflejredes nemlig store mængder sorte skifre, der senere har produceret enorme mængder af olie og gas. Ikke mindst grundet denne nytteværdi påkalder sorte skifre sig interesse som forskningsobjekt. Alunskiferen var også oprindeligt en overordentlig god kildebjergart for olie og gas, men i hele det sydskandinaviske område har den været opvarmet for meget i forbindelse med begravelse under tykke overliggende lag, så dens økonomiske potentiale er fortid, i hvert fald hvad angår olie og gas.

De omtalte nye tolkninger af Alunskiferens aflejringsmiljø er resultatet af en fælles indsats gennem en længere årrække af forskere og studerende ved Geologisk Institut og Geologisk Museum, Københavns Universitet, bl.a. omfattende Bjørn Buchardt og Niels Schovsbo foruden nærværende forfatter. Mange af resultaterne er så nye, at de endnu ikke er trykt i videnskabelige tidsskrifter.

lig fra kolde havstrømme, der dannes ved de nedisede poler; så uden is, ingen iltrige, kolde, dybe havstrømme. Sammenfaldet mellem fald i havniveauet (vand bundet i is) og bedre iltforhold i havet i Øvre Kambrium er derfor påfaldende. Men måske er der helt andre sammenhænge, eksempelvis omlægninger af havstrømme eller klimaskift som følge af kontinentdrift; for at afsløre dette må, at der foretages sammenligninger med forholdene på andre kontinenter i samme tidsrum.



Figur 21: Alunskiferen blev tidligere anvendt som råstof til alunfremstilling -deraf navnet. Alun (kalium-aluminium-sulfat) blev bl.a. anvendt til lim, bejdsning og farvning af tekstiler. I Sverige anvendes alun stadig til fremstilling af saltagurker. Skulle nogen være fristet lyder opskriften: 1 spiseskefuld alun til 2 kg agurker i en lage på 3-4 liter (bland alunen i varmt vand). God appetit !

Iltmangel, sort slam og trilobiter
- en kambrisk cocktail

Arne Thorshøj Nielsen

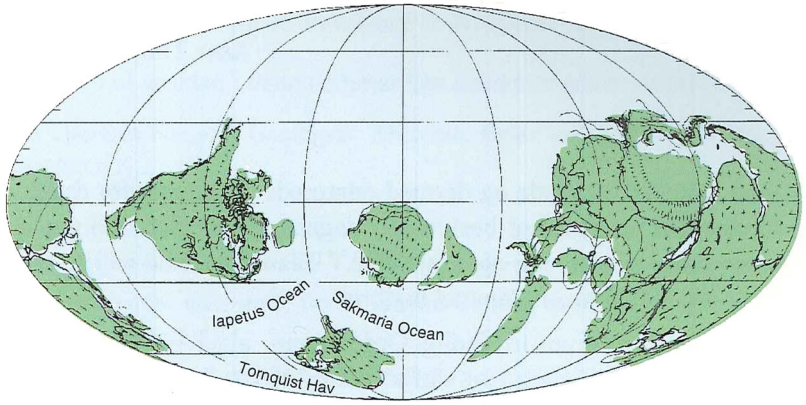
Iltsvind i danske farvande og dermed relaterede problemer for dyrelivet på havbunden ses jævnligt beskrevet i dagens aviser. Set med geologiske øjne hører emnet dog også hjemme i 'Bladet med de ældste nyheder', for det er faktisk en gammel historie.

Fra Mellem Kambrium til Tidlig Ordovicium, altså igennem små 30 millioner år, aflejredes en sort skifer, Alunskiferen, hen over det meste af Skandinavien og Østersøområdet. Denne skifer ses bl.a. på Sydbornholm (Varv 1988,2 og 3). Den sorte farve skyldes et højt indhold af let forkullet organisk materiale. Det er derfor nærliggende at antage, at der var meget lidt ilt til stede på havbunden, da skiferen aflejredes, ellers var dette organiske materiale jo blevet omsat. Tilmed er dele af skiferen rig på fint fordelt pyrit (svovlkis), hvilket også tyder på iltmangel i aflejringsmiljøet. Alligevel ses en rig omend artsfattig trilobitfauna i mange niveauer af skiferen, hvilket ikke umiddelbart harmonerer med denne konklusion. Dette paradoks er emnet for artiklen, der indledningsvis skitserer de kambriske aflejringsforhold i Skandinavien.

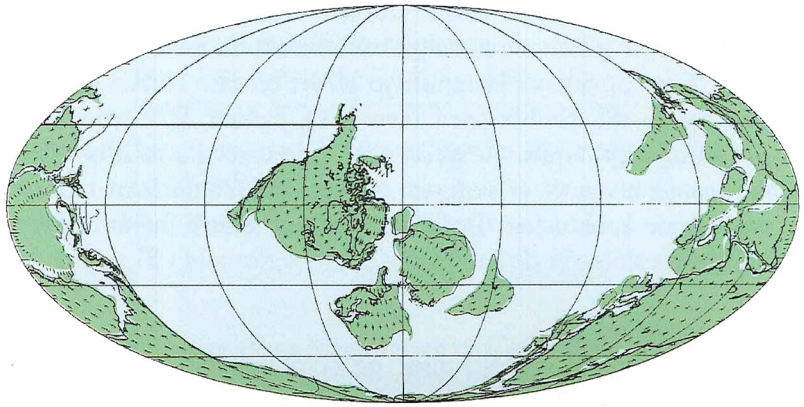
Kambriums geografi

Kontinentdrift, bjergkædefoldninger og oceanbundsspredning har ændret jordklodens overflade markant siden Kambrium. Det er den generelle antagelse, at et stort kontinent bestående af Nordamerika, Sibirien og den Baltisk-Russiske plade splittede op i Sen Prækambrium (figur 1, nederst), således at der ved indgangen til Kambrium var oceaner imellem disse plader. Den Baltisk-Russiske plade lå på dette tidspunkt på høje sydlige breddegrader, adskilt fra et kæmpekontinent, Gondwana, af et såkaldt Tornquist Hav. Gondwana bestod bl.a. af Afrika, Sydamerika, Indien, Syd- og Nordkina, Antarktis, samt Australien, for ba-

re at nævne de største plader. Dette kolossale kontinent strakte sig henover Sydpolen og op over Ækvator.



Sen Kambrium



Sen Prækambrium

Figur 1: Pladerekonstruktioner for Sen Prækambrium og Sen Kambrium. Mod slutningen af Prækambrium var et kontinent bestående af Nordamerika, Sibirien, Kazakhstan og den Baltisk-Russiske plade under opsplitning, og i løbet af Kambrium dannedes oceaner mellem disse kontinentplader. I sidste del af Kambrium lå den Baltisk-Russiske plade isoleret på høje sydlige breddegrader. (Modificeret efter Scotese & McKerrow, 1990).

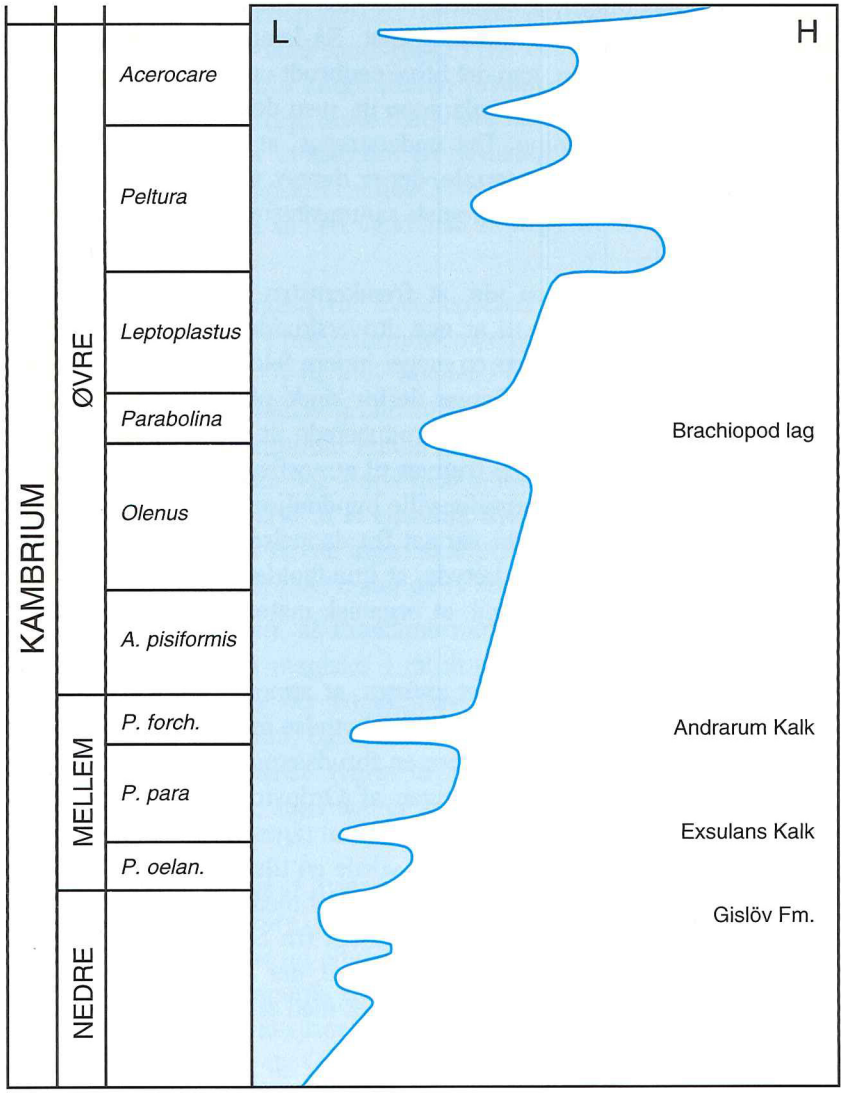
Den kambriske historie kan altså sammenfattes nogenlunde sådan her (figur 20):

Havet steg ved indgangen til Kambrium. Allerede i tidlig Kambrium blev det meste af den Baltisk-Russiske plade oversvømmet, med undtagelse af et lille hjørne land i det nordligste Finland, og måske også dele af Ukraine. Dette bevirkede, at der næsten blev 'lukket af' for sedimenttilførsel til det lavvandede hav. Havniveauet fluktuerede lidt og faldt i sidste del af Tidlig Kambrium; herved dannedes kalk i det vestlige område (Skåne-Oslo), og der opstod et stort hul i lagserien i det dengang højereliggende centrale Østersøområde.

En større havniveaustigning ind i Mellem Kambrium betød, at Alunskifer så småt aflejredes henover Sydskandinavien, samtidig med at silt- og sandsten afsattes på lavere vand længere inde på platformen. Et par forholdsvis kortvarige havniveaufald ind imellem førte igen til kalkaflejring i det vestlige område (Exsulans- og Andrarum Kalk), og erosion på de højere liggende centrale dele af platformen. Agnostiderne tilpassede sig som en af de første kalkskallede grupper til dysoxiske forhold og havde på globalt plan stor succes.

Ind i Sen Kambrium steg havet yderligere, og olenider opstod. Disse var endnu bedre end agnostider til at klare dysoxiske forhold, og de overtog i vid udstrækning disses økologiske niche. Efter et fald i havniveauet i midten af Sen Kambrium, hvor bl.a. brachiopoder (*Orusia*) pludselig optræder mange steder i store mængder, steg havet til et maximum; her opnåede pelagiske olenider en meget stor udbredelse. Mod slutningen af Kambrium skete et par fald i havniveauet - og der kendes næsten ikke aflejringer fra denne del af Kambrium på den centrale del af platformen, sandsynligvis grundet bølgeerosion.

Kemiske analyser antyder, at iltindholdet generelt steg i forbindelse med de sidste havniveaufald uden at falde igen. Dette gælder også for Nedre Ordovicium, hvor både litho- og biofacies indikerer et endog meget højt havniveau, men kemien af skifrene antyder bedre iltforhold ved bunden end igennem det meste af Øvre Kambrium. Denne observation er endnu ikke tilfredsstillende forklaret. Men måske forholder det sig sådan, at havniveaufaldene signalerer istider, der på samme tid bandt vand og gav bedre iltede oceaner. I nutiden iltes oceanerne nem-



Figur 20: Rekonstrueret overordnet havniveaukurve for Kambrium i Skandinavien. Bag betegnelsen 'overordnet' ligger det forhold, at kurven er et gennemsnit for de enkelte biozoner. Kortvarende, men måske betydelige havniveauændringer kan godt mangle. Fremtidig forskning vil utvivlsomt tilføje flere detaljer. **L** *og* **H** *angiver henholdsvis lavt og højt havniveau.*

Den Baltisk-Russiske plade havde igennem flere hundrede millioner år i Sen Prækambrium været udsat for erosion. Tilmed var der på dette tidspunkt ingen landplanter, og erosive processer må derfor formodes at have virket hurtigere end i nutiden. Ved indgangen til Kambrium for ca. 540 millioner år siden var kontinentet derfor næsten totalt peneplaniseret, d.v.s. helt fladt.

Grundet høj pladetektonisk aktivitet steg verdenshavene langsomt i løbet af Kambrium; ved oceanbundsspredning dannes undersøiske vulkanske bjergrygge ('midtoceanrygge'), der optager volumen, med det resultat at havet stiger. Det stigende havniveau betød, at den Baltisk-Russiske plade gradvist blev oversvømmet. Stigningen i det overordnede havniveau vedblev helt frem til et stykke ind i Tidlig Ordovicium. På dette tidspunkt skete en omlægning i spredningsmønstret af plader, og det generelle havniveau faldt igen, men dette er en anden historie, som må gemmes til en senere Varv artikel.

Det skal bemærkes, at selv om havniveauet overordnet steg op gennem Kambrium, så er der tale om en gennemsnitsbetragtning, og der forekom i perioden gentagne ændringer af havniveauet - både op og ned.

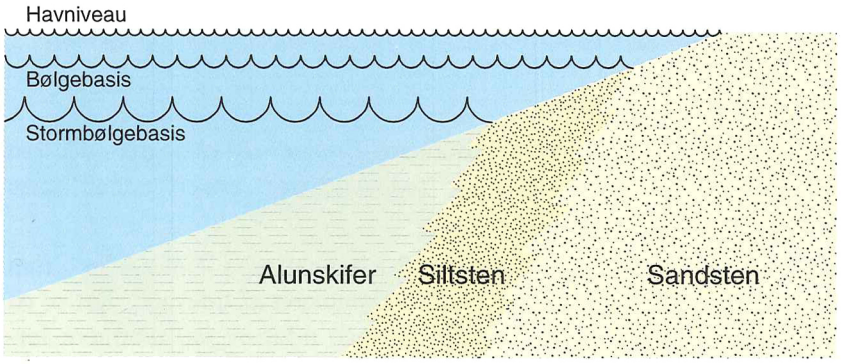
Kambriske lithofacies

Bag den tekniske betegnelse 'lithofacies' gemmer sig et begreb, der kan fordanskes til noget i retning af 'sedimenttyper', underforstået: deres fordeling hen over kontinentpladen.

Havets overskylning af den Baltisk-Russiske plade i Tidlig Kambrium betød, at der opstod en bred kystzone domineret af tidevand. Det er en almindeligt accepteret antagelse, at Månen tidligere var nærmere Jorden, og det må nødvendigvis betyde, at tidevandet førhen var kraftigere. Kombineret med det peneplaniserede Baltisk-Russiske kontinents fladhed betød dette, at den kambriske tidevandszone blev meget bred. Den domineredes af sand, der omlejredes igen og igen og derfor efterhånden blev til nærmest rent kvartssand, da dette mineral er det sværest nedbrydelige. En permanent aflejring af sandet - og altså dermed en bevarelse for eftertiden - skete hovedsageligt i forbindelse med små havniveaustigninger. Fra Bornholm-Skåne kendes denne sandsten under betegnelsen Hardeberga Sandsten (se Varv 1988,2 og 3).

Efterhånden som havet steg, flyttede tidevandsbæltet naturligvis ind over pladen, og på lidt dybere vand afsattes mere finkornet sediment, d.v.s. silt og på endnu dybere vand mudder og lerslam (figur 2). Fra Bornholms Nedre Kambrium kendes f.eks. en grøn-grålig siltsten, der går under betegnelsen 'Grønne Skifre' (se Varv 1988,2 og 3). Denne siltsten blev aflejret på lidt dybere vand end Hardeberga Sandstenen, men aflejringsmiljøet var til dels stadig påvirket af bølgers omrøring af bunden, d.v.s. havdybden var under 50 meter. Figur 3 viser eksempler på kambriske lithofacies.

På det tidspunkt, hvor den 'Grønne Skifer' blev aflejret på Bornholm, synes havet allerede at have overskyllet det meste af den Baltisk-Russiske plade; nedre kambrisk sandsten kendes helt ind til Estland og det østlige Rusland. Her er vi tæt på at kunne få et mål for, hvor fladt det peneplaniserede Baltisk-Russiske kontinent var: Øjensynligt var reliefforskellen mellem Skåne-Bornholm og Estland mindre end 50 meter!



Figur 2: Simplificeret model for lithofacies dybdefordelingen på den Baltisk-Russiske plade i Kambrium (ved stigende havniveau). På lavest vand nærmest kysten aflejredes sand. Under normal bølgebasis, d.v.s. ind til knapt 10 m vand, aflejredes overvejende siltsten og finsandsten. Under stormbølgebasis, antageligt svarende til 40-50 m's dybde, aflejredes mudder og ler (Alunskifer). Oftest var der ingen permanent aflejring lige over stormbølgebasis, resulterende i huller i lagserien på dette sted. Der opstod også huller i lagserien når havniveauet faldt, idet bølgebasis dermed sænkedes, hvilket medførte erosion af det allerede afsatte slam.

lys. Når det dør, begynder det at synke mod bunden, men da plankton er meget småt, sker dette kun langsomt. Så længe det døde plankton befinder sig i vandsøjlen, kan det blive nedbrudt under forbrug af ilt.
Det indebærer, at nok danner plankton ilt, men det forbruger så sandelig også ilt på nedbrydning. Det understreges, at der kun bliver ilt til overs, når det organiske materiale, der er dannet ved fotosyntese, tages ud af kredsløbet, hvilket i geologisk sammenhæng betyder indlejring i sedimentpakken.

Forskere har opkastet den ide, at fremkomsten af dyr, der lever af plankton, kunne medvirke til at øge iltoverskuddet, fordi dyrs ekskrementer grundet størrelsen har en meget højere faldhastighed end planktonet selv. Ekskrementerne fjerner derfor 'dødt' plankton fra iltzonen i havets overflade, så mere af den producerede ilt i hvert fald i teorien bliver til overs og bl.a. kunne frigives til atmosfæren, samt selvfølgelig ilte verdenshavene. Men samtidig ville bundmiljøet altså tilføres ekstra organisk materiale, så scenen var sat for dannelsen af sorte skifre. Og dannelsen af sorte skifre må betyde, at iltindholdet i jordens atmosfære og oceaner samtidig steg, p.g.a. at organisk materiale blev taget ud af kredsløbet.

Som en sidebemærkning kan det anføres, at atmosfærens ilt medvirker til opbygning af et ozonlag, der yder beskyttelse mod solens ultraviolette stråler. Et ozonlag synes at være en forudsætning for liv på landjorden. Landplanter opstod i slutningen af Ordovicium, mens de første landlevende dyr stødte til i Devon. Dette kan tages som et fingerpeg på, at ozonlaget først på dette tidspunkt ydede en tilstrækkelig beskyttelse mod UV-stråler, hvilket passer ind i en model med en gradvis stigning i både oceanernes og atmosfærens iltindhold fra Sen Prækambrium og ind i Palæozoikum. Men der er de forskere, der mener, at dette er en oversimplificering, så hypotesen skal tages med et gran salt.

Havniveauændringer i Kambrium

Kombinationen af biofacies og lithofacies giver fingerpeg om ændringer i havniveauet i løbet af Kambrium. Som ovenfor nævnt kan det diskuteres, om biofacies udelukkende afspejler havdybden, men noget af denne tvivl er blevet fjernet via detaljerede kemiske undersøgelser, der i vid udstrækning peger i samme retning som den fossile fauna.

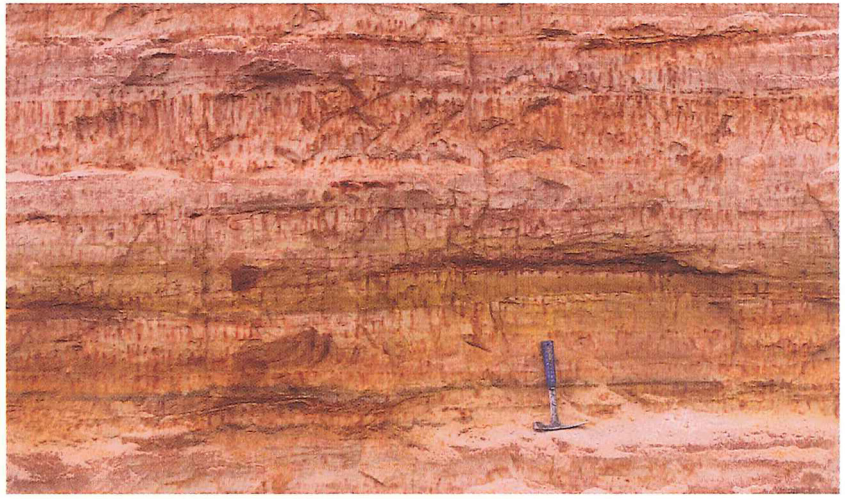
Den gennemsnitlige aflejringstakt for Alunskiferen var uhyre lav, og model nr. 2 er derfor ikke sandsynlig. Hvis der havde været en høj organisk produktion, ville Alunskiferen nemlig være blevet til en slags kulbjergart, fordi det organiske materiale ikke blev 'fortyndet' med sediment. Men hvis der er tale om en bevaringsmodel, hvorfor tilførtes der så ikke ilt til Alunskifermiljøet? Set med nutidens øjne burde der slet ikke mangle ilt på så lavt vand med så ringe en tilførsel af organisk materiale.

Ilt dannes ved fotosyntese; før livets opståen var der ikke fri ilt på Jorden. I løbet af Tidlig Prækambrium opstod fotosyntetiserende organismer, men den første fri ilt blev bundet i mineralreaktioner, bl.a. med jern. Først da de iltreaktive grundstoffer var fældet fra havvandet i første halvdel af Prækambrium kunne fri ilt forekomme - og begynde at diffundere op i atmosfæren. Først mod slutningen af Prækambrium var der så meget ilt i havene, at et egentligt dyreliv kunne eksistere - og de første, flercellede dyr havde ingen skaller, fuldstændigt som i nutidens meget iltfattige miljøer med under ca. 1 ml ilt pr. liter havvand.

Det har været fremført, at Prækambrium/Kambrium grænsen simpelthen signalerer, at den 'magiske' 1 ml ilt pr. liter havvand grænse passeredes: Pludselig skete der en eksplosion i antallet og diversiteten af kalkskallede organismer, og kalkskelet opstod uafhængigt i flere dyregrupper. Denne iltgrænse svarer til 1/10 af havenes og atmosfærens nuværende iltindhold, men der er selvfølgelig tale om en minimumsværdi.

Ideen om iltens styring af livets udvikling er nærliggende og finder støtte blandt mange forskere. Set i lyset heraf er det nærmest logisk, at der i Alunskiferhavet, kort tid efter Prækambrium/Kambrium grænsen, var langt mindre ilt i oceanerne end i nutiden. Og det passer faktisk meget godt med, at Kambrium rundt omkring i verden generelt er karakteriseret af sorte skifre - og Ordovicium og Silur med for den sags skyld, selv om de lidt senere sorte skifre typisk indeholder mindre organisk materiale end de kambriske.

Oceanernes videre iltforhold i løbet af Palæozoikum var endda muligvis knyttet til det højere livs udvikling. Det fotosyntetiserende og dermed iltdannende plankton lever i havets øvre vandmasser, hvor der er



Figur 3a: Mellem kambriske lithofacies. Sand med Skolithos gravegange aflejret på lavt vand i tidevandszonen. Sablino Formation ved Tosna Floden, St. Petersborg, Rusland.

Figur 3b: Mellem kambriske lithofacies. Siltsten aflejret på en anelse dybere vand end sandstenen i fig.3a. 'Tessini Sandsten', Nordlige Öland, Sverige. (B. Buchardt foto).

Figur 3c: Mellem kambriske lithofacies. Alunskifer aflejret på noget dybere vand. Laget centralt i billedet er Andrarum Kalk, der er en koldtvandskalksten, aflejret i forbindelse med en forholdsvis kortvarig sænkning af havniveauet. Læsø, Bornholm. (O. Larsen foto).

Den store udbredelse af havet er vigtig for forståelsen af de senere kambriske og ordoviciske lithofacies: I takt med at de flade landområder blev oversvømmet, indskrænkedes kildeområderne for sediment. Det forhold, at den Baltisk-Russiske plade lå isoleret fra andre kontinenter, betød også, at der heller ikke derfra kunne tilføres sand og ler. I fagsprog tales om, at det lavvandede hav var 'starved', d.v.s. 'udsultet', fordi det ikke modtog sediment. Selvfølgelig skete der i et vist omfang omlejring af sandet fra kystzonen, men generelt var sedimenttilførslen uhyre lille. En stor del af det meget finkornede materiale kan dog være enten vindtransporteret eller hidrøre fra vulkanske øer i de omkringliggende oceaner.

Grundet den lave sedimenttilførsel er lange tidsrum ikke repræsenteret i lagsøjlen. Dette er mest udpræget i overgangen mellem de forskellige lithofacies, særligt fra sand/silt- til mudderfacies. Denne faciesgrænse bestemtes af stormbølgebasis, der er den dybde, hvorunder selv de største bølger ikke længere påvirker havbunden. Under disse rolige

er almindelig. I lag aflejret under forhold med meget lidt eller ingen ilt på bunden forsvinder *Peltura* dog. Af denne grund tolkes *Peltura*-type trilobiter som nektobenthoniske (d.v.s. aktivt svømmende, men knyttet til bunden). *Ctenopyge* biofacies tolkes som et pelagisk 'samfund', men karakteristisk for forholdsvis dybt vand, såkaldt mesopelagisk. Mange arter af *Ctenopyge* har en meget stor geografisk udbredelse (flere arter kendes ligesom agnostider fra forskellige kontinenter), hvilket antyder et langt larvestadium. Igen kan dette træk ses som en sandsynlig tilpasning til levevis under vanskelige forhold.

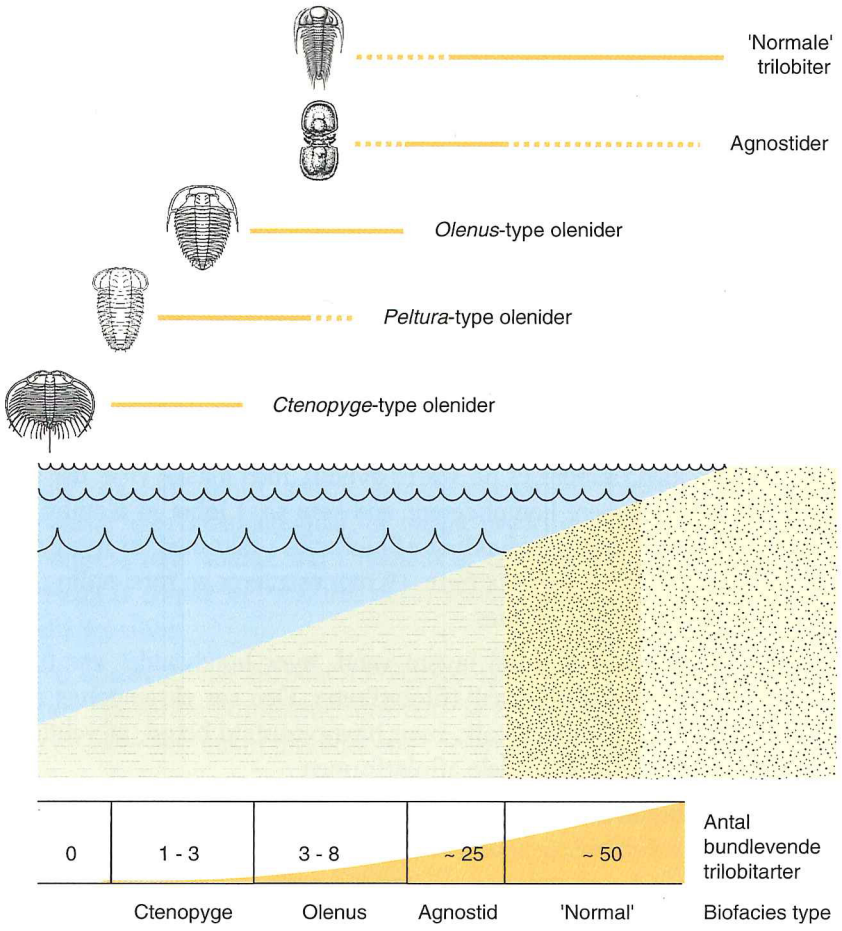
Tidlige iltforhold på Jorden

Som det fremgår, så er det vigtigt for tolkningen af trilobitfaunaen i Alunskiferen at skelne imellem dysoxiske og anoxiske forhold. Dette forklarer paradokset med bundlevende dyreliv i en sort skifer. I lyset af de nye undersøgelser kan denne skelnen virke logisk og ligetil, men Alunskiferens meget høje organiske indhold og fint fordelte svovlkis har hidtil, nærmest uden videre diskussion, været taget til indtægt for anoxiske eller endda euxiniske forhold under aflejringen.

Den nye erkendelse om iltforholdene i Alunskifermiljøet er i høj grad baseret på sammenligninger med nutidige iltfattige aflejringsmiljøer i oceanernes dyb. Dette bekræfter den geologiske læresætning: 'Nutiden er nøglen til forståelsen af fortiden'. Men nu er der jo som bekendt ingen regel uden undtagelser, og det gælder da også Alunskiferen. Det er nemlig, sammenlignet med nutidige forhold, meget underligt, at der opstod iltmangel lige under stormbølgebasis i det kambriske indhav. Stormbølgebasis svarede antageligt til i størrelsesordenen 50 meters havdybde, eller endda sandsynligvis lidt mindre, den kambriske havbunds fladhed taget i betragtning.

For at forstå dette problem er det nødvendigt kort at skitsere, hvordan iltfattige miljøer opstår. Her kan der let forsimplet skelnes mellem iltfattige miljøer forårsaget af, at der ikke tilføres ny ilt til erstatning for den, der bruges på forrådnelse (kaldes 'bevaringsmodel'), og miljøer, hvor der tilføres meget store mængder organisk materiale, hvis nedbrydning hurtigt forbruger den tilstedeværende ilt (kaldes 'organisk overbelastningsmodel').

er artsrigdommen lav og individrigdommen høj. I denne biofacies optræder også *Peltura*-type trilobiter, selv om gruppen er mere karakteristisk for *Ctenopyge* biofacies.



Figur 19: Oversigtsdiagram over fordelingen af trilobittyper i øvre kambriske biofacies.

4) *Ctenopyge* biofacies: Her ses ingen 'normale' trilobiter, kun meget sjældne *Olenus*-type trilobiter eller agnostider, hvorimod *Peltura* ofte

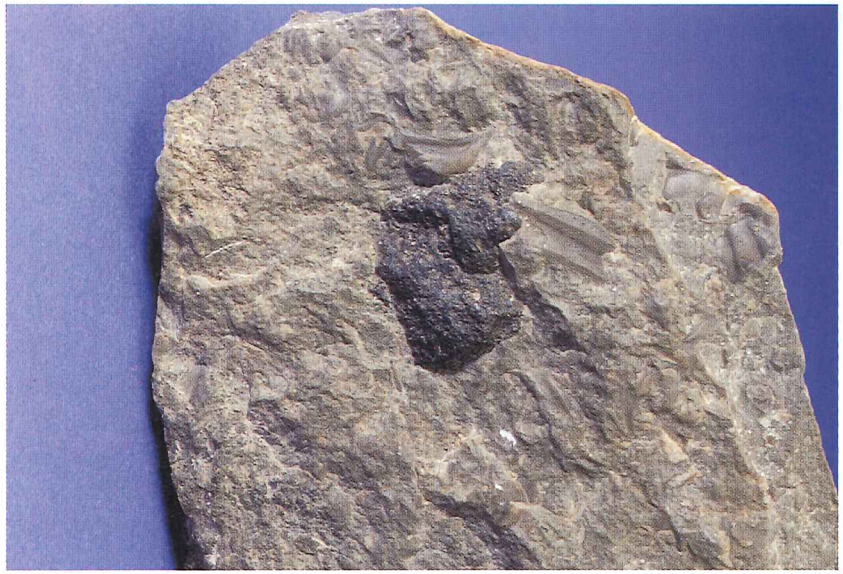
forhold kunne selv det fine lerslam aflejres. Men i den brede zone (havbunden var meget flad), hvor bølger af og til i forbindelse med storme påvirkede bunden, aflejredes stort set intet sediment permanent. Ved mindre sænkninger af havniveauet flyttedes bølgebasis også ned, hvilket førte til omrøring af det allerede afsatte slam, der genaflejredes på endnu større dybde. Derfor er den kambriske lagserie mest ukomplet i den centrale del af Østersøområdet og i det centrale Sverige (der dengang var højtliggende), og langt mere kontinuerlig i Skåne-Bornholm og Oslo områderne (hvor aflejringsdybden var større). Erosionen udlægges altså som submarin, og de mange huller i lagserien forudsætter ikke nødvendigvis en egentlig tørlægning. Dette er en ændret opfattelse i forhold til visse tidligere tolkninger.

Under bølgebasis, hvor der ikke længere tilførtes ilt fra atmosfæren ved bølgernes omrøring af vandmasserne, betød drysset af organisk materiale fra oven, at det meste af ilten blev brugt i forrådnelsesprocesser. Resultatet blev en permanent iltmangel under havbunden, og meget lidt ilt på selve bunden. Det organiske materiale omfatter både plankton og de dyr, der levede heraf, og som sank til bunden, når døden indtraf. Plankton er knyttet til de øvre vandmasser, hvor der er lys, hvilket er en forudsætning for fotosyntese.

Koldtvandskalksten

Ligesom i nutiden afsattes også i Kambrium kalkrev i varme egne af kloden - dengang dog ikke bestående af koraller eller mosdyr, de opstod nemlig først i Ordovicium. Men rev kendes ikke fra den Baltisk-Russiske plade, og forklaringen er, at vandet henover den sydligt beliggende kontinentplade var for koldt i Kambrium og det meste af Ordovicium til, at revdannende organismer kunne trives. I korte perioder, hvor havniveauet af ukendte årsager faldt kraftigt (unavngivne istider ?), aflejredes i stedet koldtvandskalkstene henover platformen. Koldtvandskalksten adskiller sig afgørende fra varmtvandskalksten på en række punkter; først og fremmest gør det sig gældende, at de aflejres uhyre langsomt, hvorimod kalkproduktionen i varmt vand er meget hurtig. I nutiden kan koraller vokse helt op til 50 cm om året; dog ligger gennemsnitlige akkumulationsrater af revkalk på i størrelses-

ordenen 0,5 til 5 cm om året. Det er muligt, at kambriske revbyggere var lidt mindre effektive.



Figur 4: Exsulans Kalk, Øleå, Bornholm. Denne 10-30 cm tykke koldtvandskalk kendes fra Skåne-Bornholm området; samtidige konglomerater findes bl.a. på Öland. Kalken er også konglomeratisk på Bornholm; den sorte klast på billedet er fosforitimprægneret Rispebjergsandsten. Der blev efter al sandsynlighed aflejret Alunskifer-slam før Exsulans Kalken på Bornholm, men dette mudder blev borteroderet ved havniveau- faldet, der førte til kalkens dannelse (sammenlign figur 2). O. B. Berthelsen foto.

Koldtvandskalk består af nedbrydningsprodukter fra kalkskallede organismer såsom brachiopoder, echinodermer, trilobiter m.v., og den gennemsnitlige aflejringstakt i Kambrium og Ordovicium var kun i størrelsesordenen 1-2 mm pr. 1000 år. Dette er ca. 1000 gange langsommere end moderne varmtvandskalk.

I forbindelse med kortvarige store fald i havniveauet i sen Tidlig Kambrium, et par gange i Mellem Kambrium, samt et par gange i Tidlig Ordovicium skete aflejring af sådan koldtvandskalksten, der kendes under navne som Exsulans Kalk (figur 4), Andrarum Kalk, Ceratopyge

må skallerne altså været blevet opløst endnu tidligere end i Mellemsverige. Ikke desto mindre er trilobiterne alligevel ofte bevarede som aftryk i den kompakterede skifer, hvilket er noget af et paradoks. Der er sikkert en god kemisk forklaring, men hvilken? Heller ikke dette svar kendes - endnu.

Uanset hvad, så gør det sig gældende, at fossilløse intervaller må tolkes med forsigtighed, da manglen på fossiler måske er 'snyd'. Detaljerede kemiske analyser kan sandsynligvis be- eller afkræfte, om de skånsk-bornholmske fossilløse Alunskifer intervaller repræsenterer anoxiske perioder. Foreløbige kemiske data antyder, at dette ikke er tilfældet, d.v.s. at det mistænkes, at skallerne er opløst.

Kambriske biofacies

De forskellige trilobittyper er uens fordelt i Alunskiferen og en række faunaselskaber (biofacies) kan defineres. Det er nærliggende at foreslå, at de forskellige biofacies afspejler iltforholdene ved bunden under aflejringen. Det er en foreløbig arbejdshypotese, at iltindholdet var knyttet til havdybden (mindre ilt på større dybde), men måske viser det sig, at forholdene var mere komplicerede end som så. I løbet af Kambrium skete naturligvis også en udvikling af biofacies i takt med, at nye typer af olenide trilobiter opstod, så figur 19 repræsenterer en forsimpling. Følgende biofacies kan skelnes:

1) 'Normal' trilobitfacies: På lavere vand, hvor bundvandet var fuldt iltet, levede en artsrig, 'normal' trilobitfauna. Den ses eksempelvis i de tynde indslag af koldtvandskalk, hvor havniveaufald betød, at veliltede facies bredte sig over store dele af platformen.

2) Agnostid biofacies: Hvor sortskiferfacies lige var begyndt, forekom 'almindelige' trilobiter og agnostide trilobiter typisk sammen. Alt tyder på, at iltindholdet godt nok var så lavt, at det afsatte organiske materiale ikke blev helt omsat, men noget ilt må der have været (øvre dysoxiske forhold). Faktisk levede der i miljøet en del trilobiter, som også er karakteristiske for den bedre iltede siltsten på lavere vand. Agnostid biofacies dominerer i Mellem Kambriums Alunskifer.

3) *Olenus* biofacies: Denne er karakteriseret af *Olenus*-type trilobiter, og der ses kun meget få 'almindelige' trilobiter og agnostider. Generelt

Fossilløse intervaller: fup eller fakta

Før fordelingen af de forskellige trilobittyper i Alunskiferen diskuteres, er det nødvendigt at knytte et par bemærkninger til trilobiternes overordnede optræden i formationen. Det er nemlig karakteristisk, at trilobiter er overordentlig hyppige i visse intervaller af skiferen og helt mangler i andre. Umiddelbart er det nærliggende at udlægge dette mønster som en simpel følgevirkning af vekslende anoxiske/dysoxiske forhold under aflejringen. I teorien ville sådanne variationer utvivlsomt have styret, hvor vidt en bundlevende fauna kunne eksistere eller ej.

Desværre er forklaringen næppe helt så enkel. Det er en observation af gammel dato, at trilobiter findes bevaret i både skifer og antrakonit i Skåne-Bornholm området, mens de andetsteds i Sverige kun optræder i antrakoniten. D.v.s. Skåne-Bornholm undtaget findes der stort set ingen fossiler i selve skiferen, ikke engang som aftryk. Men de må jo have været der, ellers ville de ikke findes i antrakonitkonkretionerne (der repræsenterer Alunskiferslam, bare med kalk mellem sedimentkornene). Dette viser at skallerne opløstes tidligt, hvorefter aftrykkene forsvandt, da lerslammet senere sammenpressedes. Denne tolkning bestyrkes af den omstændighed, at meget utydelige, helt flade aftryk af trilobiterne rent faktisk ind i mellem er til stede i skiferen i Sverige, men kun et trænet øje afslører deres tilstedeværelse, så skiferen fremtræder fossilløs.

Disse observationer afføder to vigtige spørgsmål: 1) Hvorfor denne forskel i bevaring områderne imellem - skyldes det en højere aflejringstakt i Skåne-Bornholm området end i Sverige i øvrigt? 2) Kan man stole på, at de fossilløse intervaller i Skåne-Bornholm også oprindeligt var fossilløse, eller er trilobiterne af uopklarede kemiske årsager blevet opløst på 'mellemsvensk maner' i disse niveauer? Svarene kendes ikke - endnu.

Der er også andre ejendommelige forskelle i bevaringsformen af trilobiterne imellem områderne. Overalt er de bevaret i relief indeni antrakoniten. Dette viser klart, at kalkudfældning begyndte før kompaktion af lerslammet, hvilket også er konkluderet ud fra andre forhold. Men i f.eks. Mellemsverige er trilobiternes skal flot bevaret i antrakoniten, mens der kun ses aftryk i Skåne-Bornholm områdets antrakonit. Her

Kalk o.s.v. Fælles for disse er at de udgøres af en grå, bænket, fossilrig kalk, og hver for sig er enhederne af ringe mægtighed, sjældent overstigende 1 m. Den lidt yngre, men vidt udbredte ordoviciske 'Orthoceratit kalk' er ligeledes en langsomt aflejret koldtvandskalksten. Revkalk begyndte først at dannes i slutningen af Mellem Ordovicium, hvor den Baltisk-Russiske plade grundet kontinentdrift havde bevæget sig ind i subtroperne.

Antrakonit

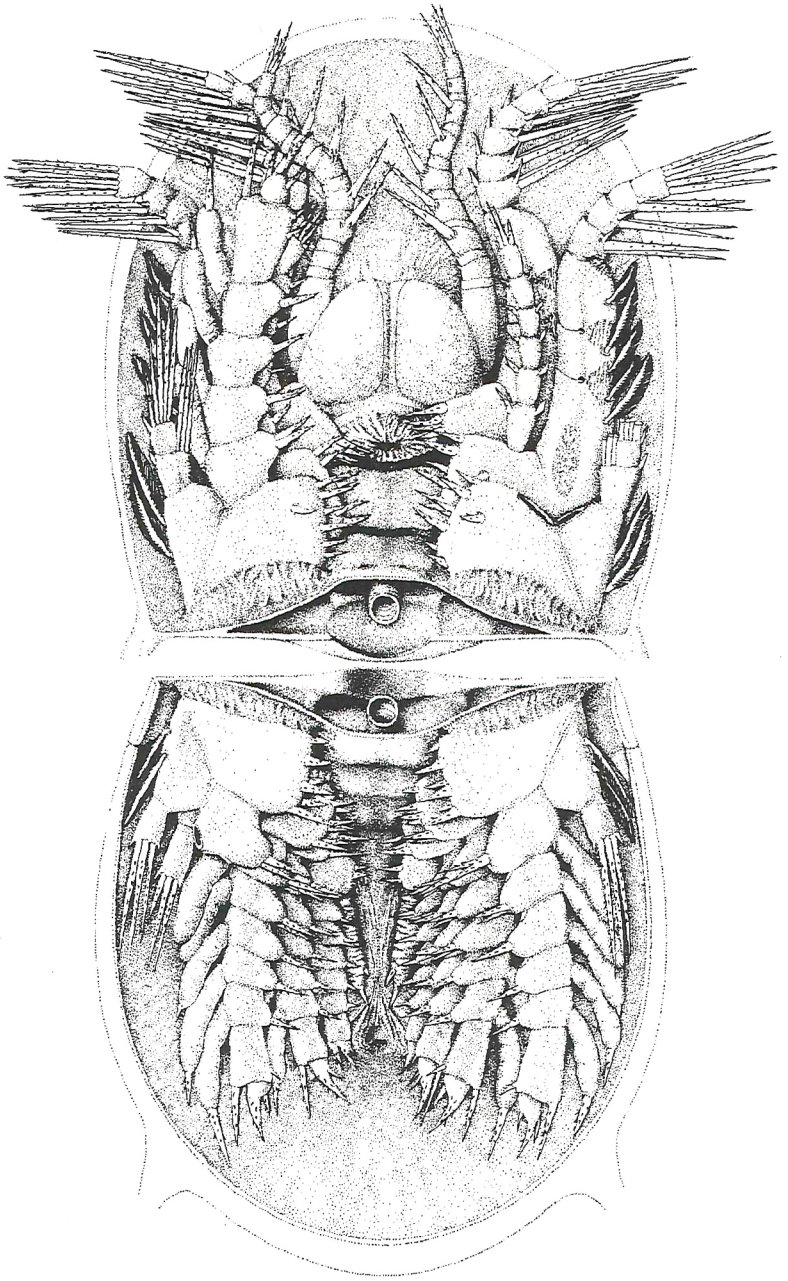
Foruden koldtvandskalk findes der en anden type kalksten i Alunskiferen, nemlig antrakonit (figur 5). Antrakonit, der er sort grundet sit indhold af organisk materiale, findes både som linser i skiferen og som mere sammenhængende lag. Denne kalktype er imidlertid ikke primær, d.v.s. dannet på havbunden som kalk. Der er tale om en sekundært dannet kalk (konkretioner), udfældet på et tidligt tidspunkt et lille stykke under havbunden ved afsætning af kalk i porerummene mellem ler- og siltpartiklerne.

Der er meget mere antrakonit i Alunskiferen i det centrale Sverige og på Öland end i Skåne-Bornholm-Oslo områderne. Mere kalk på lavere vand lyder som et normalt lithofacies mønster, men det forholder sig næppe sådan. Antrakonit blev som nævnt dannet ved kalkudfældning i sedimentet, efter al sandsynlighed i forbindelse med sedimentationsstop, uden at jeg i øvrigt vil gå i detaljer med den kemiske baggrund herfor. To faktorer synes at have betinget den større kalkmængde på lavere vand: dels har der måske været flere sedimentationsstop, eksempelvis som følge af mindre havniveaufluktuationer, dels har små sænkninger af bølgebasis medført fjernelse af slammet over kalkkonkretionerne, en erosion, der har stoppet ved oversiden af de hårdere kalkhorisonter (konkretionerne er ofte sammenvoksede og danner egentlige lag). Derved er der sket en opkoncentrering af kalkmængden i forhold til slammængden i den bevarede lagsøjle. I det centrale og østlige Sverige er flere antrakonitniveauer faktisk konglomeratiske, d.v.s. indeholder rullesten bestående af antrakonit. Dette er et vidnesbyrd om den til tider kraftige erosion.

Figur 5: Øvre kambrisk Alunskifer med isolerede antrakonitboller, Læsø, Bornholm (øverst), og med mange antrakonitlag, Västergötland, Sverige (nederst). Det ses at indholdet af antrakonit er langt højere i den mellemsvenske Alunskifer end på Bornholm. Antrakonitkonkretionerne dannedes nede i sedimentet lige under havbunden. Senere kompaktion har sammenpresset skiferen omkring de hårde kalkboller og -lag. Lagene på nederste foto består af sammenvoksede konkretioner. (O. Larsen og B. Buchardt foto).

Figur 18: Næsten helt eksemplar af Paradoxides, *Västergötland, Sverige. Bemærk: Foto er kun halv størrelse.*

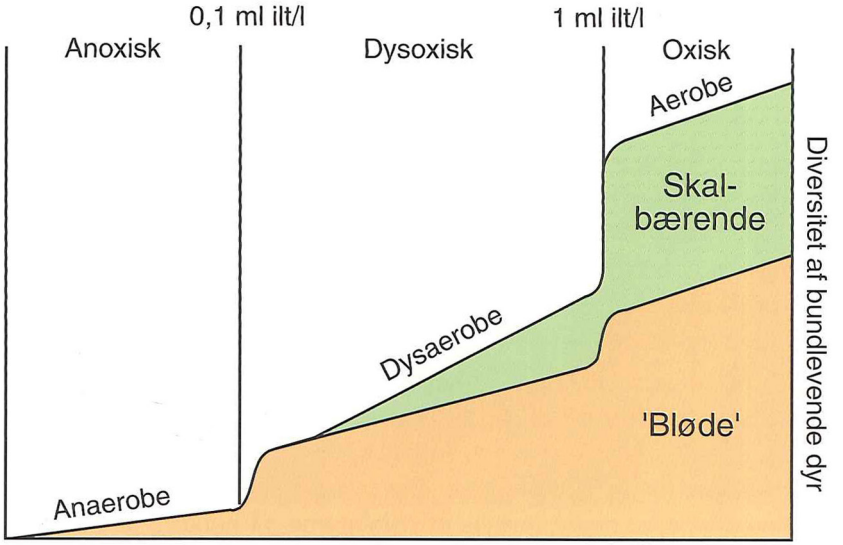
Figur 17 (s.28): Bløddele af Agnostus pisiformis, rekonstrueret ud fra enestående fund af fosfatiserede eksemplarer i antrakonit, Västergötland. Øverst hoved, nederst hale. Forskerne bag fundet konkluderede på baggrund af bløddelenes udformning, at Agnostus levede permanent sammenrullet -som musling eller ostracod. Efter Müller & Walossek, 1987).



Dyreliv i iltfattige havmiljøer

Igennem de sidste 25 år har der været forsket en del i det specielle dyreliv, der rent faktisk findes i iltfattige miljøer i nutidens have. Dette har dels interesse i forureningsdebatten, dels kan denne forskning også vise sig at være nøglen til en forståelse af den eksplosive udvikling i dyrelivet ved indgangen til Kambrium. Sidstnævnte aspekt diskuteres nedenfor.

I nutidens stabile iltfattige miljøer, der typisk er udviklet på kontinentalskrænten i oceanerne, ses en generel ændring af dyrelivet mod lavere diversitet (artsrigdom) med faldende ilt (figur 6). Ved forhold under ca. 1 ml ilt per liter havvand er kalkskallede dyr sjældne, og under ca. 0,1 ml ilt per liter havvand forsvinder stort set alt dyreliv på nær små orm.



Figur 6: Terminologi for iltbegrænsede miljøer. De omtrentlige iltgrænser 1,0 ml og 0,1 ml ilt pr. liter havvand skiller miljøer, der betegnes oxiske (fuld ilt), dysoxiske (nedsat ilt) og anoxiske (ingen ilt). Betegnelsen euxinisk benyttes for anoxiske miljøer med fri H_2S. Diversiteten af bundlevende dyr falder kraftigt med aftagende ilt; den viste model gælder for stabile iltbegrænsede miljøer. For biofacies i de forskellige miljøer anvendes ofte termerne dysaerobe, aerobe og anaerobe.

Dyrelivet i nutidens oceaner har haft meget lang tid til at udvikle sig i, samtidigt med at miljøforholdene har været forholdsvis stabile. Det må understreges, at den situation ikke er fuldt sammenlignelig med iltfattige shelfhave, hvor iltforholdene kan variere meget i løbet af korte tidsrum. Her kan alt liv slås ihjel ved kortvarige iltsvind - tænk bare på problemer i forbindelse med varme somre i Østersøen og Bælthavet. I geologiske aflejringer vil manglen på dyreliv fejlagtigt 'signalere' anoxiske forhold, selv om der måske var ilt til stede ved havbunden det meste af tiden, bare vekslende med korte iltfri perioder.

Ved studier af for eksempel jurassiske iltfattige shelfaflejringsmiljøer har diversitetsforskelle alligevel været anvendt som indikator for, hvor iltrigt bundmiljøet var, altså en slags 'invasionsindex'. Hyppige invasioner af bundlevende dyr i en sort skiferaflejring tyder på bedre iltforhold under aflejringen - og omvendt med få invasioner - så diversitetsforskelle kan alligevel i et vist omfang sammenlignes med dybhavets faldende diversitet med faldende ilt. 'Invasionsindexet' synes også brugbart i den kambriske Alunskifer.

I biologisk sammenhæng betegnes dyrearter, der er gode til hurtigt at sprede sig og overleve i ustabile miljøer, for opportunister (som f.eks. Agnostus *pisiformis,* figur 7). Opportunister har oftest en meget høj produktion af larver. Dette betyder en eksplosion i antallet af individer, når forholdene pludselig muliggør en overlevelse af ynglen. Dette rimer godt med de kambriske trilobiters mangfoldighed, men lave diversitet.

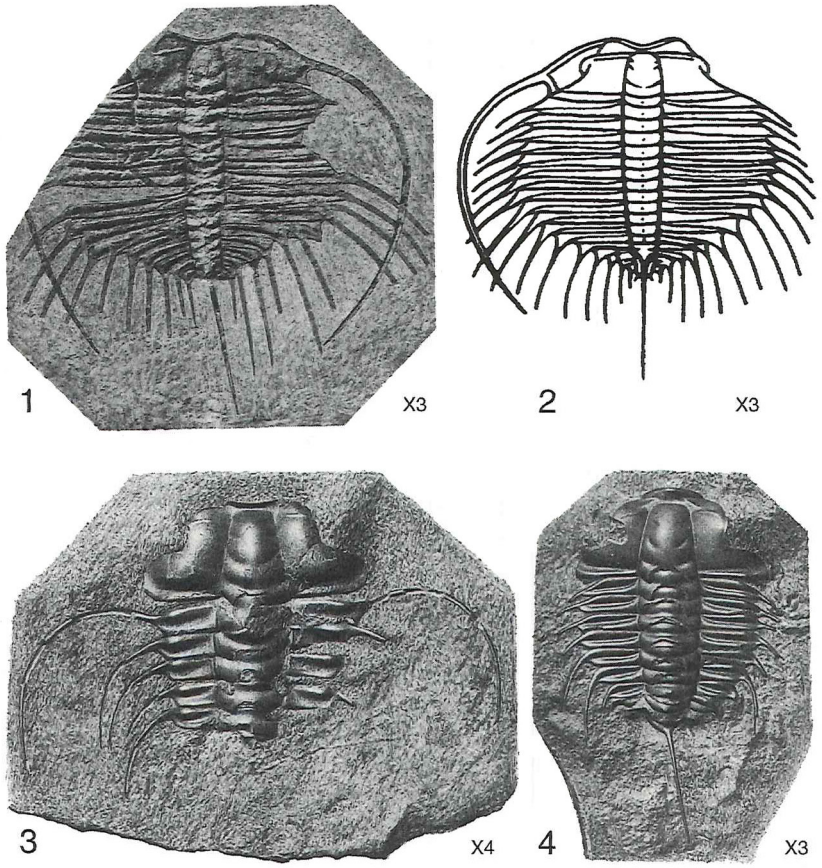
Endelig skal det bemærkes, at havbunden under dysoxiske forhold er forholdsvis fast, fordi den typisk er dækket af en bakteriemåtte. Dette er i hvert fald en generel regel i nutiden, og observationen er relevant for diskussionen af Alunskiferen. Det har nemlig været fremført som argument mod en mulig levevis af trilobiterne på bunden, at den simpelt hen var for blød og kunne sammenlignes med en vandmættet 'suppe' af sediment. I nutiden kendes en sådan bundtype fra euxiniske miljøer.

fund af eksemplarer med bevarede bløddele (figur 17) viste en meget høj grad af specialisering af bløddelene, og konklusionen var, at agnostider levede med sammenklappede skaller, altså som muslinger eller ostracoder (der er i øvrigt flere forskere, der betvivler, at agnostider er trilobiter; der kan være tale om beslægtede krebsdyr). Den sammenklappede tilværelse er årsagen til størrelsessammenfaldet mellem hoved- og haleskjold; sammenklapningen harmonerer ikke godt med en svømmende levevis. Dette sagt i tilknytning til, at de bevarede benpar ikke ser ud til at være tilpassede til svømning.

Agnostiders påståede pelagiske levemåde må derfor tages op til revision, og alternativt kan agnostider tolkes som bundlevende, tilpassede dysoxiske forhold. En vigtig tilpasning til sådanne levevilkår kunne have været en høj larveproduktion, evt. med forlænget larvestadium (trilobiter og beslægtede leddyrs larver var utvivlsomt pelagiske). En høj produktion af evt. længelevende larver ville indlysende være en fordelagtig tilpasning til overlevelse under vanskelige levevilkår; samtidig ville disse egenskaber give agnostiderne et stort potentiale for vid udbredelse. Det er påfaldende, at agnostider udviser stor mangfoldighed i områder, hvor sort-skiferfacies lige er begyndt, og at de typisk forekommer sammen med 'normale' bundlevende trilobiter, der må antages at have været forholdsvis iltkrævende. Kun et mindretal af arter forekommer sammen med olenide trilobiter, der som beskrevet ovenfor antages at have været mindre iltkrævende.

Øvrige trilobiter

Foruden agnostider og olenide trilobiter findes også en række andre trilobiter i Alunskiferen, først og fremmest i den mellem kambriske del. Disse trilobiter findes til dels også i det kambriske siltstensbælte, og det er nærliggende at opfatte dem som 'normale' bundlevende trilobiter, der blot var tolerante overfor nedsat iltindhold i bundvandet. Dette gælder eksempelvis for de store repræsentanter af slægten *Paradoxides*, der kunne blive op til omkring 30 cm lange (Fig. 18). Disse tyndaksede trilobiter må have været tilknyttet bunden, lige som en lang række andre trilobiter. I Øvre Kambriums Alunskifer findes f.eks. sjældne repræsentanter for slægten *Niobe (Niobella)*, der også kendes fra finkornede ordoviciske aflejringer, afsat under mere iltrige forhold.



Figur 16: Ctenopyge-*type olenide trilobiter. Disse slægter har stærkt hvælvet skelet, meget lange kindhorn, lange torne på kropsleddene, samt en usædvanlig tynd akse. 1-2:* Ctenopyge pecten *3:* Ctenopyge tumida *4:* Ctenopyge flagellifera. *(Fotos fra Westergaard, 1922, 1947; tegning fra Henningsmoen, 1957).*

Agnostide trilobiter

Agnostide trilobiter adskiller sig helt fra andre trilobiter ved at være blinde, kun have 2 kropssegmenter, og hoved og hale ligner hinanden meget - og er uden undtagelse altid parvis af samme størrelse. Nylige

Figur 7: Antrakonit med Agnostus pisiformis, *Øvre Kambrium, Västergötland, Sverige. De 2 fotos er af samme forstørrelse (6x), og viser forskellige lagflader i samme lag. Det ses, at den opnåede maksimumsstørrelse af skallerne er ensartet på samme lagflade (men forskellig fra flade til flade), hvilket antyder, at det fossile selskab repræsenterer een generation af hurtigvoksende individer. Dette er et typisk træk for opportunistiske arter. Øjensynligt opnåede populationen kun børnestørrelse i det ene tilfælde, før miljøforholdene blev for ugunstige til overlevelse. (OBB foto)*

Dyreliv i det kambriske indhav

Der har givetvis været et rimeligt rigt dyreliv i det lavvandede kambriske 'vadehav', men fossiler bevares sjældent i sandsten, og der kendes kun få kropsfossiler fra eksempelvis Hardeberga Sandstenen. Derimod er sporfossiler almindelige (se figur 3, øverst). Der kendes en del flere fossiler fra de kambriske siltstensbælter, selvom opløsning af kalkskeletter også her er et problem for bevaringen. Dette betyder, at når der ses bort fra de meget fossilrige koldtvandskalksten, så er det fra den sorte Alunskifer og i særdeleshed de deri indeholdte kalkkonkretioner, at de rigeste fossile faunaer kendes, selvom opløsning af trilobiternes kalkskaller også her er et problem (se nedenfor). Nu er det jo lidt paradoksalt at have relativt rige faunaer i iltfattige miljøer, og man har da også gennem tiden gjort sig en del tanker om dette forhold. Bl.a. har det været foreslået, at store tangmængder flød rundt i overfladen af Alunskiferhavet og at dyrene levede i denne tangskov, a la i nutidens Sargassohav.

Det elegante ved denne ide var, at den samtidig forklarede det høje organiske indhold i Alunskiferen som resultat af 'nedfald' af døde tangplanter. Hypotesen fandt også støtte i den udbredte opfattelse, at Alunskiferen indeholdt forøgede jodmængder (også citeret i Varv 1988,2, side 51); dette grundstof findes opkoncentreret i visse tangtyper. Helt nye undersøgelser har imidlertid vist, at dette var 'en fjer, der blev til fem høns'; påvisningen af joden var fra midten af forrige århundrede og er aldrig blevet eftervist. Der er faktisk så lidt jod i Alunskiferen, at selv fintfølende moderne instrumenter ikke kan måle indholdet. Dette mere end antyder, at sidste århundredes analyse på en eller anden måde var blevet forurenet.

Det har også været foreslået, at nogle trilobiter, særligt de specielle agnostider, var pelagiske, d.v.s. svømmende eller flydende, og derfor ikke følsomme for manglende ilt på havbunden. Hovedargumenterne for denne tolkning var de agnostide arters store udbredelse (nogle mellem kambriske arter er næsten globale) og deres typiske forekomst i sorte skifre. De fleste forskere betragter stadig agnostider som pelagiske, men deres fordeling kan lige så godt afspejle en tilpasning til bundle-

Den brede akse gør det sandsynligt, at denne trilobittype var udstyret med muskuløse ben, og en svømmende levevis er en mulighed. Manglen på kindhorn og udvækster på kropsleddene gør også skelettet mere strømlinet. En vigtig detalje er de marginale øjne, som er et karaktertræk typisk for svømmende trilobiter; mere ekstreme senere repræsentanter (ikke olenider!) havde endda i visse tilfælde ventrale øjne, altså øjne, der pegede nedad. Udpræget hvælvethed af skelettet er også et bygningstræk, der er typisk for svømmende trilobiter.

I en ordovicisk olenid trilobit af samme type (slægten *Triarthrus*, figur 14) kendes alle bløddelene fra nogle enestående fund i Nordamerika. I denne trilobit er benene meget store - og stikker faktisk udenfor rygpanseret - hvilket er usædvanligt for trilobiter. Også dette træk er overensstemmende med en tilpasning til aktivt svømmende levevis, hvor rygskjoldet ikke længere havde en beskyttende funktion for bugsidens bløddele, og hvor benene fungerede som svømmeredskaber.

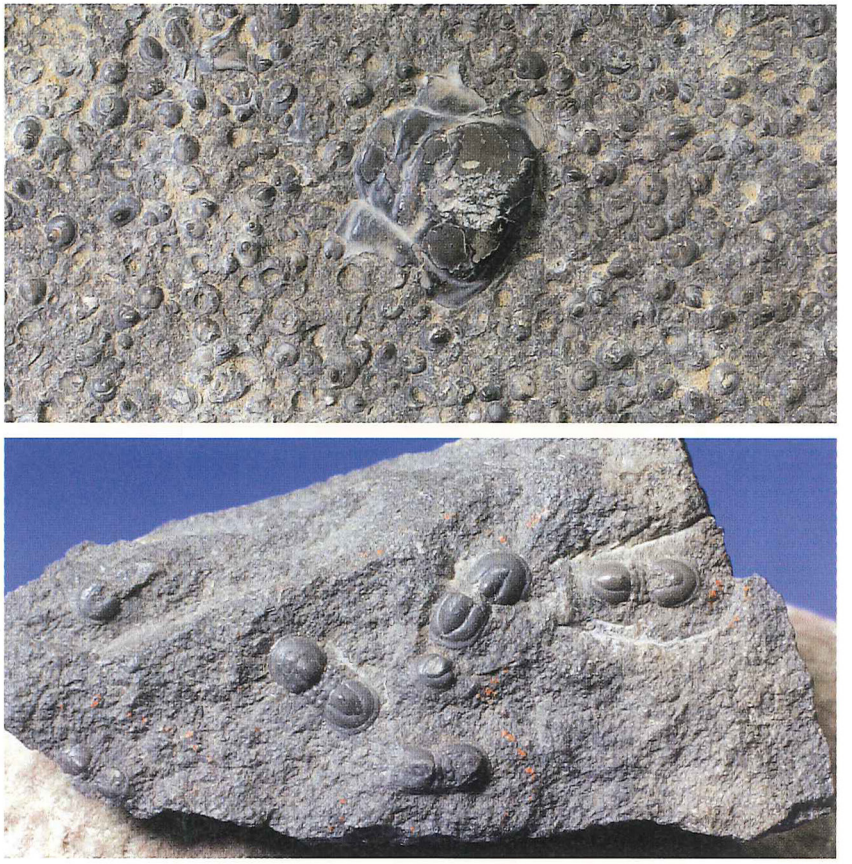
Ctenopyge-type olenider

Denne type af olenide trilobiter optræder først i øvre del af Øvre Kambrium (figur 15 og 16). Repræsentanterne er typisk små, har stærkt hvælvet skelet, meget lange kindhorn, lange pigge/torne på kropsleddene, samt en usædvanligt tynd akse. Kindhornene udspringer fortil på kinden (ikke i hjørnet) og glabella (hovedets centrale hvælvede del) når helt frem til hovedets forkant.

Den tynde akse antyder, at disse trilobiter næppe har været egentlige aktive svømmere, men det hvælvede skelet og i særdeleshed de veludviklede pigge ligner tilpasninger til at 'svæve' i vandet. Nogle former (*Sphaeropthalmus*) har endda nedadrettede pigge, og dette synes uforeneligt med en bundlevende levevis. Gruppen tolkes derfor som pelagisk ('svævere') med begrænset aktiv svømmeevne - men selvfølgelig har benene med gæller kunnet yde en vis fremdrift.

Figur 15: Fossilholdig antrakonit fra Øvre Kambrium med trilobiter). Øverst Peltura *(store hoveder, naturlig størrelse) i selskab med* Ctenopyge *(små hoveder), typisk for* Ctenopyge *biofacies (Närke, Sverige). Nederst* Ctenopyge *(hove- der og frie kinder, 6x) alene (Västergötland, Sverige). Dette faunaselskab er typisk for dybest vand/mindst ilt (anoxiske bundforhold?), hvor selv ikke den nektobenthoniske* Peltura *kunne leve. (OBB foto).*

vende levevis under dysoxiske forhold. Eksempler på kambriske trilobiter og brachiopoder ses på figur 8 og 9).

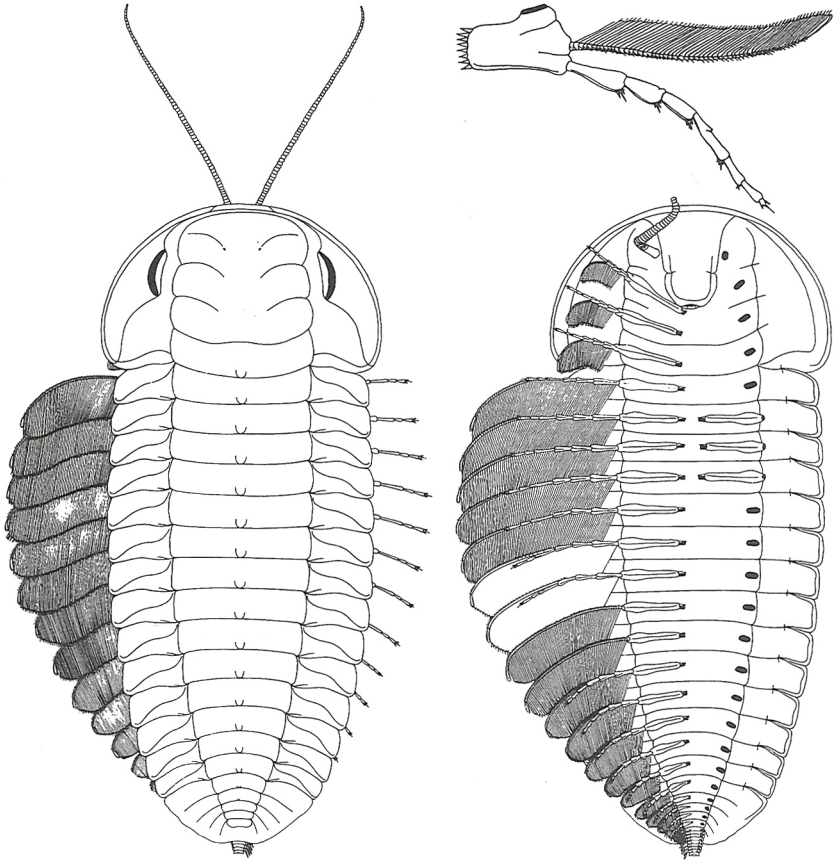


Figur 8: Fossilholdig antrakonit med trilobiter (6x). Selv om det er fossiler, er der ikke tale om en 'kirkegård' med massedød. De fleste skeletdele hidrører fra hudskifter, altså fra levende dyr, der voksede. Den høje individrigdom og den lave diversitet er et typisk træk for opportunistiske arter. Øverst hoved af Paradoxides *i selskab med en agnostid art af* Hypagnostus, *hvor hoveder og haler for en gangs skyld er lidt forskellige (hoveder med kort lav akse, haler med lang, høj akse; Mellem Kambrium; løs blok, Samsø). Nederste foto viser ansamling af hele agnostider (Mellem Kambrium, Västergötland, Sverige). Også her er der tale om hudskifter; i levende live var agnostider sammenrullede. (OBB foto)*

Figur 9: Antrakonit fra Øvre Kambrium med trilobiter og brachiopoder. Se bemærkninger til figur 8. Øverst skeletdele af Olenus *(Øvre Kambrium, Skåne, Sverige). Nederst brachiopoden* Orusia *(Bornholm), der optræder i store mængder midt i Øvre Kambrium i forbindelse med en midlertidig sænkning af havniveauet.* Orusia *var tydeligvis en opportunistisk brachiopodart. (OBB foto).*

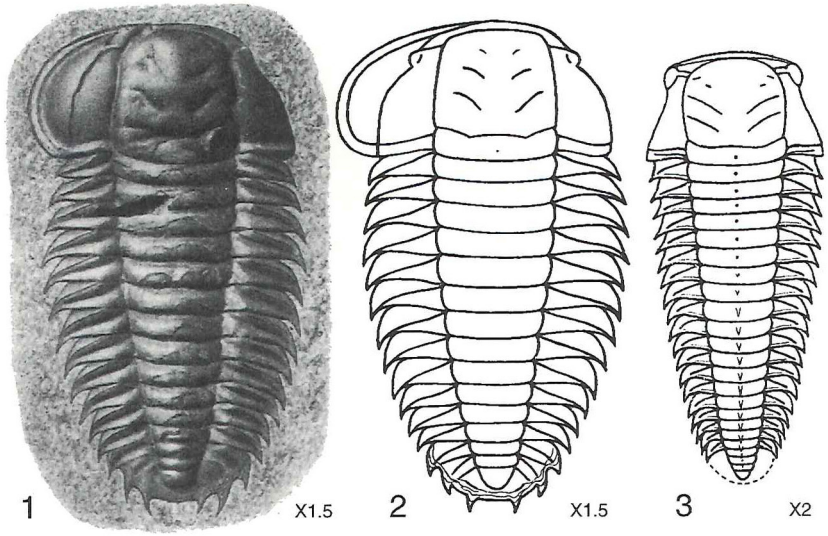
Peltura-type olenider

Denne type af olenide trilobiter dukker op lidt højere oppe i Øvre Kambrium (figur 13). Den adskiller sig fra den ovenfor beskrevne type ved at have en bred akse, meget korte eller ingen kindhorn, temmelig hvælvet skelet og tendens til marginale øjne.



Figur 14: Triarthrus *fra New York, Nordamerika, med bevarede bløddele. Denne ordoviciske slægt er af* Peltura*-type. Benene er usædvanligt store og stikker uden for rygskjoldet. Dette for trilobiter unormale træk kan ses som en tilpasning til svømmeredskaber. (Modificeret efter Cisne, 1975).*

Figur 12: Hoved af Olenus scanicus *(Øvre Kambrium, Skåne) med 'genal cecae' på den forreste del. Eksemplaret er bedampet med ammoniumklorid før fotografering og fremtræder derfor hvidt. (S.L.Jacobsen foto).*



Figur 13: Peltura-*type olenide trilobiter. Disse slægter er karakteriseret af en bred akse, meget korte eller ingen kindhorn, temmelig hvælvet skelet og tendens til marginale øjne. 1-2:* Peltura scarabaeoides *3:* Westergårdites pelturaeformis. *(Foto fra Westergaard, 1922; tegninger fra Henningsmoen, 1957).*

Kambriske trilobiters levevis

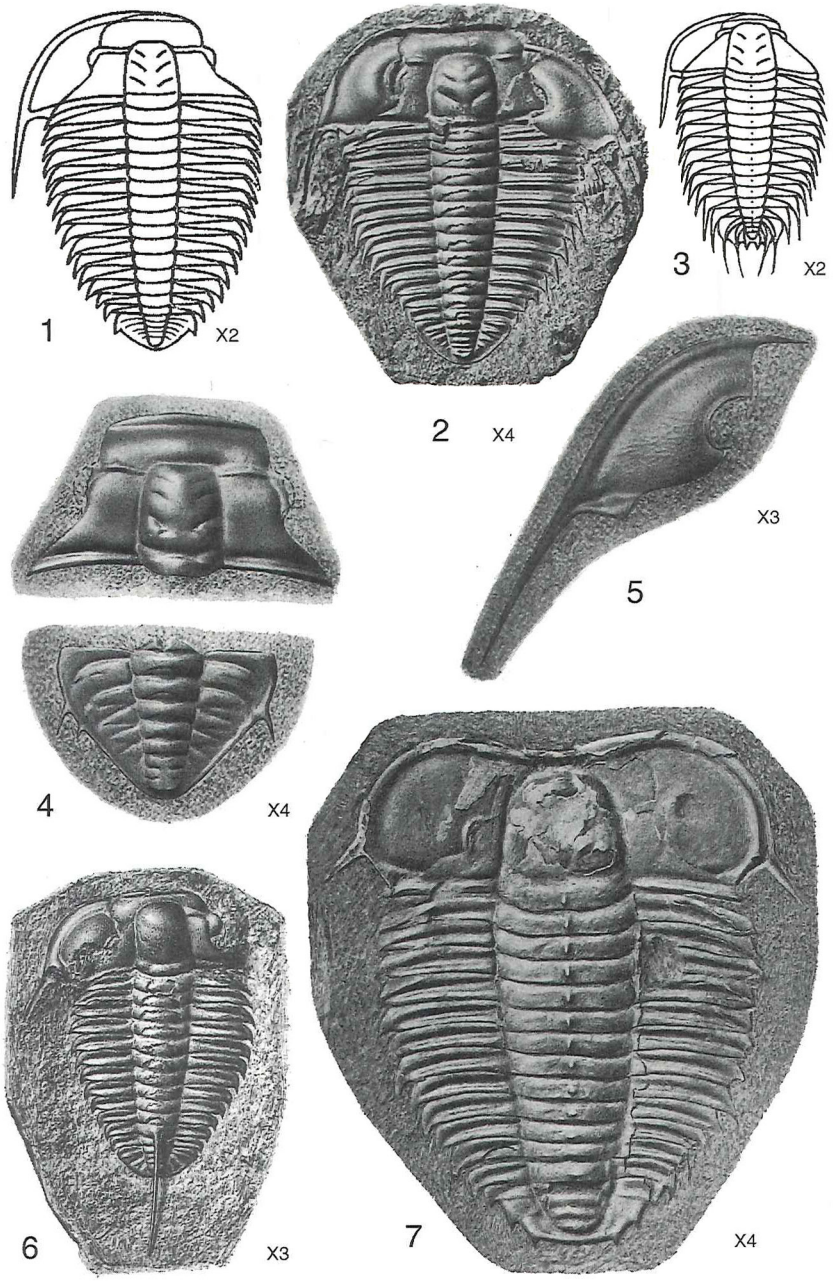
De kambriske sorte skifre er domineret af to trilobitgrupper: olenider og agnostider. Familien af olenide trilobiter er også karakteristisk for sedimenter aflejret under iltfattige forhold i Ordovicium. Det er derfor en nærliggende tanke, at olenider på en eller anden måde havde tilpasset sig de vanskelige levevilkår under iltfattige forhold. Tilmed er olenider sjældne gæster i sedimenter aflejret under normale iltforhold. Sidstnævnte forhold rimer dårligt med en pelagisk levevis, hvor bundforholdene er uden betydning for trilobiternes fordeling. Men er der bygningsmæssige træk hos olenide trilobiter, der antyder en tilpasning til en tilværelse under dysoxiske forhold?

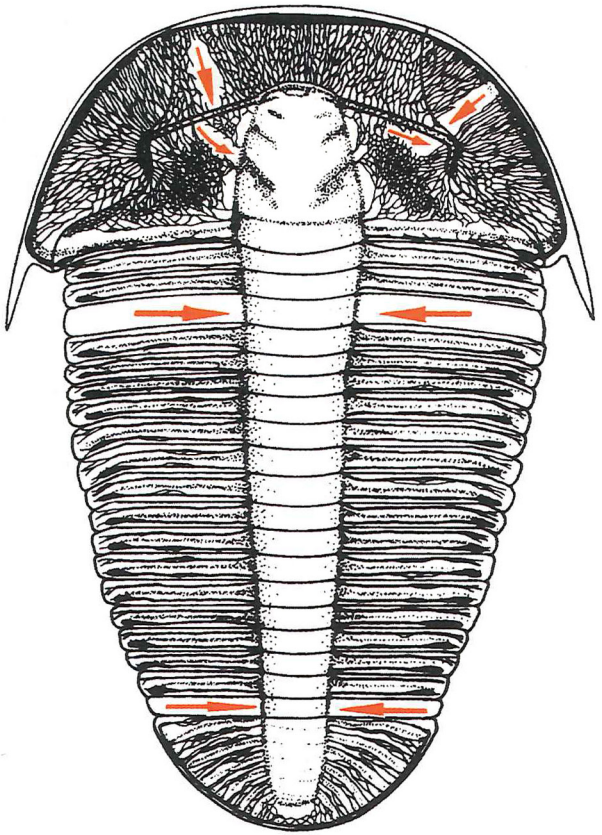
Olenus-type olenider

Repræsentanter for oleniderne dukker op i nedre del af Øvre Kambrium (figur 10). De tidligste former er karakteriseret af en forholdsvis smal akse, korte kindhorn, tynd skal og et netagtigt mønster på hovedet ('genal cecae'). Aksens dimensioner har betydning for bedømmelsen af benenes styrke, det er nemlig her alle muskler var fasthæftede. Så trilobiter med en smal akse har alt andet lige sandsynligvis haft forholdsvis svage benmuskler, og omvendt med bredaksede former. Det er derfor ikke så sandsynligt, at smalaksede former har været udholdende aktive svømmere - med andre ord, de har sandsynligvis været knyttet til havbunden. Manglen på lange kindhorn og torne på kroppens led, der mod virker synken i vandsøjlen, peger i samme retning.

Den tynde skal har nok tjent to formål. Dels er det energimæssigt 'bekosteligt' at danne en skal under ugunstige iltforhold, dels optog trilobiter sandsynligvis ilt gennem skelettet foruden via gæller fasthæftede på benene. Det er typisk for olenide trilobiter at have 'genal cecae' (figur 11 og 12). Dette mønster i hovedregionen afspejler sandsynligvis et blodåresystem liggende tæt under den tynde skal, og det har givetvis tjent et formål i forbindelse med iltoptag. Dette rimer godt med en tilpasning til iltfattige miljøer.

Alt i alt synes denne gruppe af olenide trilobiter, der tolkes som bundlevende, at have været tilpasset dysoxiske forhold.





Figur 11: 'Genal cecae' på trilobithoved; denne morfologi ses hyppigt hos olenide trilobiter. Nettet tolkes nu som et blodåresystem lige under den tynde skal, der kunne bidrage til respirationen. Pilene viser blodets cirkulation. Tidligere blev 'genal cecae' udlagt som aftryk af tarmudvækster, en slags blindtarm -deraf navnet. (Fra Jell, 1978).

Figur 10 (s.20): Olenus-*type olenide trilobiter. Disse slægter er karakteriseret af en forholdsvis smal akse, korte kindhorn, tynd skal og et netagtigt mønster på hovedet ('genal cecae'; se figur 11). Bemærk genal cecae på den fri kind (5). 1:* Olenus gibbosus, *2:* Olenus truncatus, *3-5:* Olenus gibbosus, *6:* Parabolina spinulosa, *7:* Leptoplastus stenotus, *8:* Leptoplastus ovatus. *(Fotos fra Westergård, 1922; tegninger fra Henningsmoen, 1957)*