

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

Bakalaureusetöö geoloogias (12 EAP)

**Ülevaade käsnade fossiiliandmestikust ning esmased andmed**

**Kalana *Lagerstätte* käsnafossiilidest**

Kärt Luik

Juhendaja: Oive Tinn, PhD

Tartu 2024

## **Ülevaade käsnade fossiiliandmestikust ning esmased andmed Kalana *Lagerstätte* käsnafossiilidest**

Käsnad on ühed lihtsamad ja vanimad hulkraksed organismid, kes oma unikaalsete bioloogiliste ja ökoloogiliste omaduste tõttu on olnud teadlastele pikka aega uurimisobjektiks ning andnud olulist teavet organismide evolutsiooni kohta. Varem ei ole Kalana *Lagerstätte*'st leitud käsnafossiile lähemalt uuritud ega kirjeldatud. Käesolevas töös antakse ülevaade käsnade bioloogiast, nende fossiliseerumisest ning esmane kirjeldus Kalana *Lagerstätte* käsnafossiilidest. Uuring põhineb teaduskirjanduse analüüsil, Eesti geoinfo fossiilide andmebaasi materjalidel ja valitud käsnafossiilidel. Fossiilide detailse morfoloogia ja keemilise koostise uurimiseks on kasutatud SEM ja EDS meetodeid. Kalana *Lagerstätte* fossiilid on üldiselt hästi säilinud, ent esmase uuringuga okiseid käsnadel ei leitud. Kalana käsnade välismorfoloogia, sisestruktuuris nähtav pooride ja kanalite süsteem ning säilivus on võrreldav teiste tuntud leiukohtade (Gotland, Wales ja Fezouata) fossiilidega.

Käsnad, Porifera, Kalana, *Lagerstätte*, Silur, paleoökoloogia

CERCS kood: B330 paleozooloogia, fülogenees; P450 stratigraafia

## **Overview of Sponge Fossil Records and Preliminary Data on Sponge Fossils from the Kalana *Lagerstätte***

Sponges are one of the simplest and oldest multicellular organisms, which, due to their unique biological and ecological properties, have long been the object of research for scientists and have provided important information about the evolution of organisms. Previously, the sponge fossils found in the Kalana *Lagerstätte* have not been closely studied or described. This work provides an overview of the biology of sponges, their fossilization, and a first description of the sponge fossils of the Kalana *Lagerstätte*. The study is based on the analysis of scientific literature, information from the Estonian fossil database and selected sponge fossils. SEM and EDS methods have been used to study the surface of fossils and its chemical composition. Fossils from the Kalana *Lagerstätte* are generally well preserved, with morphology and internal structures suggestive of a sponge pore and canal system. However, no spiculas were detected on any of the selected fossils from SEM analysis. The studied fossils have noticeable similarities both in terms of preservation and morphology with fossils from other well-known sites (Gotland, Wales and Fezouata).

Sponges, Porifera, Kalana, *Lagerstätte*, Silurian, paleoecology

CERCS code: B330 palaeozoology, phylogeny; P450 stratigraphy

# Sisukord

<b>1. Sissejuhatus.....</b>	<b>4</b>
<b>2. Materjalid ja meetodid .....</b>	<b>6</b>
2.1 Teaduskirjanduse otsing ja analüüs .....	6
2.2 Uurimisala iseloomustus .....	6
2.3 Fossiilide laboratoorsed uuringud .....	10
2.3.1 SEM uuringud .....	10
2.3.2 EDS uuringud.....	10
<b>3. Käsnad, fossiilid ja leiud Eesti aladelt.....</b>	<b>11</b>
3.1 Morfoloogia ja anatoomia .....	11
3.4 Terminoloogia .....	14
3.2 Süstemaatika.....	15
3.3 Fossiliseerumine.....	19
3.4 Käsnafossiilide uurimise väljakutsed .....	22
3.5 Eesti käsnafossiilid .....	24
3.6 Kalana <i>Lagerstätte</i> fossiilid .....	25
<b>4. Arutelu.....</b>	<b>32</b>
4.1 Kalana <i>Lagerstätte</i> fossiilide esmane analüüs .....	32
4.2 Võrdlus teiste sarnaste leiukohtadega .....	32
<b>Kokkuvõte.....</b>	<b>34</b>
<b>Summary .....</b>	<b>36</b>
<b>Tänuavaldused.....</b>	<b>38</b>
<b>Viidatud allikad .....</b>	<b>39</b>

# 1. Sissejuhatus

Käsnad (hõimkond Porifera) on ühed vanimad ja lihtsamad sessiilsed organismid, kellel on pikk ja mitmekesine evolutsiooniline ajalugu. Nad mängivad olulist rolli merelistes, mageveelistes ja riimveelistes ökosüsteemides ning toimivad looduslike filtritena, säilitades vee kvaliteeti ja pakkudes elupaiku mitmesugustele mereorganismidele.

Inimkonnale on käsnad tuttavad olnud juba antiikajast alates (Voultsiadou ja Tatolas 2005; Voultsiadou 2007; Pronzato ja Manconi 2008). Neid on ajalooliselt kasutatud keraamika valmistamisel ja seinte värvimisel, neist on abi otsitud halva hingeõhu, seedeprobleemide, soovimatu rasestumise ja erinevate valude vastu (Voultsiadou 2007). Teatud käsnaliigid on leidnud kasutust isegi toiduna. Käsnapüük on mitmel pool maailmas, eriti aga Vahemere piirkonnas, olnud oluliseks (ehkki ohtlikuks) elatusvahendiks (Pronzato ja Manconi 2008). Enim tuntud „Pesukäsnade“ (*Spongia officinalis*) populaarsus Vahemere piirkonnas võlgneb paljuski Kreeka ja Rooma kultuuride mõjutustele, mille toel levis käsnade kasutamine keskajal ja renessansiajastul üle kogu Mandri-Euroopa (Pronzato ja Manconi 2008). Tänapäeval on peamisteks käsnatootjateks Tuneesia, Kreeka ja Liibüa, kuigi Vahemere käsnasaak on läbi aja olnud muutlik (Pronzato ja Manconi 2008; Milanese et al. 2008).

Käsnade uurimine on olnud oluline mitmel põhjusel. Kuna käsnad on ühed varaseimatest loomadest (Turner 2021), aitab nende elu ja arengu teadmine mõista elu üldist arengut Maal. Nende säilinud skeleti- ja pehmete kudede struktuurid pakuvad väärtuslikku teavet mitte ainult organismide endi, vaid ka nende elukeskkonna kohta. Sellest tingituna on ka käsnade teaduslik uurimine rikkaliku ajalooa. Pikka aega peeti käsnasid taimedega sarnanevateks organismideks ning alles 18. sajandil hakati neid loomariigiga seostama, seejuures algselt korallidega. Briti zooloog Robert Edmond Grant (1793-1874) andis olulise panuse käsnade uurimisse, kirjeldades neid 1833. aastal kui iseseisvat hõimkonda nimega Porifera (Grant 1833). Tänapäevaks on teada üle 8500 erineva elava käsnaliigi ning arvatakse, et tegelik liigirikkus koos väljasurnud liikidega küünib kordades suurema numbrini, ca 26 000 liigini (Van Soest et al. 2012). Eesti aluspõhjast on senimaani leitud kõige sagedamini stromatoporooidide ehk kihtpoorsete käsnade fossiile, mida leidub rohkelt Siluri ajastu lubjakivides (Kleesment et al. 2013).

Uurimistöök põhineb kivististel, mis pärinevad Kesk-Eestis asuvast Kalana paemurrust, tuntud ka kui Kalana *Lagerstätte*. Mõiste „*Lagerstätte*“ (mitmuses: *Lagerstätten*), pikemalt ka „*Fossil-Lagerstätte*“, võttis esimesena kasutusele Saksa paleontoloog Adolf Seilacher (1970) ning see viitab leiukohale, kus on suurel hulgal erakordselt hästi säilinud fossiile. Tema jagas seda tüüpi leiukohad kahte kategooriasse: säilivus-*Lagerstätte* (*Konservat-Lagerstätte*) ehk leiukohad, milles

on fossiilidel säilinud pehmete kudede jäänused, ja kontsentratsiooni-*Lagerstätte* (*Konzentrat-Lagerstätte*) ehk eriliselt „kontsentreerunud“ fossiilileiud, näiteks rikkalikult selgroogsete skeletifragmente sisaldavad luukihid. Sellest ajast on tehtud mitmeid täpsustusi ja täiendusi defineerimaks, millised fossiilid kuuluvad erakordselt hästi säilinud fossiilide hulka ning kuidas selliseid leiukohti klassifitseerida (Kimmig ja Schiffbauer 2024).

Käesolev bakalaureusetöö annab ülevaate käsnadest, nende bioloogiast, taksonoomiast, fossiliseerumisest ja Eesti aladelt kogutud fossiilide andmestikust, teeb esmase ülevaate Kalana *Lagerstätte*'st leitud käsnafossiilidest ning Kalana *Lagerstätte*'st pärit käsnafossiilide esmasest uuringust. Kuna tegemist on geoloogiliselt unikaalsest leiukohast pärit fossiilidega, on need ka potentsiaalselt huvipakkuvad edasise teadustöö raames.

## 2. Materjalid ja meetodid

Käesolev töö baseerub teaduskirjandusest kogutud informatsioonil, Eesti geoinfo fossiilide andmebaasi (<https://fossiilid.info>) materjalidel ning Kalana *Lagerstätte*'st varasematel aastatel kogutud käsnafossiilidel. Uuring hõlmab fossiilide kirjeldamist ja esmast analüüsi, kasutades meetodeid nagu skaneeriv elektronmikroskoopia (SEM) ja energiadispersiivne röntgenspektroskoopia (EDS). Järgnevas lõikudes on antud ülevaade kasutatud meetoditest ja materjalidest.

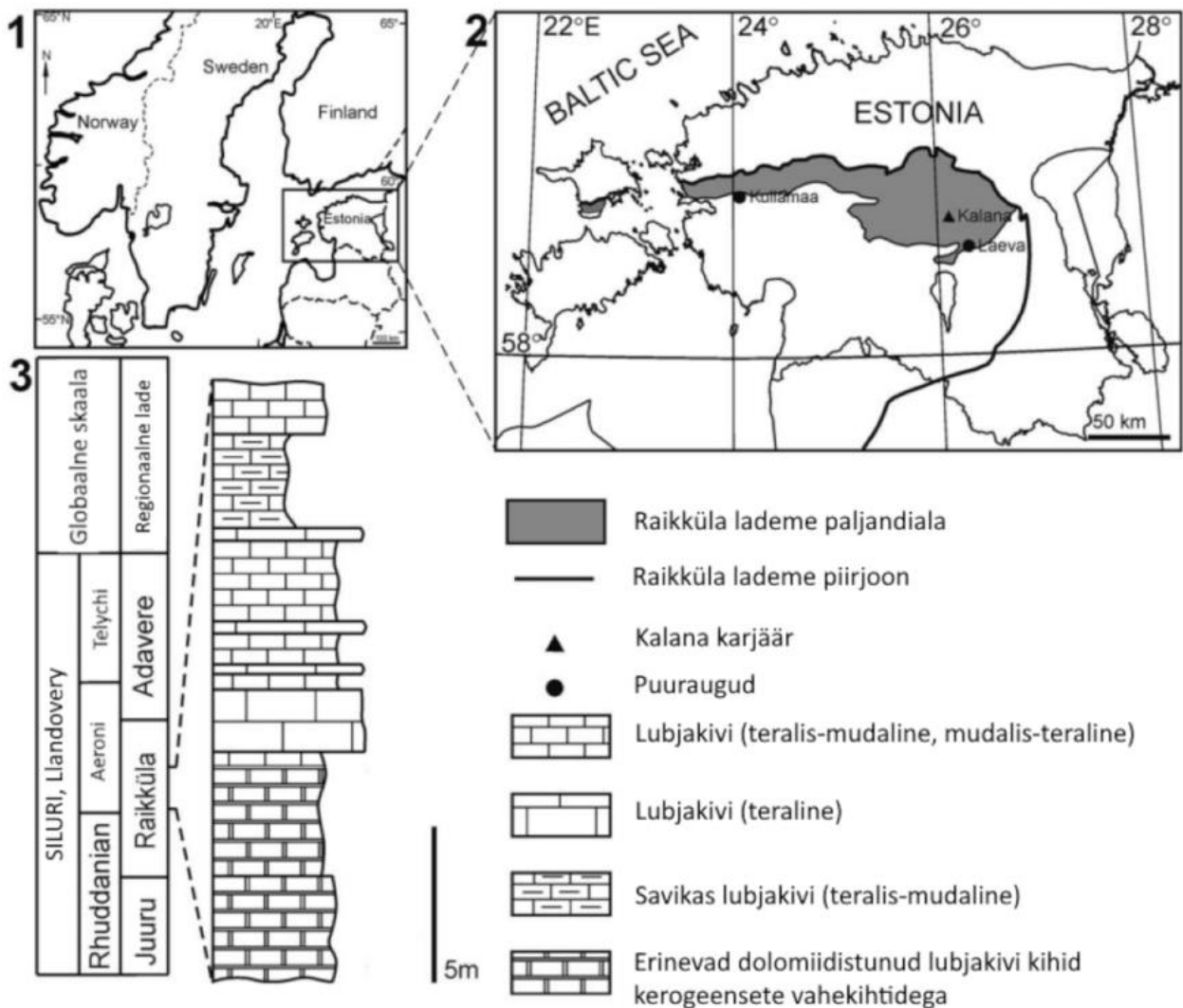
### 2.1 Teaduskirjanduse otsing ja analüüs

Informatsiooni kogumiseks käsnade morfoloogia, anatoomia, taksonoomia ja uurimisajaloo kohta otsisin, kogusin ja analüüsisin olemasolevat teavet teaduspublikatsioonidest ning erialastest teostest. Kasutatud on erinevaid veebipõhiseid andmebaase, sh Web of Science (WoS), Scopus, Google Scholar jm, et leida käsnade uurimist käsitlevaid artikleid, ülevaateid ja raamatuid. Kirjanduse otsingul kasutasin asjakohaseid märksõnu ja otsingutermineid, nagu „sponges“ (WoS: 68916 vastet), „porifera“ (WoS: 4185 vastet), „sponge research history“ (WoS: 1064 vastet), „sponge taxonomy“ (WoS: 920 vastet), jne. Leitud materjali sobivuse hindamiseks rakendasin järgmisi kriteeriume: avaldamise kuupäev, uurimuse tüüp ja teema relevantsus. Valitud teostest võtsin välja olulise teabe, sealhulgas peamised avastused, uurimismeetodid ning teadusliku arutelu, mida sai süstematiseeritud hilisema analüüsi ja kokkuvõtte tarbeks.

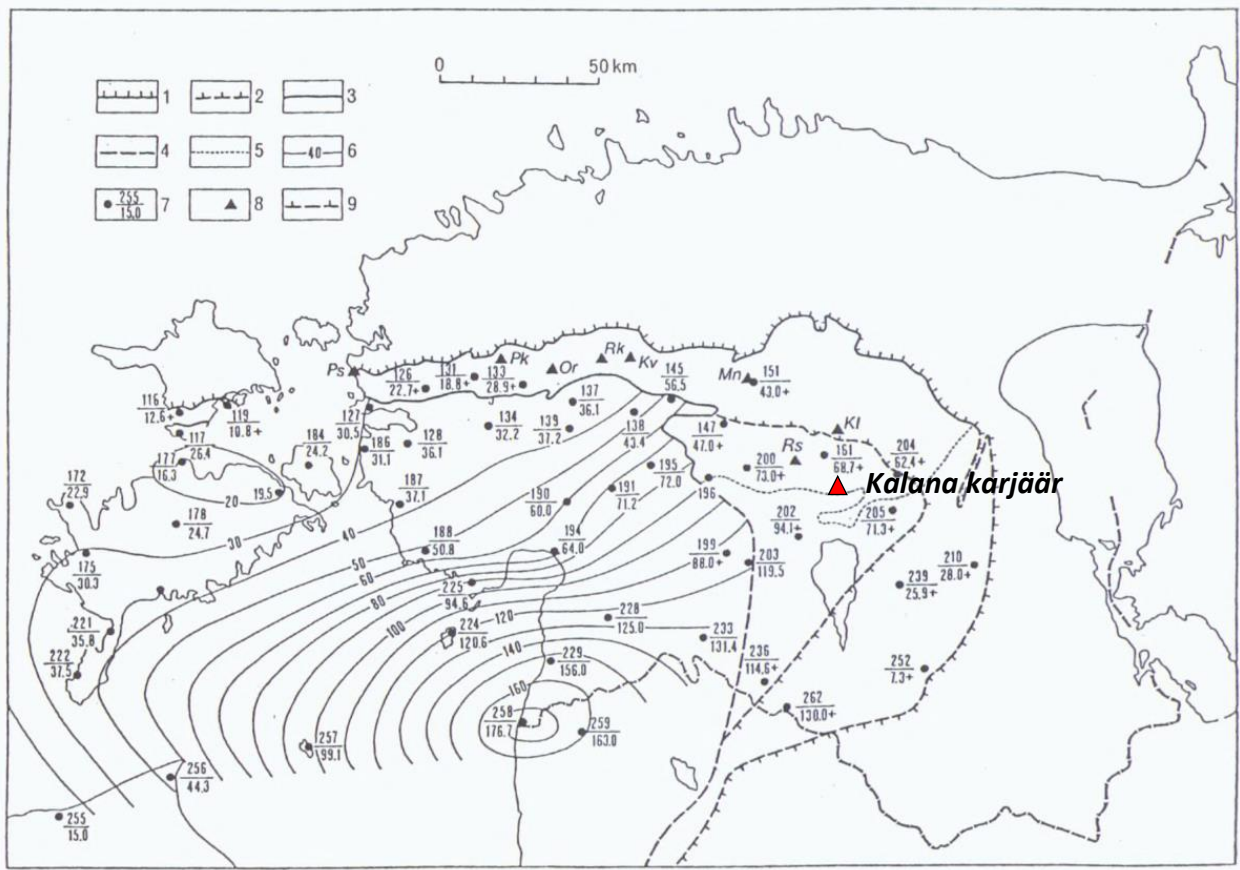
### 2.2 Uurimisala iseloomustus

Kalana karjääris paljanduv Raikküla lade koosneb Raikküla, Nurmekundi ja Saarde kihistutest, mis põhjast lõunasse üksteist järjestikku asendavad (Nestor ja Einasto 1997). Raikküla lade levib Kesk- ja Lääne-Eestis, Lääne-, Rapla- ja Järvemaal (Joonis 1). Kihistu paksus Eesti aladel varieerub Kiideva puuraugust mõõdetud 30-st meetrist Kärü puurkaevu 56 meetrini (Joonis 2). Kivimikihtidest eristuvad tükliliselt rohekashallid savikad lubjakivid (alumine kiht), kollakashallid mudalised ehk mikriitlubjakivid ja valdavalt organismide purdosadest (detriidist) koosnevad lausteralised või mudalis-teralised lubjakivid (Nestor ja Soesoo 2006) (Joonis 1 ja Joonis 3). Raikküla lade kuulub Siluri ladestu Llandoveryi ladestikku (Männik et al. 2016). Siluri ajastu (ca 443,8 – 419,2 miljonit aastat tagasi) alguseks oli Baltika manner triivinud

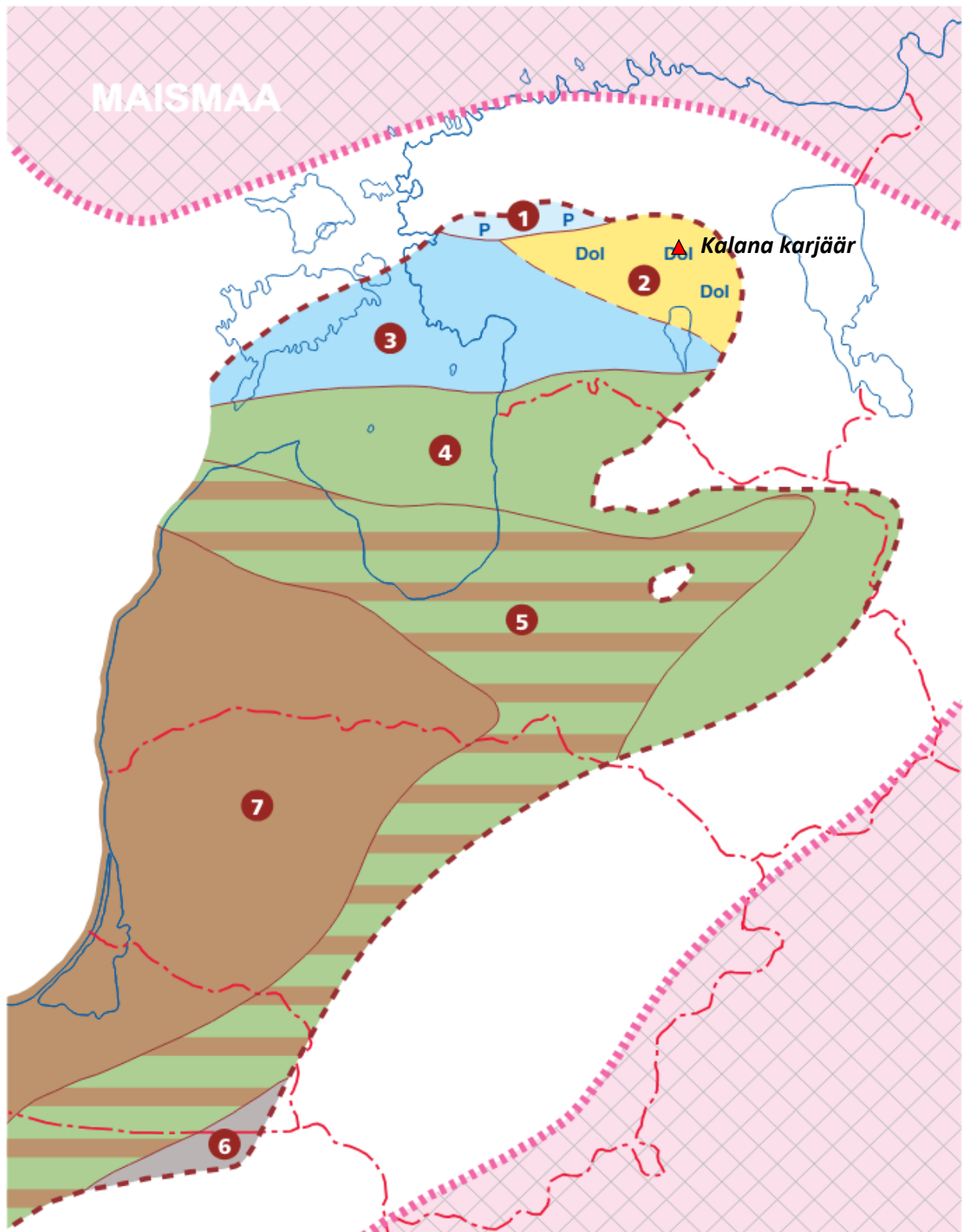
lõunapoolkeralt põhja suunas ekvaatorile (Cocks ja Torsvik 2005) ning soojas kliimas toimus intensiivne lubisetete moodustumine (Nestor 1995).



Joonis 1. Eesti geograafiline asend (1), lihtsustatud geoloogiline kaart Raikküla lademe paljandialaga (halliks värvitud piirkond), selle leviala ulatuse (piirjoonega) ning Kalana karjääri asukohaga (2) ja Raikküla lademe stratigraafia ning selle kivimite litoloogia (3) (Mastik ja Tinn 2015).



Joonis 2. Puuraukude info põhjal koostatud Raikküla lademe leviku ja paksuse kaart Eesti aladel. Murru lugejas puuraugu number, nimetajas lademe paksus meetrites. 1 – kivimite jaotuse kontuur; 2 – alamkihi jaotuse kontuur; 3 – paljandivöö piirjoon (Nestor ja Einasto 1997). Kalana paekarjääri asukoht on kaardil näidatud punase kolmnurgaga.



Joonis 3. Raikküla ea (Ikla kihistiku) setendid: 1 – lubiliiv, 2 – dolomiitne lubimuda, 3 – puhas lubimuda, 4 – rohekas savikas lubimuda, 5 – lubimuda ja kiltja savimuda vaheldumine, 6 – hall kiltjas savimuda, 7 – tumepruun kiltjas savimuda (Nestor ja Soesoo (2006) Nestor ja Einasto (1997) põhjal). Kalana paekarjääri asukoht on näidatud kaardil punase kolmnurgaga.

## **2.3 Fossiilide laboratoorsed uuringud**

Antud uurimistöös kasutasin fossiilide uurimisel mikroskoobisüsteemi, mis koosnes Leica M205 A binokulaarmikroskoobist, sellega ühendatud Leica DFC 495 kaamerast (Leica Microsystems) ning viimastega ühilduvast arvutiprogrammist LAS (Leica Application Suite), versioon 4.13.0.

### **2.3.1 SEM uuringud**

Fossiilide uurimisel kasutasin Zeiss EVO MA15 skaneerivat elektronmikroskoopi (SEM) (Carl Zeiss Microscopy GmbH), mis võimaldab uurida fossiilide peeneid detaile ja struktuure mikroskoopilisel tasandil, kasutades pildi moodustamiseks tagasipeegelduvate elektronide detektorit (BSE). SEM võimaldab tuvastada ja analüüsida selliseid struktuure, mis võivad palja silma või tavamikroskoopidega uurides jääda märkamatuks. SEM uuringud viisin läbi madalvaakumi tingimustes.

Proovi ette valmistades puhastasin fossiili pinna kummipritsiga, millega eemaldasid mustuse ja tolmu. Fossiile uurisin neid löikamata või tükeldamata. Palad asetasin SEM-i skanneerimiseks vaakumkambrisse.

### **2.3.2 EDS uuringud**

Lisaks teostasid elementanalüüsi Oxford X-MAX 80 energiadispersiivse röntgenspektroskoopia abil, mis kasutab samuti BSE-d. Energiadispersiivne röntgenspektroskoopia ehk EDS (Energy Dispersive X-ray Spectroscopy) on analüütiline tehnika, mida kasutatakse materjalide keemilise koostise määramiseks, sh fossiilide uurimisel. EDS-süsteemi kasutatakse sageli koos skaneeriva elektronmikroskoobiga (SEM), võimaldades lisaks ka analüüsida nende elementkoostist.

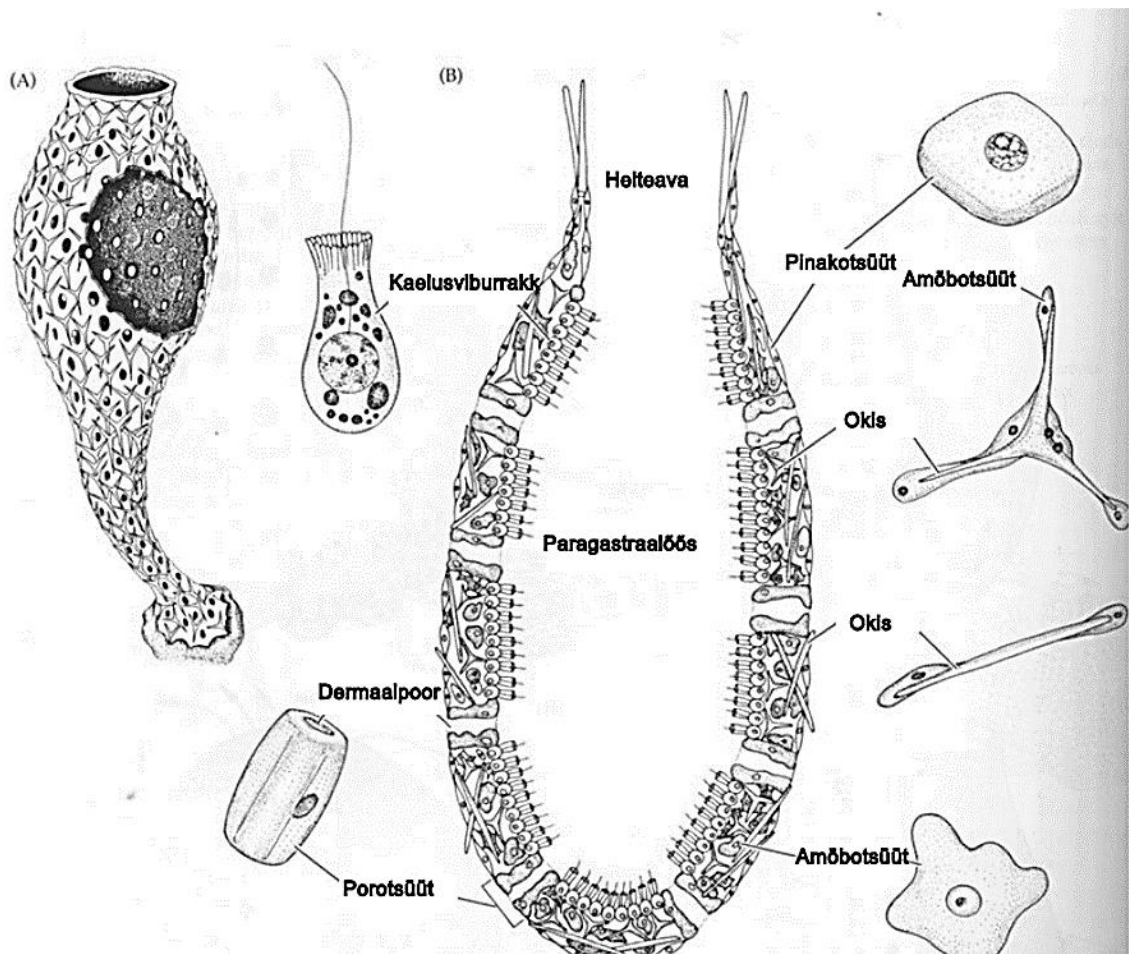
Sarnaselt SEM-uuringule valmistasin proovi ette seda puhastades. Mõnel juhul kaetakse proov ka elektrit juhtiva kihiga, et minimeerida elektronide kogunemist proovi pinnale, kuid antud töös seda meetodit ei kasutanud. SEM-EDS analüüsil paigutasin pala samuti SEM-i vaakumkambrisse. EDS seade andis informatsiooni sellest, millised elemendid proovis leiduvad (kvalitatiivne analüüs), ning ka nende elementide kontsentratsioonist (kvantitatiivne analüüs).

### 3. Käsнад, fossiilid ja leiud Eesti aladelt

Käesolev peatükk annab ülevaate käsnade bioloogilisest ehitusest, taksonoomiast, fossiliseerumisest, fossiilide uurimisest, Eesti alade käsnade fossiilandmestikust ning Kalana *Lagerstätte*'st leitud käsnafossiilidest.

#### 3.1 Morfoloogia ja anatoomia

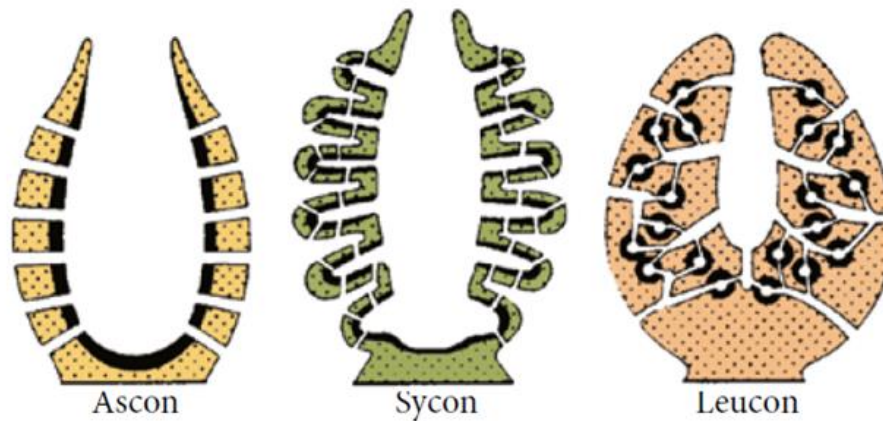
Käsnaid (hõimkond Porifera) vaadeldakse enamasti kui hulkrakseid loomi (Metazoa) ning peetakse viimaste kõige vanemateks esindajateks (Van Soest et al. 2012). Käsнад võivad olla oma välimuselt väga erineva üldpildiga: kerakujulised, torukujulised, lamedad, massiivsed või kihtidena pindu katvate vormidena (Boury-Esnault ja Rützler 1997). Ehituselt (Joonis 4) on käsнад õõnsad kotikujulised filtertoidulised organismid, kellel on tavaliselt tsentraalne õõnsus (paragastreaalõõs) ning heiteava (Benton ja Harper 2020; Łukowiak 2020). Käsnade bioloogiline ja struktuurne ehitus näitab nende head kohastumist veekeskkonnas elamiseks. Täiskasvanud käsнад on paiksed ja toituvad filtreerides vett (suspensioonitoidulised), samas kui nende vastsetel on liikuv ja letitotroofne (toitaineterikka vedeliku abil toituv) eluviis. Neil on oluline roll veekeskkonnas, pakkudes elupaiku ning toitu erinevatele mereloomadele (Brusca ja Brusca 2003). Anatoomiliselt on käsnaidel rakuline diferentseerumine vähe arenenud ning keerukad koed käsna puuduvad (Brusca ja Brusca 2003). Käsnael on neli tüüpi põhiraakke, millest igaüks on oma ülesanne. Käsnade rakud on totipotentsed, mis tähendab, et neil on võime areneda mistahes tüüpi rakuks (Brusca ja Brusca 2003). Käsnade välimise kihi moodustavad lamedad epiteelrakud ning sisepinda katavad iseloomulikud kaelusviburrakud, millest igaüks on varustatud viburiga. Viburite liigutamise tekitatakse vee lainelist liikumist, mis aitab vett läbi käsna seinaga organismi sisse suunata. Amöboidrakud on mitmekülgsed, täites seedimise, paljunemise ja skeleti ülesehituse funktsioone, ning lisaks võivad vahetada oma funktsiooni ja muuta kuju. Käsna tugistruktuuri moodustavad sklerotsüütide abil moodustunud kaltsiumkarbonaadist või ränidioksiidist okised ja/või kollageenikiududest skeletielemendid (Brusca ja Brusca 2003; Benton ja Harper 2020). Erinevalt paljudest teistest loomadest puudub käsnaidel, välja arvatud klassi Homoscleromorpha liikmetel, välis- ja sisemiste rakkude ümber alusmembran. Mesohüül ehk käsnade keskmine kiht on funktsionaalselt muutlik, kuid sisaldab alati liikuvaid rakke ning enamasti ka skeletimaterjali (Brusca & Brusca 2003).



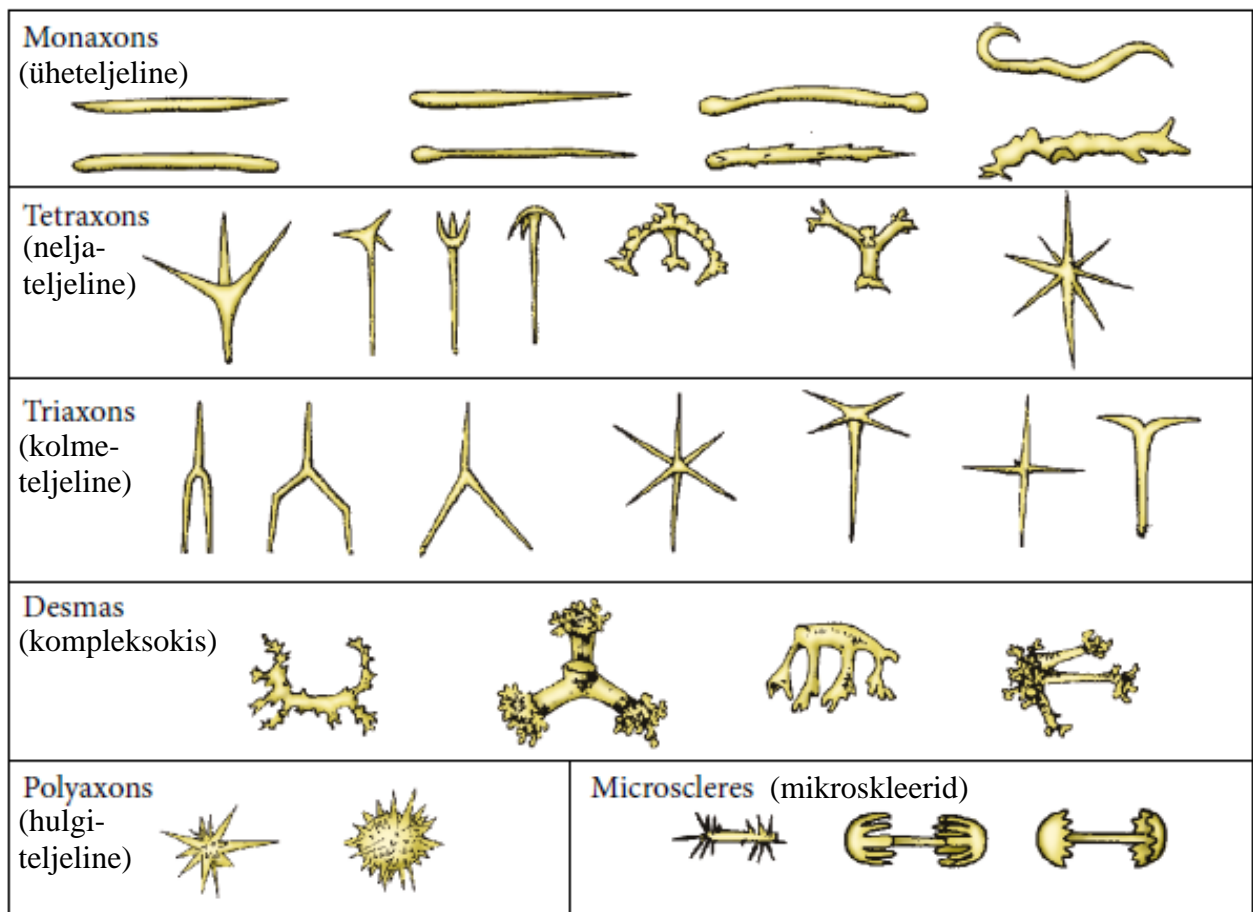
Joonis 4. Käsna (A) ja selle ehitus (B) (muudetud Benton ja Harper (2020) põhjal).

Ehitusplaanilt on käsna jaotatud peamiselt kolme gruppi: askonoidsed, sükonoidsed ja leukonoidsed käsna (Joonis 5). Lihtsad *ascon*-tüüpi ehk askonoidsed käsna on ühe kambriga, keha seinad on pooridest läbistatud ning kaelusviburrakud paiknevad käsna siseküljel. *Sycon*-tüüpi ehk sükonoidsed käsna koosnevad mitmest üksikust kambrist ning nende kaelusviburrakud asetsevad keha sisemuses kanalite seintes. *Leucon*-tüüpi käsna ehk leukonoidsed käsna on kõige keerulisema ehitusplaaniga ning moodustunud *sycon*-kambrite seeriast, kus paiknevad kaelusviburrakud. Suurim osa tänapäeval elavatest käsnadest on ehitusplaanilt leukonoidsed (Benton ja Harper 2020).

Hoolimata sellest, et käsna keha on elastne, ning võiks arvata, et neil skelett puudub, see siiski nii ei ole. Käsna skelett koosneb spongiinist, kaltsiumkarbonaadist või ränidioksiidist. Kuna käsna keha on pehme, siis peale organismi surma jäävad alles vaid kõige kõvemad osad – okised. Okised jagunevad suuruse järgi suurteks, silmaga nähtavateks (suurusega 60-20000  $\mu\text{m}$ ) ehk mega- või makroskleerideks, ja mikroskoopilisteks (suurusega 10-60  $\mu\text{m}$ ) ehk mikroskleerideks (Boury-Esnault ja Rützler 1997). Tuvastatud on viis erinevat tüüpi okiseid (Joonis 6), mille kuju ja morfoloogia võimaldab okistega käsna klassifitseerida (Benton ja Harper 2020).



Joonis 5. Käsnae iseloomulikud kehakujud: askonoidne (vasakul), sükonoidne (keskel) ja leukonoidne (paremal) (Benton ja Harper 2020).



Joonis 6. Käsnaokiste peamised morfoloogilised tüübid (Benton ja Harper 2020).

Üheteljelised okised on ühe teljega sirged või kergelt kumerad. Kolmeteljelised okised koosnevad kolmest teljest, mis lõikuvad ühes punktis, moodustades tavaliselt kolmnurkse või tärnikujulise struktuuri. Neljateljelised okised moodustavad harilikult nelja- või kuuekandilise struktuuri.

Hulgiteljelised koosnevad rohkem kui neljast teljest, mis algavad ühest keskmest, moodustades sfäärilise või tähekujulise struktuuri. Kompleksokised on keerulise ehitusega, tugevasti harunenud okised, mis on omavahel ühendatud, moodustades tugeva võrgu. Mikroskeleerid on tavaliselt väiksemad ja võivad olla spetsialiseerunud funktsiooniga, näiteks käsna kaitse eesmärgil.

### 3.4 Terminoloogia

Järgnevalt on välja toodud olulisemad käsnadega seonduvad ajalooliselt väljakujunenud terminid ja nende määratlused (Rye et al. (2016) ja Elias ja Alderton (2020) põhjal).

**Okis ehk spiikula** (*Spicule*)- tavaliselt ränidioksiidist ( $\text{SiO}_2$ ) või kaltsiumkarbonaadist ( $\text{CaCO}_3$ ) käsna tugistruktuurina toimiv toeselement;

**Amöbotsüüt ehk arheotsüüt** (*Amebocyte*) – vähediferentseerunud amööbrakud ehk ürgrakud;

**Heiteava ehk osculum** (*Osculum*) – käsnade peamine avaus, mille kaudu vesi ja jäätmed organismist väljuvad;

**Kaelusviburakk ehk hoanotsüüt** (*Choanocyte*) – rakk, mille ülesanne on toidu kinnipüüdmine ja rakusisese seedimise alustamine;

**Paragastraalõõs** (*Atrium*) – vee väljavoolu kambrina toimiv käsna sisemine õõnsus;

**Dermaalpoor** (*Ostium*) – käsna pinnal asuv ava, mis võimaldab vett koos lahustunud hapniku ja toitainetega käsnakoosse imenduda, toetades nende toitumist, hingamist ja jäätmete eemaldamist;

**Porotsüüt** (*Porocyte*) – spetsiaalne rakk käsnades, mis moodustab torujaid struktuure, võimaldades vett dermaalpooridest käsnjasse koesse ja sealt edasi käsnakeha sisemusse voolata;

**Pinakotsüüt** (*Pinacocyte*) – käsna keha katterakk;

**Sklerotsüüt** (*Sclerocyte*) – okiseid tootev ja haldav rakk;

**Skleriit** (*Sclerite*) – mineraalsetest ainetest koosnev okis;

**Spongiotsüüt** (*Spongiocyte*) – spongiini tootev ja eritav rakk;

**Spongiin** (*Spongin*) – käsnade skeleti ja toestiku pehmemaid osi moodustada aitav elastne proteiiniikiud;

**Skleroblast** (*Scleroblast*) – spiikulat (okiste) moodustamise eest vastutav rakk;

## 3.2 Süstemaatika

Ajalooliselt on käsnade klassifitseerimine tuginenud nende skeletielementide, nimelt okiste morfoloogiale, jagades käsnad neljaks klassiks: Calcarea, Hexactinellida, Demospongiae ja Sclerospongiae. Okiste järgi klassifitseerimine on aga osutunud ebapiisavaks, kuna mõningatel liikidel okised puuduvad (Brusca ja Brusca 2003) ning viimasest klassist (Sclerospongiae) on tänaseks loobutud (Vacelet 1985), jaotades selle liikmed Demospongiae ja Calcarea klasside vahel, millest Demospongiae ehk päriskäsna moodustavad ligikaudu 95% kõigist praegu elavatest liikidest (Brusca ja Brusca 2003). Seega jagunevad tänapäevased käsna 4 klassiks (Brusca ja Brusca 2003):

1. Calcarea (lubikäsna)
2. Demospongiae (päriskäsna)
3. Hexactinellida (klaaskäsna)
4. Homoscleromorpha (homoskleromorfid)

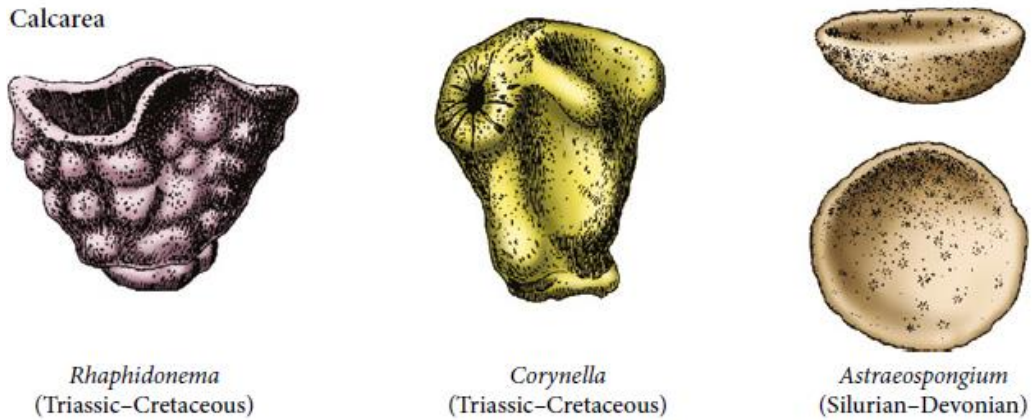
Lisaks elavatele käsnaele eristatakse veel kahte tänaseks väljasurnud käsnaele klassi:

1. Archaeocyatha (arheotsüaadid)
2. Stromatoporoidea (stromatoporaadid)

Tänapäeval kasutatakse käsnaliikide määramisel erinevaid keemilisi, histoloogilisi (kudede struktuuri analüüsivaid) ja tsütoloogilisi (rakupõhiseid) meetodeid (Hooper ja Van Soest 2002).

### **Lubikäsna (Calcarea)**

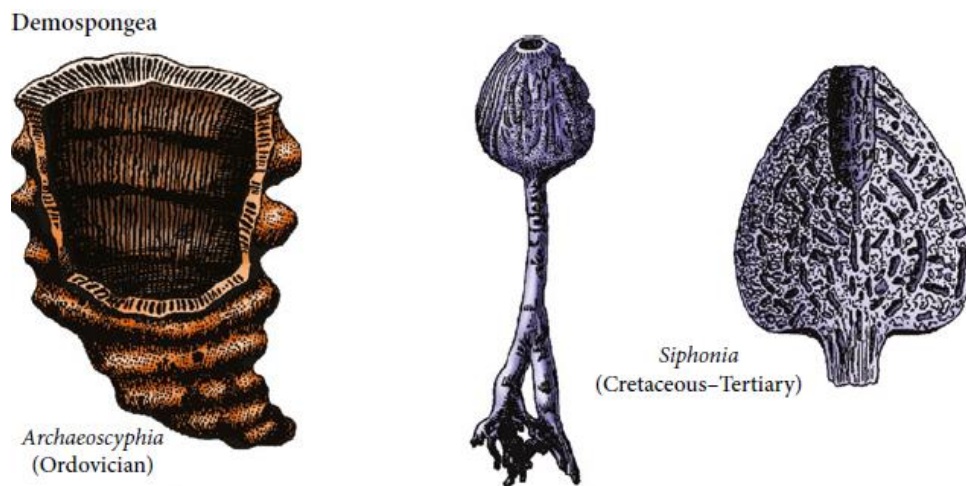
Lubikäsnaeks nimetatakse kaltsiidist ( $\text{CaCO}_3$ ) koosneva mineraalse skeletiga käsnaeid (Joonis 7). Nende okised on ühe-, kolme- või neljateljelised ning okiste erinevad suurusklassid (mega- ja mikroskleerid) ei ole enamasti eristatavad. Lubikäsna elavad ainult merelises keskkonnas, enamasti madalas vees. Välimuselt meenutavad lubikäsna koralle. Lubikäsna on esinenud Kambriumist tänapäevani (Van Soest et al. 2012).



Joonis 7. Lubikäsnaad (Benton ja Harper 2020).

### Päriskäsnaad (Demospongia)

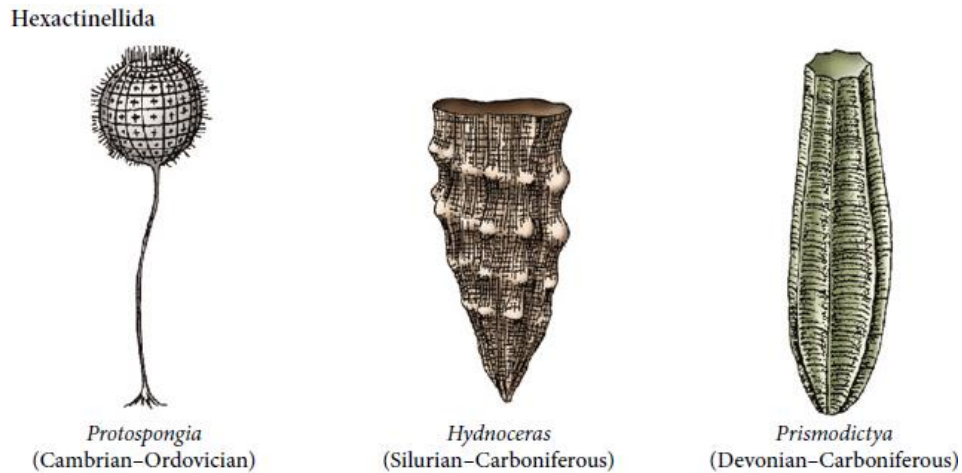
Päriskäsnaadel on ränidioksiidist või spongiinist okistest koosnev tugev skelett (Joonis 8). Nende okiste morfoloogia on mitmekesine: kirjeldatud on 12 erinevat megaskleeride põhitüüpi ja 25 mikroskleeri tüüpi (Łukowiak 2020). Päriskäsnaad asustavad erinevaid sügavusi merelistes, riim- ja mageveelistes elupaikades. Varasemalt liigitati neid ka korallkäsnaade alla. Päriskäsnaad on suurim käsnaadklass, hõlmates umbes 95% tänapäevastest käsnaaliikidest, ning on esinenud analoogselt lubikäsnaadele Kambriumist tänapäevani (Van Soest et al. 2012).



Joonis 8. Päriskäsnaad (Benton ja Harper 2020).

### Klaaskäsnaad (Hexactinellida)

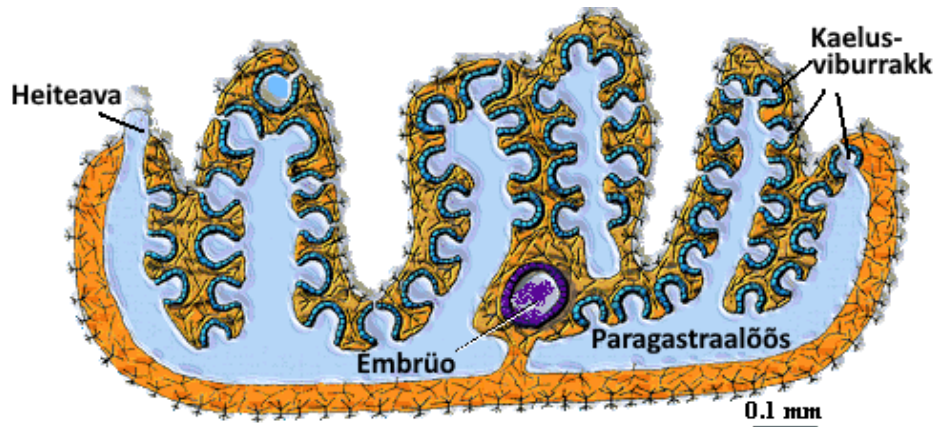
Klaaskäsnaad on kuuekiireliste keerukate ränidioksiidist okistega käsnaad, esinevad nii mega- kui mikroskleerid (Joonis 9). Kuigi klaaskäsnaad on teada kõigis ookeanides, on nad eriti iseloomulikud Antarktika ja Vaikse ookeani põhjaosa suurtele sügavustele, kus nad moodustavad klaaskäsnaariffe. Klaaskäsnaad on esinenud Eelkambriumist tänapäevani (Van Soest et al. 2012).



Joonis 9. Klaaskäsnad (Benton ja Harper 2020).

### Homoskleromorfid (Homoscleromorpha)

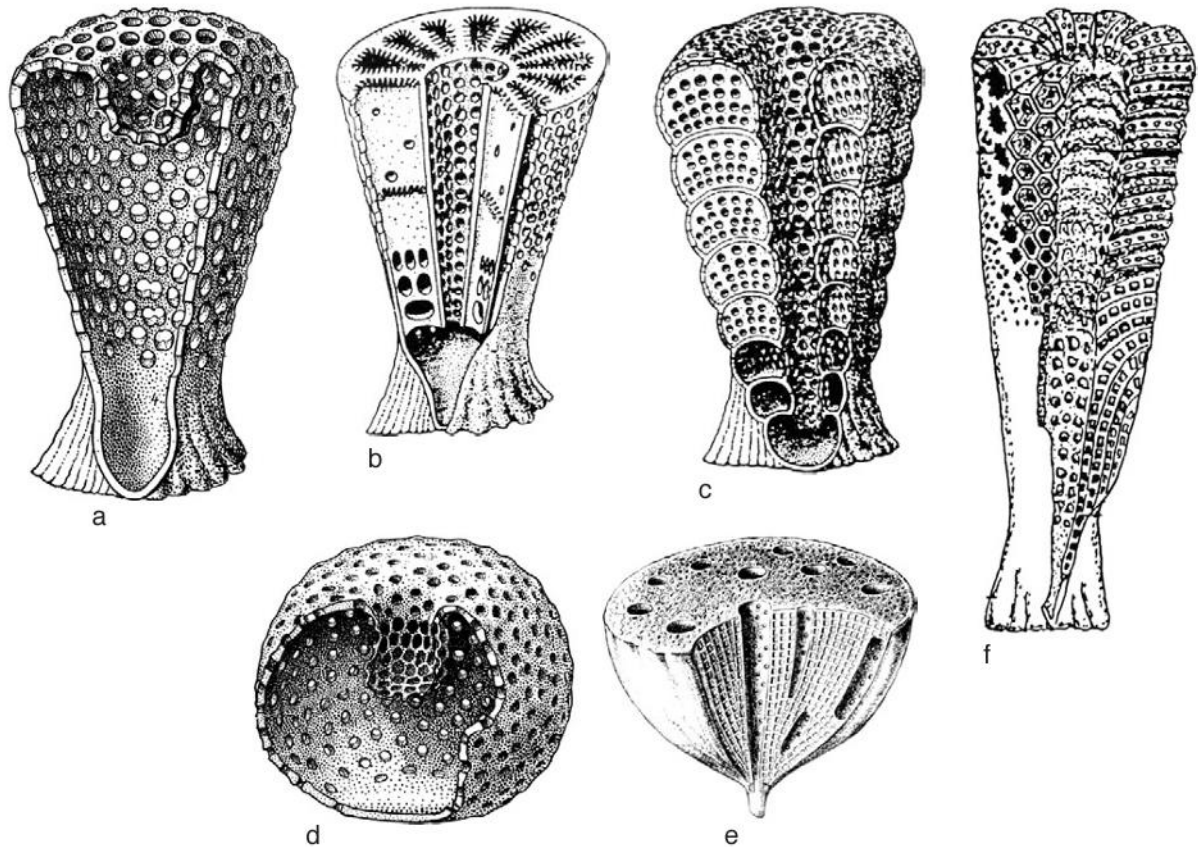
Homoskleromorfid on varem peetud osaks klaaskäsnadest, kuid tänu molekulaarsetele erinevustele vaadeldakse nüüd omaette rühmana. Need on massiivsed käsnad, mida üldjuhul iseloomustavad väga väikesed ( $< 100 \mu\text{m}$ ) ränioksised, kuid teatud liikidel võivad need ka puududa (Joonis 10). Homoskleromorfid asustavad peamiselt rannikualasid ning on esinenud Karbonist tänapäevani (Van Soest et al. 2012)



Joonis 10. *Plakina monolopha* (klass Homoscleromorpha) läbilõige (Muricy et al. 1998).

### Arheotsüaadid (Archaeocyatha)

Arheotsüaadid olid koloniaalselt rifimoodustajad käsnad, kuid elasid ka üksikisenditena (Joonis 11). Arvatakse, et nad surid täielikult välja Ajastik 2 jooksul (Munnecke et al. 2010). Arheotsüaadid asustasid madalmeresid ning neil oli kaltsiumkarbonaadist skelett, kuid pehmete kudede materjal ei ole teada (Debrenne et al. 2015).

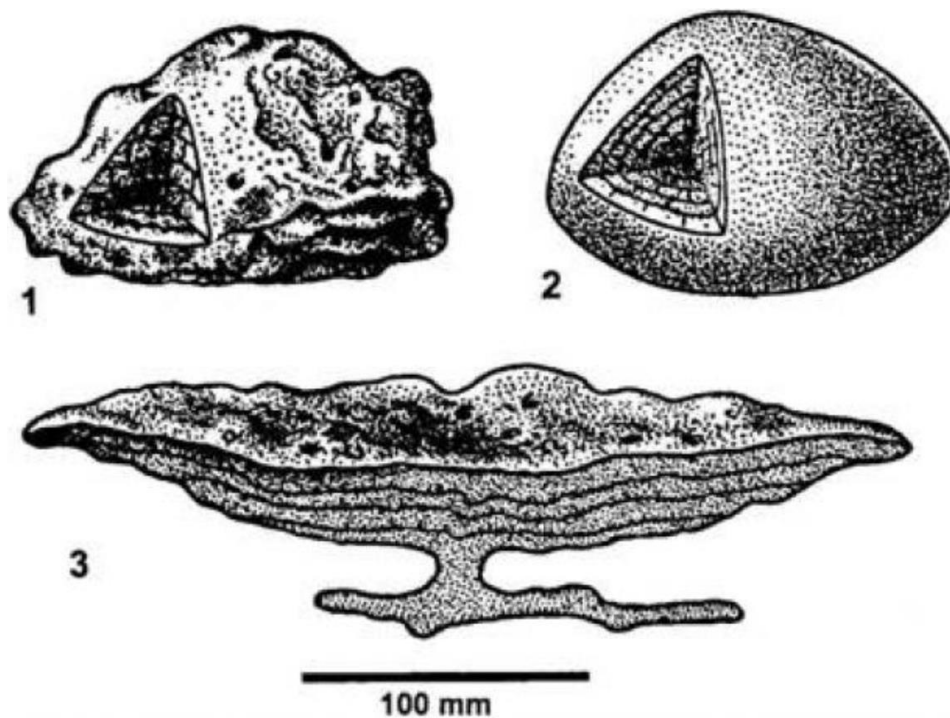


Joonis 11. Arheotsüaatide ehituse tüübid: a) üheseinaline kooniline, b) kaheseinaline kooniline, c) mitmekambriline kooniline, d) ühekambriline sfääriline, e) pokaalikujuline, f) torujas (Debrenne et al. 2015).

Arheotsüaate võiks paigutada käsnade rühma eraldi klassina või Demospongiae kõrvalharusse (Antcliffe et al. 2014). Arheotsüaatide bioloogilise olemuse üle on palju arutletud ning ajalooliselt on neid erinevate koolkondade järgselt liigitatud ainuõsseteks, käsnadeks, vetikateks, Archaeocyatha hõimkonda ja ka riiki Archaeata kuuluvaks (Kruse 1990; Rowland 2001), kuid tänapäeval loetakse neid siiski käsnade hulka (Botting ja Muir 2018).

### **Stromatoporaadid (Stromatoporoidea)**

Stromatoporaadid on täielikult välja surnud käsnaklass. Nende siseehitust iseloomustavad kaltsiumkarbonaadist horisontaalsed plaadikujulised skeletiosad, mis on ühendatud vertikaalsete sammastega (Dong 1990). Stromatoporaadid elasid madalas, soojas meres (Kershaw ja Jeon 2024) ning nende kolooniad võisid olla muguljad, kerajad, plaaditaolised või laiaili hargnevad (Joonis 12).

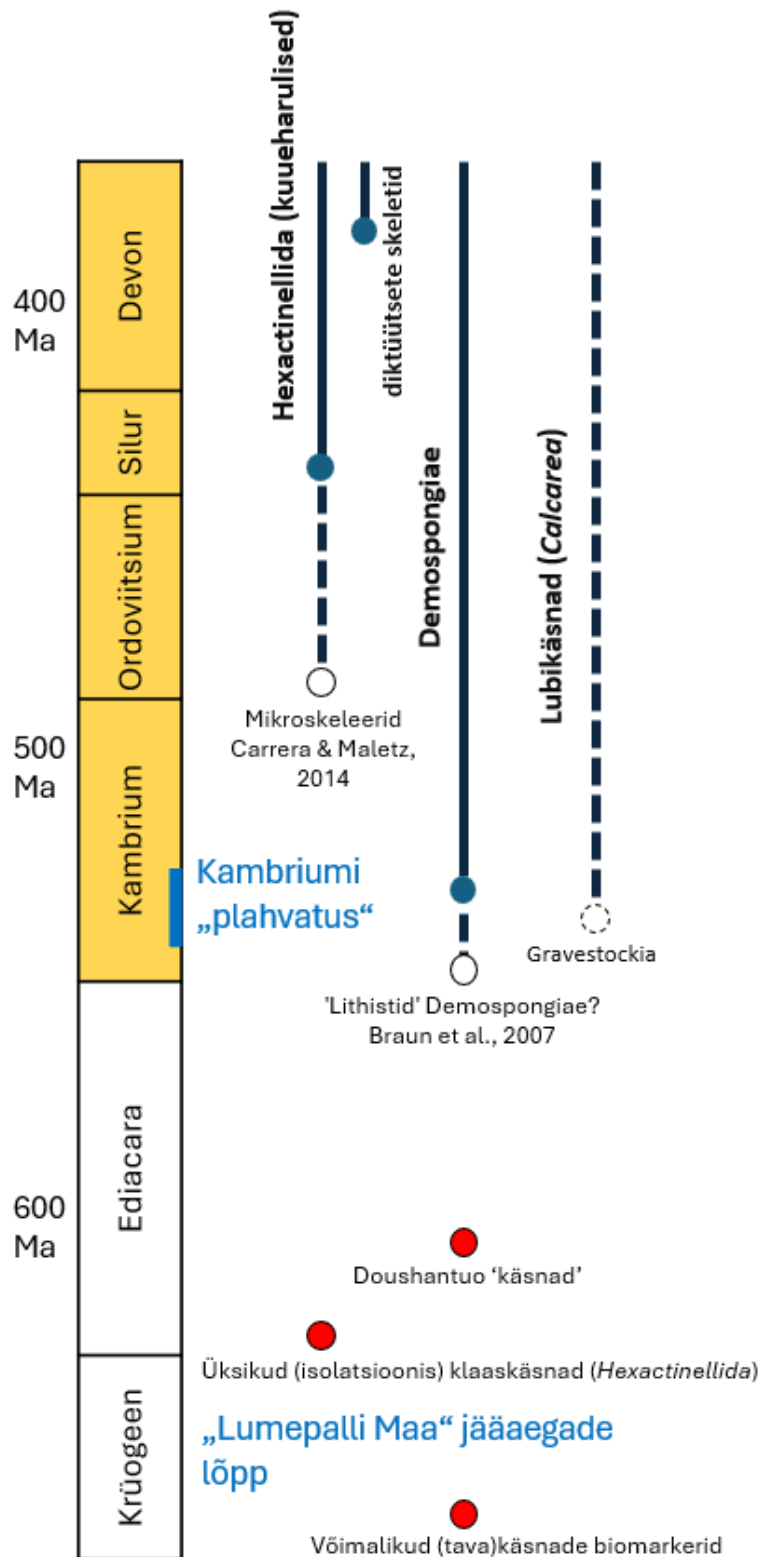


Joonis 12. Erikujulised stromatoporaatide kolooniad (Drusčić 1974).

### 3.3 Fossiliseerumine

Fossiilide uurimisel tuleb alati arvestada asjaolu, et fossiilid ei ole kunagi täielikud ja osa informatsioon võib olla kadunud. Eriti käsnade puhul on tõenäoline vaid skeleti osade (okiste) säilimine, kuna pehmete orgaaniliste kudede püsimine on haruldane ja toimub üksnes erakordsetes tingimustes (Botting ja Muir 2013). Isegi sellistel juhtudel võivad säilinud olla üksnes käsnade kontuurid (Leys 2003). Nii näiteks on klass *Homoscleromorpha* fossiilsena väga vähe tuntud, kuna need käsnad on väikesed, miniatuursete okistega, elavad madalaveelises keskkonnas, ning seetõttu on ka nende säilimine ja okiste leidmine vähetõenäoline (Muricy et al. 1998; Botting ja Muir 2018). Vanimad päriskäsnade biomarkerid aga pärinevad juba Kürogeeni ajastust, kuid kindlad tõendid pärinevad siiski Kambriumi „plahvatuse“ ajast (Joonis 13).

Erakordse säilivusega kivistisi, kaasa arvatud organismide fossiilseid pehmeid kudesid võib leida *Lagerstätte*'des (Gueriau ja Bertrand 2015; Woolley et al. 2024). Tavaliselt säilivad pehmed koed sellistes leikukohtades orgaanilise süsiniku lamendunud kihtidena või mineraalse kattena, mis võib sisaldada informatsiooni ka käsnade ehituse kohta (Botting 2004). Teatud määral võivad pehmed koed säilitada kolmemõõtmelisuse – seda hilisema (ümber)mineraliseerumise, näiteks püriidistumise korral (Farrell 2014; Gueriau ja Bertrand 2015; Woolley et al. 2024).



Joonis 13. Ajaskaala koos olemasolevate klasside kroonrühmade varaseimate andmetega, sealhulgas kindlate kroonrühmade andmetega (tumedad ringid), tõenäoliste kroonrühmade andmetega (valged ringid) ja võimalike, kuid ebatõenäoliste kroonrühmade andmetega (katkendjoonega ringid). Näidatud on ka valitud ümberlükatud ja kinnitamata varasemad andmed (seest punased ringid) (Botting ja Muir 2018).

Pehmete kudede säilimine saab toimuda tänu püriidistumisele või algse materjali asendumisele rāni või fosfaadiga, ehk ümberkristalliseerumisele või ümbermineraliseerumisele. Näiteks rānistumisel tungib vesi, mis on rikastatud rānidioksiidiga, organismi pooridesse (Butts 2014). Seal sadestumisel asendab see järk-järgult algse materjali. Aja jooksul muutub algne materjal täielikult rānidioksiidiks, säilitades originaalse struktuuri, sealhulgas mõningatel juhtudel ka pehmed koed (Butts 2014). Kambriumi-vanuselitest Burgess Shale'i tüüpi leiukohtadest on leitud erilisi pehmete kudede fossiile, mis on säilinud orgaanilise süsiniku kujul, kuid okised sellistel tingimustel ei säili (Gaines et al. 2012; Botting ja Peel 2016).

Kāsnade skeletimaterjali säilimine on erinev ning sõltub paleokeskkonnast ja taksonoomilisest rühmast. Ülilubistunud (*hypercalcified*) kāsnad on fossiilandmestikus levinumad ja mitmekesisemad võrreldes tänapäevaste päriskāsnadega (*sclerosponges*) (Senowbari-Daryan ja García-Bellido 2002; Wōrheide 2008). Osad kāsnarühmad olid olulised rifiehitajad – näiteks Siluri stromatopoorid ja rühm Permi ajastul elanud kāsnasid polüfüleetilise rühmast Sphinctozoa (Rigby ja Jr 2006; Nestor ja Webby 2013).

Rānikāsnade fossiilne andmestik on varajaste kāsnade puhul kõige olulisem, kuid andmete lünklikkuse tõttu teatud rühmade suhtes kallutatud. Madalas soojas vees lahustuvad kāsnade okised kiiresti (Woosley et al. 2012; Bertolino et al. 2017). Erinevatesse klassidesse kuuluvate kāsnade okised lagunevad erineva kiirusega, näiteks Hexactinellida ehk klaaskāsnade okised lagunevad kiiremini kui Demospongia ehk päriskāsnade okised (Bertolino et al. 2017). Rāniokiste säilimise tõenäosus on suurem, kui nad mattuvad enne lahustumisprotsessi ja ei satu kokku settes leiduvate korrodeerivate poorivedelikega (Land 1976).

Enne stromatopooride ilmumist Ordoviitsiumi ajastul oli suuremal osal kāsnadest õhuke kehaseinkoos lahtiste okistega ning nende fossiilid on säilinud tavaliselt mudastes ja savistes keskkondades (Carrera ja Maletz 2014). Varajaste kāsnade skeletid ei ole üldjuhtudel tervikuna säilinud, kuna lagunemisprotsess algas koheselt peale kāsna hukkumist ning tavapärase elutegevuse tõttu merepõhjas on skelettide detailid kadunud. Vāhesed okised, mis on leitud Kambriumi ja Ordoviitsiumi lubjakividest, on ebahariliku morfoloogiaga, mis ei ühti tänapäevaste kāsnade omaga (Zhang ja Pratt 1994; Carrera ja Maletz 2014).

Avamere tingimustes on kiire mattumine tavaline, mis on võimaldanud paljudes piirkondades säilida pealtnāha täiuslikud, selgete piirjoontega okise-skelettidel, millel puuduvad pehmed koed. Kuid ka kõige paremini säilinud skelettide puhul on üldjuhul mõningane informatsioon kadunud, mistõttu ei leita näiteks mikroskleere peaagu kunagi, kuid neid on võimalik avastada lubjakivi lahustamisel (Riding 1974).

On leitud ka, et fossiili skelett võib säilida õhukese süsinikukihina, mis tekib organismi kattumisel mikroobide orgaanilisest ainest kihiga, mis omakorda muutub süsinikuks ja säilib peenes settes kiire matmise tõttu. Alternatiivselt võib süsinikukiht moodustuda organismi enda skeletimaterjalist, mis polümeriseerub kohapeal ja koguneb pärast skeleti demineraliseerumist (Mus 2014). Selliste tunnustega fossiile on varasemalt leitud ka Burgess Shale'i tüüpi leiukohtadest (Botting ja Butterfield 2005) ning Kalana *Lagerstätten* (Tinn et al. 2022).

### **3.4 Käsnafossiilide uurimise väljakutsed**

Käsnade teadaolev evolutsiooniline ajalugu on olnud pidevas muutuses ning täienenud tulenevalt uutest leidudest ning uurimismeetodite ja vahendite arengust, kuid terviklik ülevaade nende bioloogilise mitmekesisuse kohta on senimaani suures osas puudulik (Van Soest et al. 2012).

#### **Käsnade molekulaarse kella andmed**

Üheks fossiilide vanuse määramiseks on nn „molekulaarse kella“ meetod. See põhineb eeldusel, et DNA, RNA või valkude molekulaarsed järjestused koguvad mutatsioone suhteliselt konstantsel kiirusel aja jooksul ning mutatsioonide sageduse või hulga analüüs määrab seega ära liigi esinemise vanuse (Kimura 1968). Seda meetodit kasutatakse eriti liikide puhul, mille fossiilseid tõendeid on vähe või pole üldse. Tihtipeale on aga saadud tulemused vastuolus fossiilileidudega (Cunningham et al. 2017). Nii näiteks on tänapäevaste päriskäsnade (*Demospongiae*) fossiilandmestik hästi säilinud ning fossiilide põhjal on võimalik küllaltki hästi vanust määrata, kuid see ei lähe kokku molekulaarse kella järgse vanusega, mis näitab käsnade palju varasemat päritolu (Sperling et al. 2010).

Näiteks on tänapäevaste klaaskäsnade (*Hexactinellida*) üheks peamiseks tunnuseks nende kuueharulised okised, kuid fossiilseid käsnasid ei saa selle tunnuse järgi kindlalt määrata, sest kuueharulisi okiseid leidub ka paljudes teistes varajaste käsnade rühmades (Botting ja Butterfield 2005). Varaste käsnade seas on arvukalt mitmesuguse skeletiehitusega harusid, mis aga võivad olla evolutsiooni käigus mitmekesisestunud. Nii näiteks leidub paljudel varastel käsnadel kokkusulandunud okised, kuigi kõige vanemaks vormiks peetakse eraldunud okiseid (Dohrmann et al. 2008, 2013). Samuti on oletatud, et Eelkambriumi käsnade tüvirühmad olid okisteta ja võib-olla ka ebakorrapärase kujuga, kuid Vara-Paleosoikumini käsnafossiilid räägivad sellele vastu. Samuti oleks molekulaarse kella andmetel (Botting ja Muir 2018) pidanud juba Krüogeeni või Ediacara ajastul toimuma käsnade kroonrühma lahknemine, kuid arvatavate käsnadena kirjeldatud Eelkambriumi fossiilid ei kuulu Bottingi ja Muiri sõnul siiski (2018) päriskäsnade hulka. Seega

võiks molekulaarse kella põhjal arvata, et Eelkambriumi setetes peaks leiduma hulgaliselt selgelt äratuntavaid käsnafoossiile, mis kuuluksid tänapäeva käsna peamistesse rühmadesse.

### **Käsnafoossiilandmestik**

Botting ja Muir (2018) arvasid, et kui käsna Eelkambriumis eksisteerisid, olid nad suure tõenäosusega okistega ja selgelt eristuva morfoloogiaga. On võimalus, et käsna arenesid keskkondades, kus säilimistingimused olid halvad. Näiteks on võimalik, et varasemates merekeskkondades oli räni stabiilsem ja see võib seletada, miks ei leita okistega käsnafoossiile varasematest perioodidest – räni kasutati teiste organismide poolt rohkem ära, muutes selle vähem kättesaadavaks käsnafoossiilide säilimise jaoks. Elukeskkond süvameres, mandrilava äärealadel või süvamere tasandikel võis lasta evolutsioonil toimuda märkamatu, ilma paleontoloogilist jälge jätmata (Muir ja Botting 2015). Seda seisukohta toetavad ka Lõuna-Hiina käsnafoossiilid, kuhu kuuluvad mõned taksonid, mis võisid elutseda avaookeanis (Li et al. 2015).

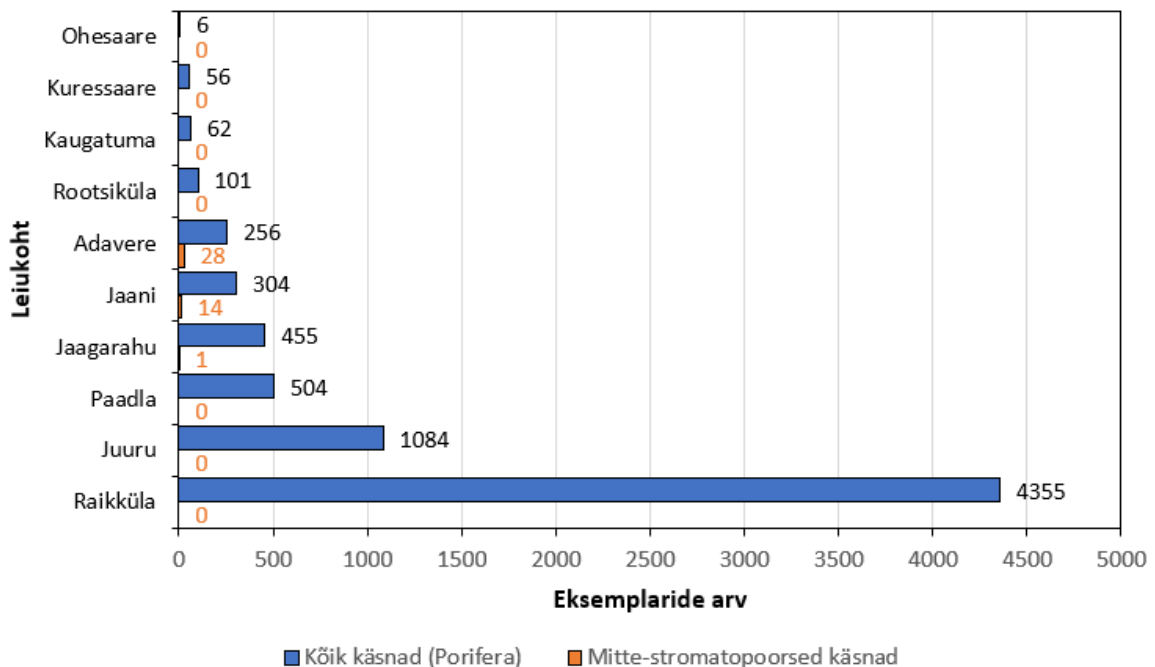
Mitmetel ülelubistunud käsnafoossiilidel puuduvad ränidioksiidist okised ning seetõttu on nende seos lubikäsnafoossiilide (Calcarea) klassiga ebaselge, kuid molekulaarse kella analüüside kohaselt (Erwin et al. 2011) oleks pidanud see klass eksisteerima juba Kambriumis (Sperling et al. 2010).

Enamik Kambriumi ja Ordoviitsiumi käsnafoossiilide kohta kogutud andmeid puudutab liike, mida ei saa kindlalt ühtegi klassi paigutada. Eelkambriumist on kirjeldatud mitmeid käsnafoossiile (Steiner et al. 1993; Li et al. 1998; Zhang et al. 1998; Muscente et al. 2015), ent nende foossiilide tegelik süstemaatiline kuuluvus ei ole sugugi selge. Botting ja Muir (2018), kes on uurinud varajasi käsnafoossiilide kirjeldatud foossiile, tõdesid, et usaldusväärseid käsnafoossiile Eelkambriumist tegelikult leitud ei ole.

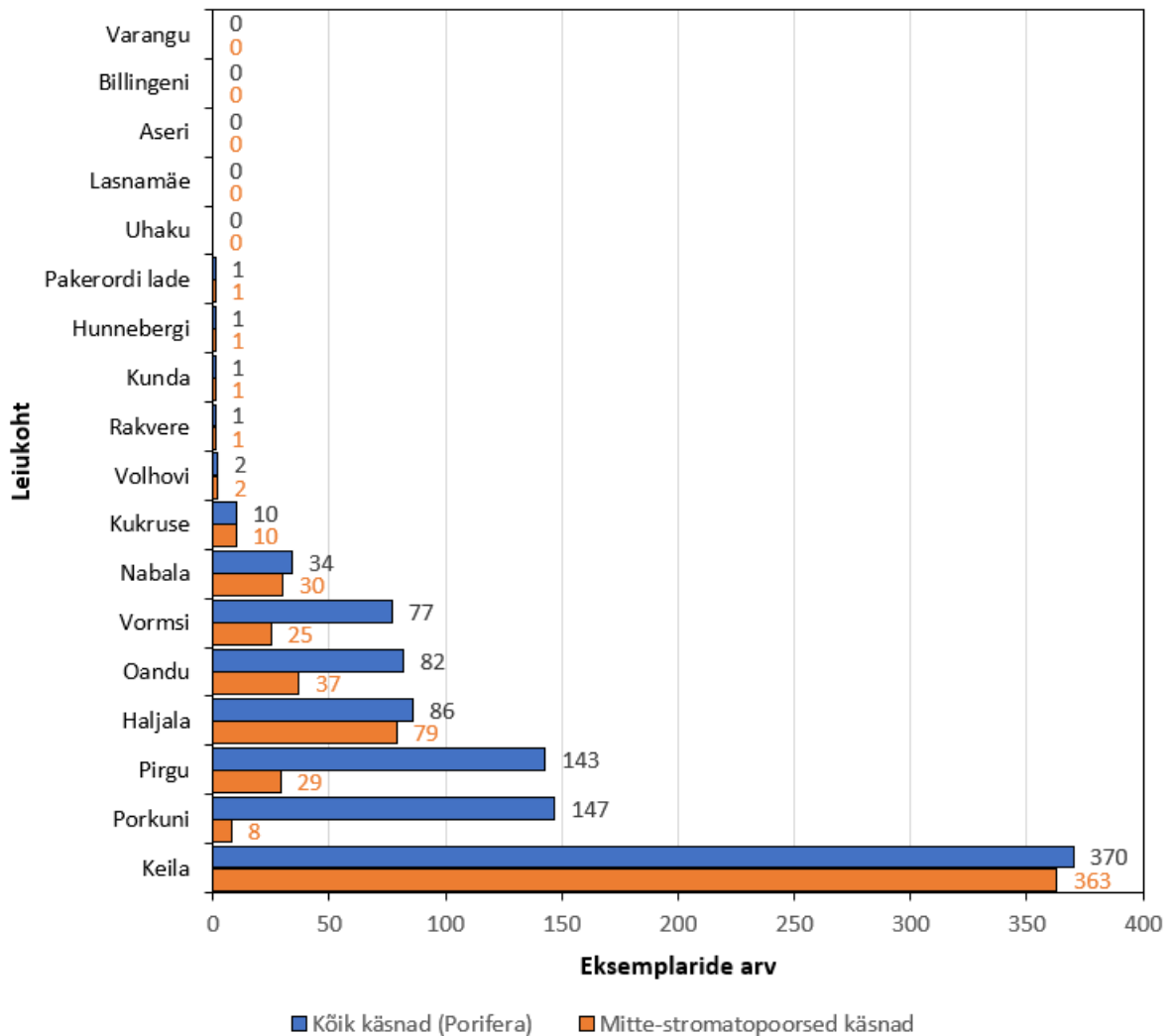
Üheks problemaatiliseks rühmaks on läbi ajaloo peetud arheotsüaate ning nende kuulumine konkreetse klassi on olnud tugeva vaidluse all. Nende foossiilidelt ei ole leitud käsnafoossiilide iseloomulikke okiseid ning samuti puuduvad neil märgatavad seosed päriskäsnafoossiilidega, mis võiks anda aimu nende täpsemast olemusest. Morfoloogia ja paljunemismustrite põhjal on aga praeguseks järeldatud, et arheotsüaadid siiski kuulusid päriskäsnafoossiilide hulka (Botting ja Muir 2018). Vastuolusid foossiilide uurimises on tekkinud ka foossiilide keemiliste ühendite tõlgendamisel – nii on käsnafoossiilide pärinevaid keemilisi foossiile (Brocks et al. 2016) kahtluse alla seadnud Antcliff (2013) ning Antcliffe koos kolleegidega (Antcliffe et al. 2014), kes on märkinud, et sarnaseid keemilisi ühendeid võisid moodustada ka näiteks punavetikad.

### 3.5 Eesti käsnafossiilid

Eesti alade ja laiemalt Balti piirkonnast pärit Siluri ja Ordoviitsiumi ajastu käsnafossiile on uuritud juba 19. sajandil (Eichwald 1830, 1852; Schmidt 1858; Lindström 1888). Põhjalikke uuringuid viimastel aastakümnetel selles osas on läbi viinud Hollandi paleontoloog Freek Rhebergen (Rhebergen 2004, 2007, 2009, 2014; Botting ja Rhebergen 2011). Paljud Balti alade käsnafossiilide leiud Saksamaa, Hollandi ja Rootsi (Gotlandi saared) aladelt on sinna sattunud Vara-Pleistotseeni-aegsete jõgedesüsteemi abil (Rhebergen ja von Hacht 2000; Rhebergen 2004, 2009, 2014). Nende seast on tuvastatud ka uusi käsnaliike nagu *Haljalaspongia inaudita* (Botting ja Rhebergen 2011) ja *Brevaspidella dispersa* (Rhebergen 2014). Valdav osa Eesti aladelt leitud käsnafossiilidest on pärit Siluri ladestust ning nendest 61% Raikküla lademest (Joonis 14). Ordoviitsiumi ladestusse kuuluvatest käsnafossiilidest 39% on leitud Keila lademest ning enamus nendest (98%) on nn. mitte-stromatoporsed käsna (Joonis 15). Valdav osa Keila lademest kirjeldatud käsnaadest on andmebaasis *Solenopora* nime all (Riding 2004). See on rühm, mille taksonoomiline asend on pikka aega olnud ebaselge, kuid mõned uurijad loevad teda lubikäsnaade hulka (Riding 2004). Devoni ladestusse kuuluvaid käsnafossiile on senimaani leitud vaid Pļaviņase lademest Marinova karjäärast (Kleesment et al. 2013) kokku 33 eksemplari.



Joonis 14. Siluri ladestust pärit käsnafossiilide eksemplaride arv leiukohtade järgi.



Joonis 15. Ordoviitsiumi ladestust pärit käsnafossiilide eksemplaride arv leiukohtade järgi.

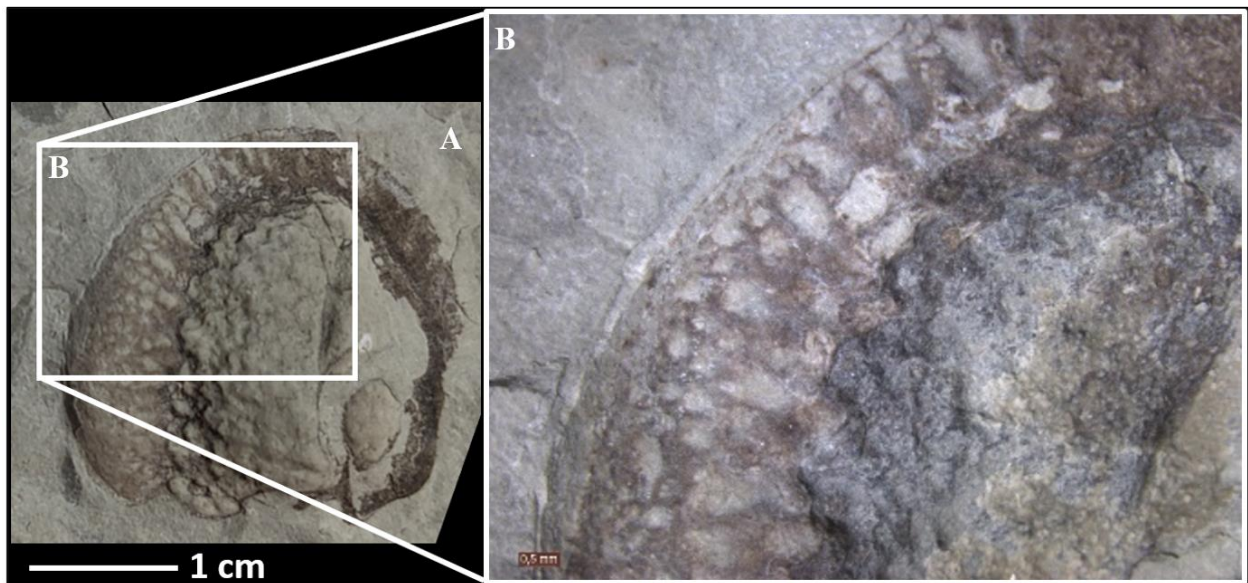
### 3.6 Kalana *Lagerstätte* fossiilid

Kalana *Lagerstätte*'st on Tartu Ülikooli geoloogia osakonna teadlaste ja tudengite poolt kogutud suurel hulgal materjali. Kogutud kivimpalade hulk, millel on tuvastavaid käsnafossiile, jääb vahemikku 450-500. Käsnafossiilide seas leidub mitmesuguseid säilivusvorme. Enamik fossiile on säilinud lamendunult, õhukeste süsinikukelmetena. Mõned käsnafossiilid on säilinud 1-2 mm paksustena, osaliselt on neil alles kolmemõõtmeline struktuur. Vaid üksikutel fossiilidel on esialgne kolmemõõtmeline vorm säilinud enam-vähem täielikult. Fossiilide läbimõõt varieerub ligikaudu 0,5 cm ja 7 cm vahel. Ligikaudu 40 käsnaeksemplari on kahepoolsed, s.t säilinud on nii põhifossiil (ingl k. *part*) kui ka selle vastaspool (ingl k. *counterpart*).

Kalana käsnafossiilide seast valisin esmaseks uuringuks välja võimalikult eripalgelised esindajad ja vaatlesin neid lähemalt. Väljavalitud paladest tehtud kuue fossiili fotod ja osaliselt ka

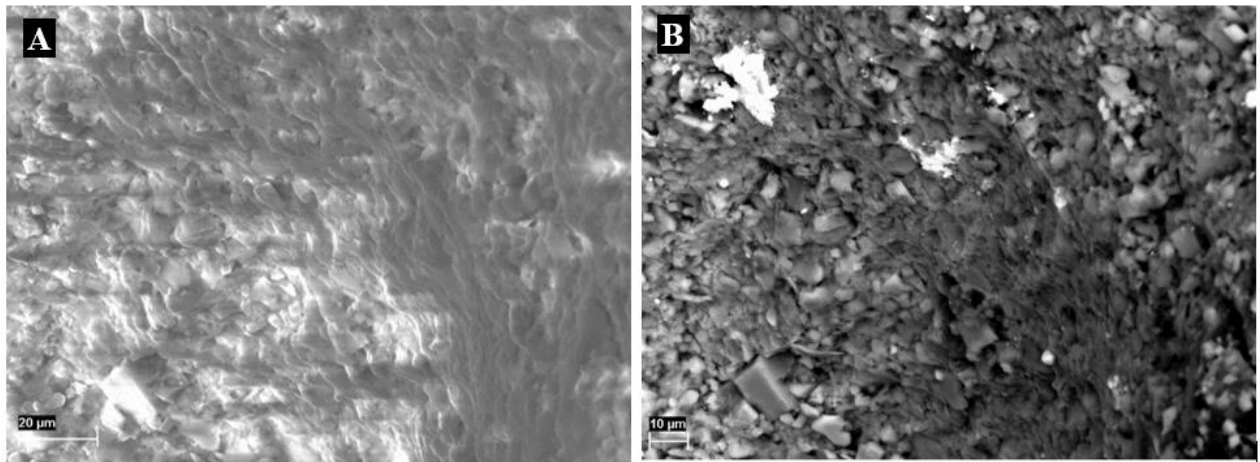
suurendusega pildistatud piirkonnad ning SEM ja EDS analüüsi tulemused on toodud järgnevatel joonistel (Joonis 16-Joonis 26).

**Fossiil nr 1** on läbimõõduga ca 2,5 cm, ümara kujuga (Joonis 16, A). Keskosa on tihedama struktuuriga, servaala on hõredam. Värvuselt on fossiil hallikaspruun heledamate laikudega. Lähemalt vaadates on näha, et fossiili pind koosneb üksteisega ühendatud väikestest kambrikestest või kanalitest (Joonis 16, B).

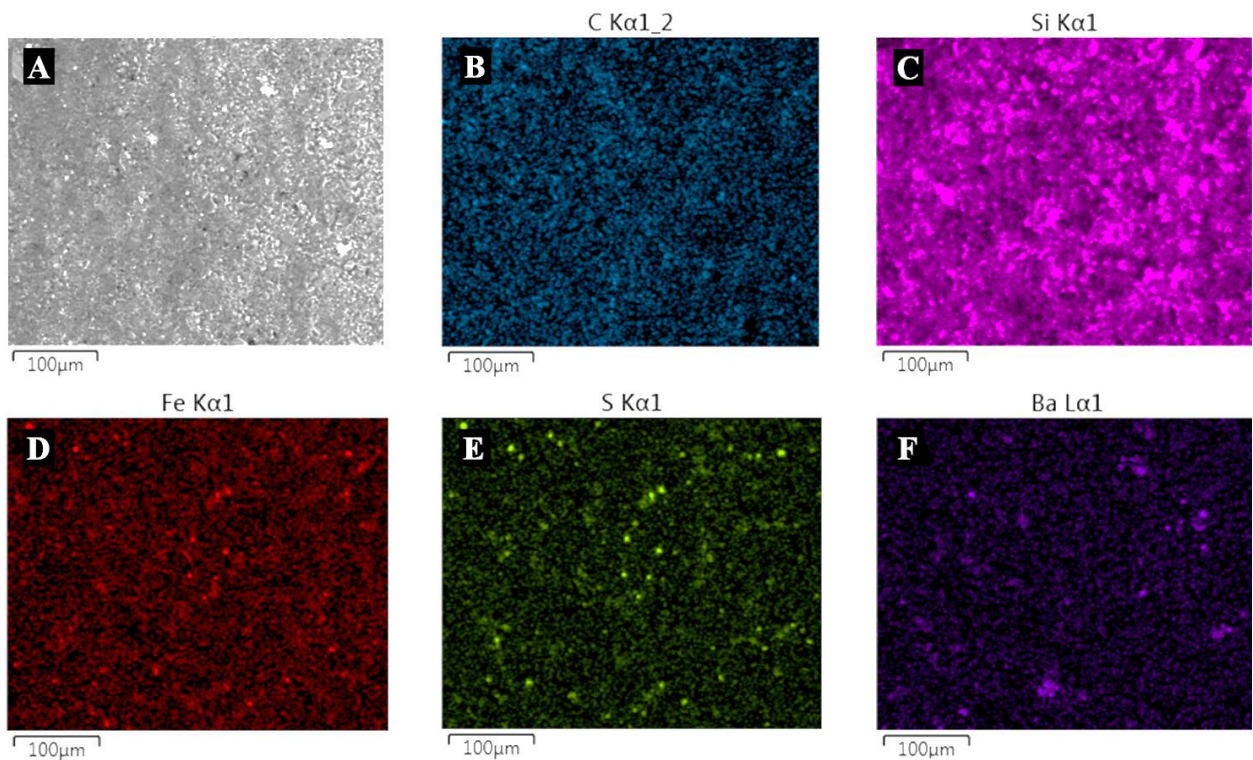


Joonis 16. Fossiil nr 1. Foto (A) ja suurendus (B).

Suurenduse abil on servadel paiknevad kambrikujulised struktuurid paremini näha. Pind on kare ja ebatasane. Fossiili keskosa tundub olevat tihedam ja kompaktsem. Fossiil on hästi säilinud, detailid on suhteliselt selgelt eristatavad. SEM fotodelt (Joonis 17 ja Joonis 18, A) on eri toonides näha keemiliste elementide jaotus fossiilide pinnal. Fotodel on näha heledam karbonaatne põhimass ja tumedate laikudena süsinikurikkad kohad käsna kehas. Väiksema suurendusega SEM fotol (Joonis 18, A) on tuvastatav süsiniku võrkja mustri levik. Kõrvutades fossiili pinnalt tehtud SEM foto EDS analüüsil saadud elementide jaotuskaartidega (Joonis 18) on ning EDS jaotuskaardilt eredama sinisega (Joonis 18, B). Räni levikupilt (Joonis 18, C) näitab fossiili suurt ränisisaldust. Üksikute mineraalidena on näha püriidi (Joonis 18, D ja E) ja barüüdi (Joonis 18, F) levikut. Fossiili pinnalt tehtud EDS analüüsi põhjal saadud elementide levikupildil oli lisaks välja toodud elementidele ka näha magneesiumi (Mg), alumiiniumi (Al), kaaliumi (K), kaltsiumi (Ca) levikut (Joonis 18). Suurema kontsentratsiooniga eristus räni, kaltsiumi, kaaliumi, magneesiumi ja ka alumiiniumi sisaldus ning ülejäänud elemendid esinevad pigem vähesel määral ja üksikutes väikestes piirkondades.



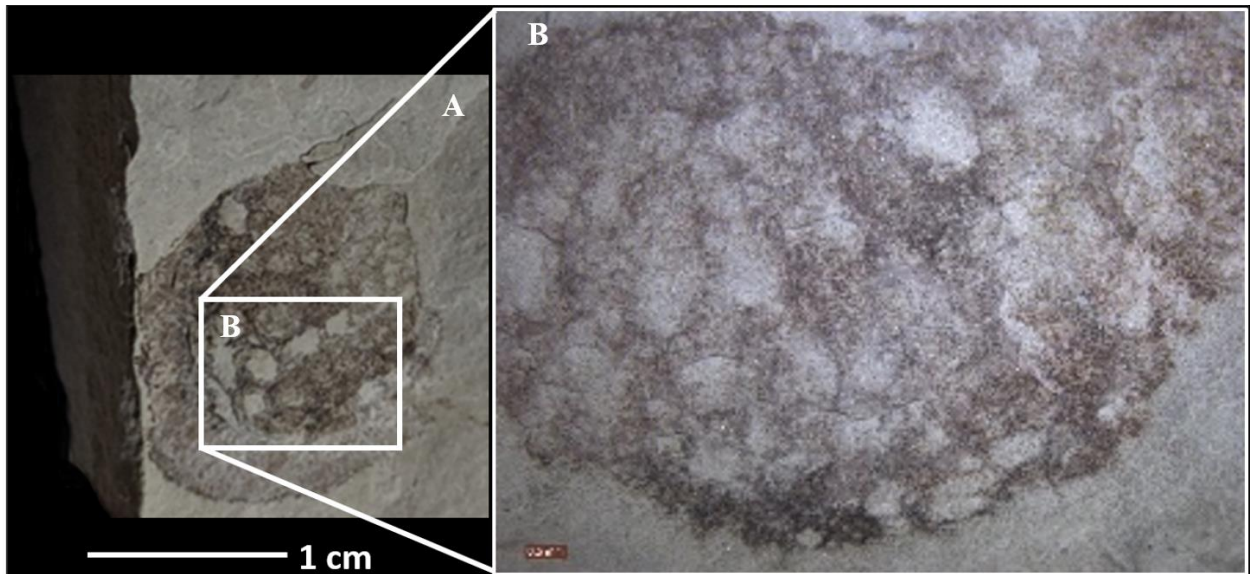
Joonis 17. Erineva suurendusega SEM fotod fossiili nr 1 pinnalt: väiksem suurendus (A) ja suurem suurendus (B). Fotodel on näha karbonaatne (heledam) põhimass ja tumedate laikudena süsinikurikkad kohad käsna kehas.



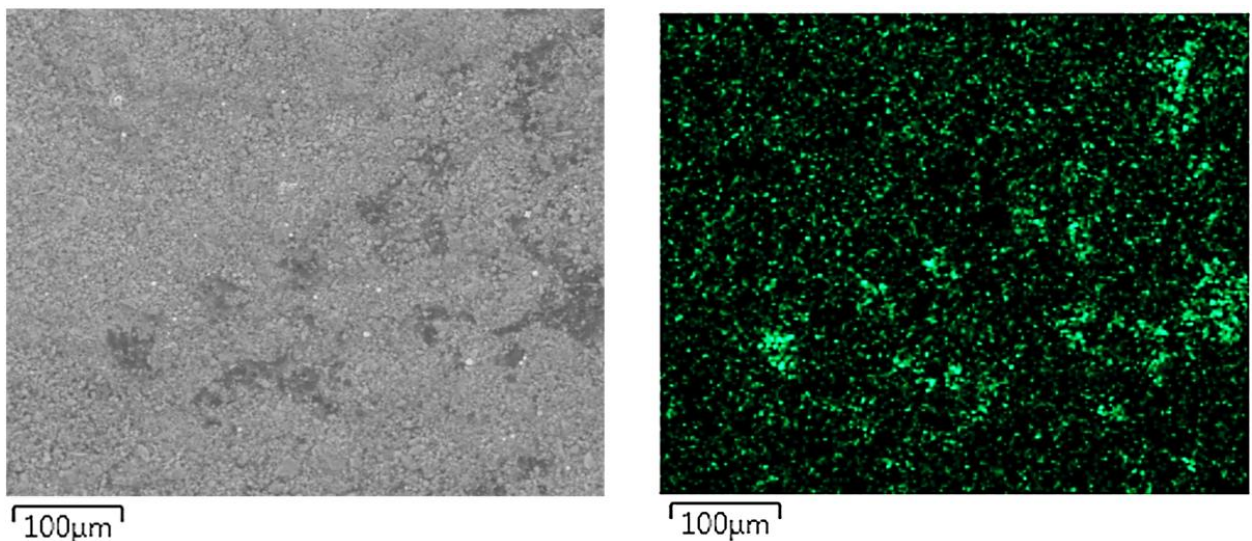
Joonis 18. Fossiili nr 1 pinna SEM foto (A) ja EDS baasil leitud elementide jaotuskaardid: süsinik (B), räni (C), raud (D), väävel (E), baarium (F).

**Fossiil nr 2** on läbimõõduga ca 1,5 cm, küllaltki ümara, ringja kontuuriga ja tasapinnaline (Joonis 19, A). Suurendusega fragmenti vaadates on näha, et fossiili pind on kaetud keeruka ja peene võrgustikuga (Joonis 19, B). Struktuur sarnaneb kärje struktuurile, kus väiksemad kambrid ühinevad suuremaks tervikuks. Fossiil on küllaltki hästi säilinud ja kivimist selgelt eristatav, kuigi

mõningane piirjoonte hajumine on nähtav servades. Detailid on samuti küllaltki selgelt eristatavad. SEM fotol eristuvad suurema süsiniku kontsentratsiooniga tumedamad alad, mida on ka näha EDS fotol, kus kõrgema süsiniku sisaldusega piirkonnad selgelt eristuvad (Joonis 20).

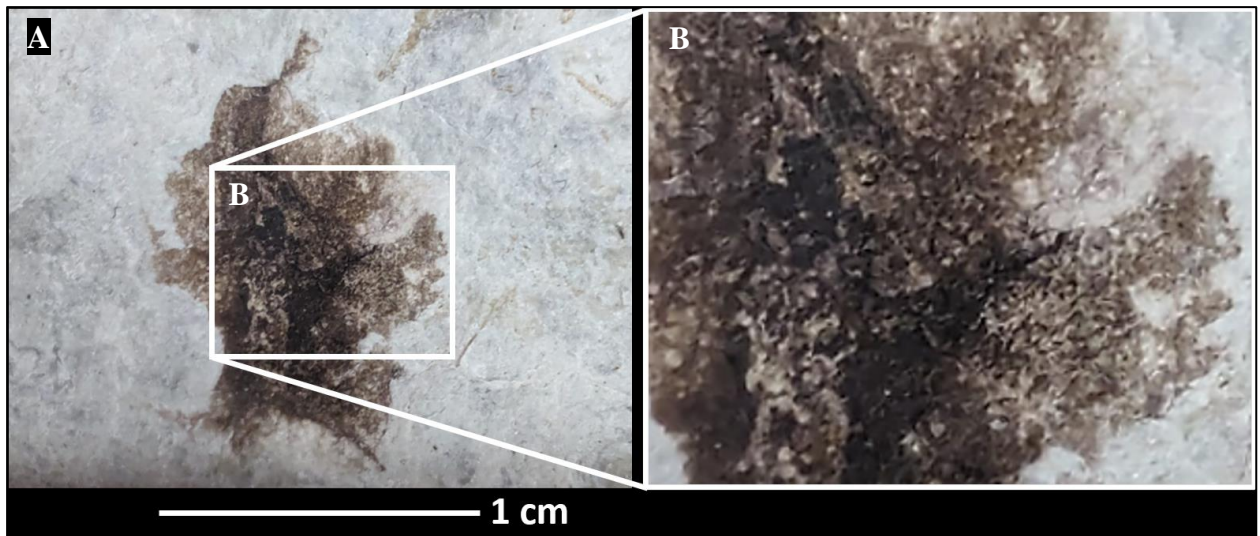


Joonis 19. Fossiil nr 2. Foto (A) ja suurendus (B).



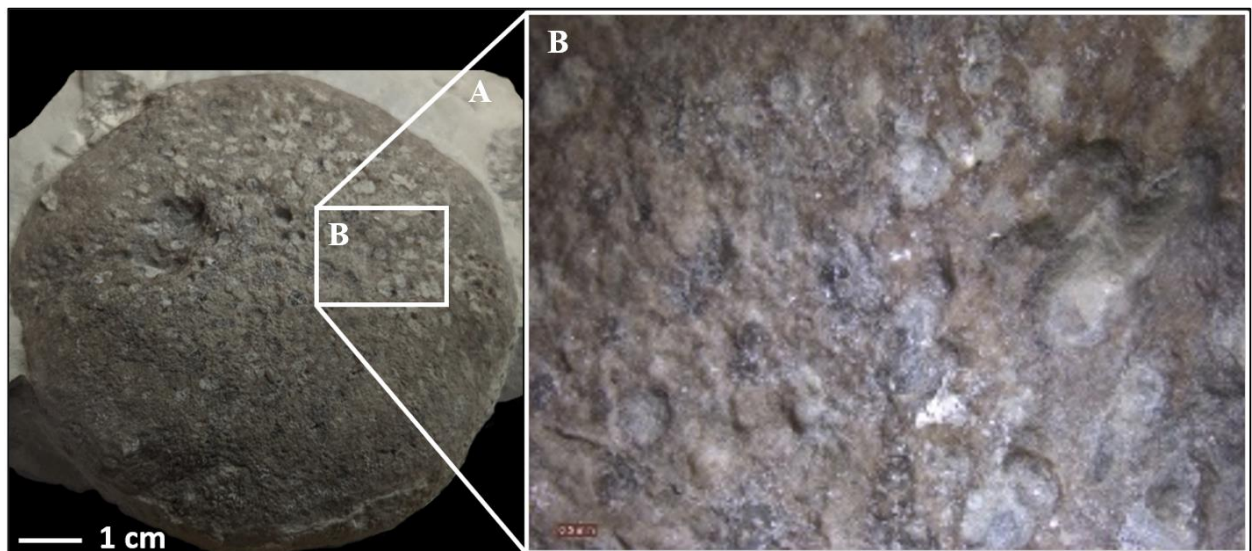
Joonis 20. SEM foto (vasakul) ja EDS foto süsiniku sisalduse jaotusega (paremal) fossiili nr 2 pinnal. Süsiniku suurema kontsentratsiooniga alad on SEM fotol näha tumedama halliga, EDS fotol eredama rohelisega.

**Fossiil nr 3** on läbimõõduga ca 0,9 cm, tumepruun, kohati mustjashalli varjundiga (Joonis 21). Fossiil on ebakorrapärase kujuga, väljaulatuvate osadega. Fossiili servad on sakilised ja ebahühtlased, eristatav on tumedam karikakujuline keskosa. Fossiil on küllaltki hästi säilinud, kuigi selle piirjooned on kohati ebamäärased.

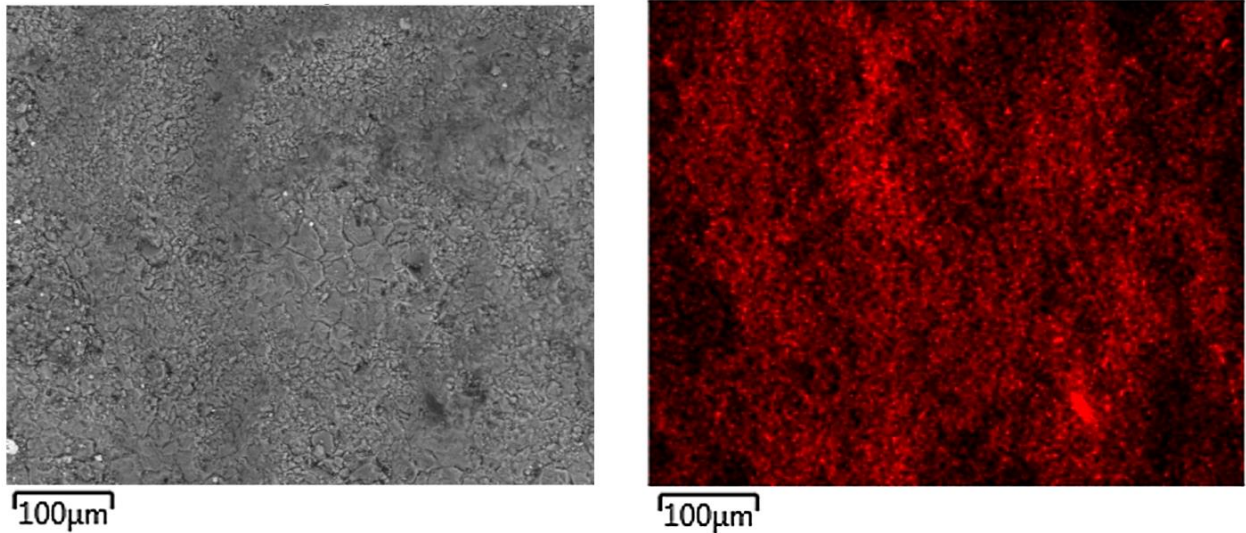


Joonis 21. Fossiil nr 3. Foto (A) ja suurendus (B).

**Fossiil nr 4** on ümar ja kuplikujuline (Joonis 22, A). Fossiili läbimõõt on ca 6 cm, lähemalt vaadates on näha, et fossiili sees on rohkelt tihedalt asetunud väikeseid kambrikesi või õõnsusi, mis moodustavad võrgustiku (Joonis 22, B). Õõnsused on väikesed ja ühtlaselt jaotunud üle kogu fossiili. Fossiil on hästi säilinud, detailid on selgelt eristatavad. Sarnaselt teiste fossiilide SEM ja EDS fotodele, on näha selgelt eristuvad suurema süsiniku kontsentratsiooniga tumedamad alad käsna struktuurina (Joonis 23).

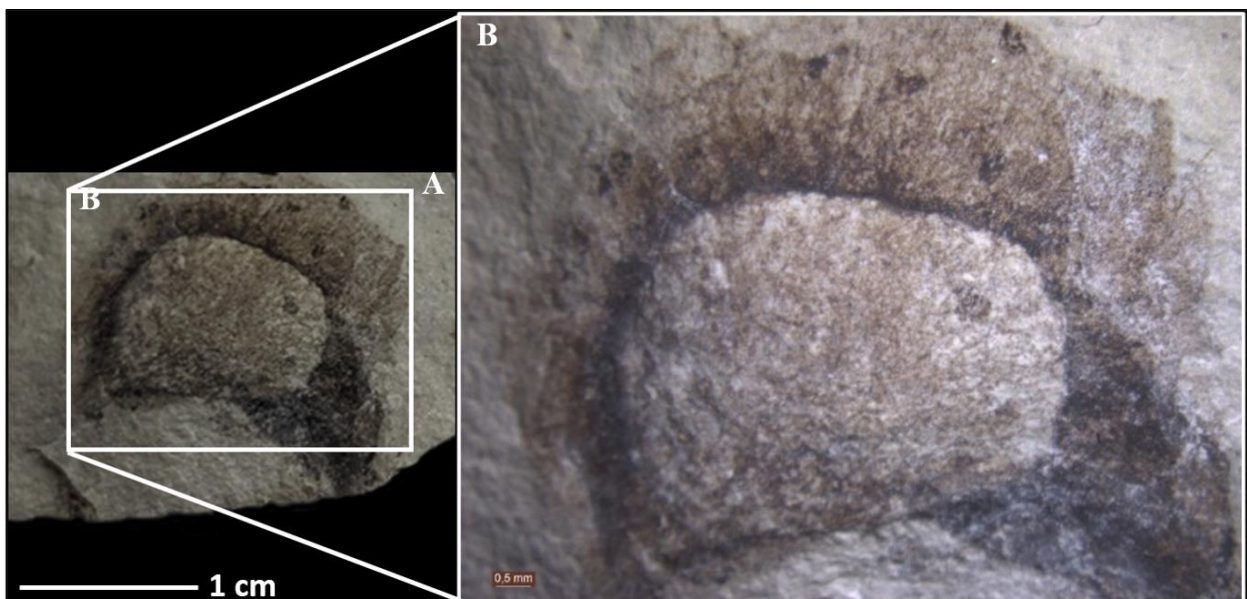


Joonis 22. Fossiil nr. 4. Foto (A) ja suurendus (B).



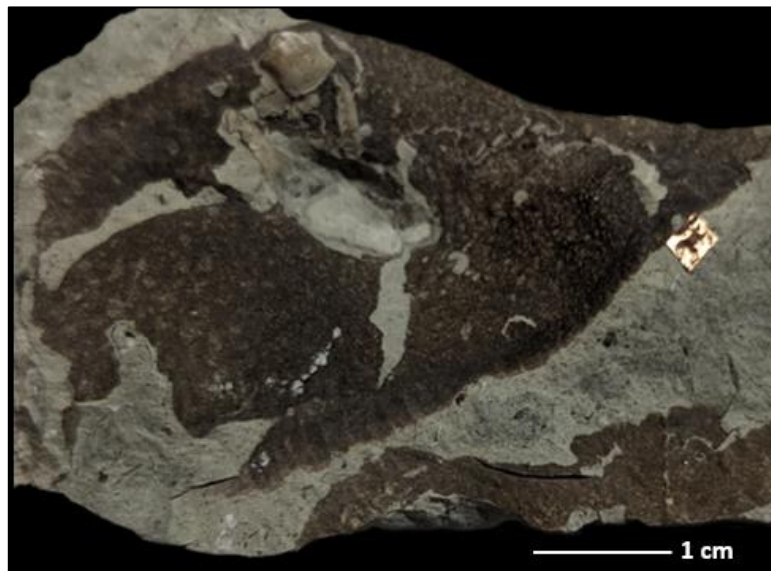
Joonis 23. SEM foto (vasakul) ja EDS foto süsiniku sisalduse jaotusega (paremal) fossiili nr 4 pinnal. Süsiniku suurema kontsentratsiooniga alad on SEM fotol näha tumedama halliga, EDS fotol eredama punasega.

**Fossiil nr 5** on läbimõõduga ca 1,5 cm, millel on poolringi meenutav tasapinnaline vorm mida ümbritseb omapärane harjaseid meenutav tumepruun äär, mis on tumedam fossiili keskme suunas (Joonis 24, A). Pind on kaetud peene võrgustikuga, mis on keskosas hallikaspruun, eri tumedusega varjunditega. Suurendatud fotolt nähtub selgemalt, et servad on tumedamad (Joonis 24, B). Pind on kare ja ebatasane. Fossiil on küllaltki hästi säilinud, kuigi on näha mõned kahjustatud osad.

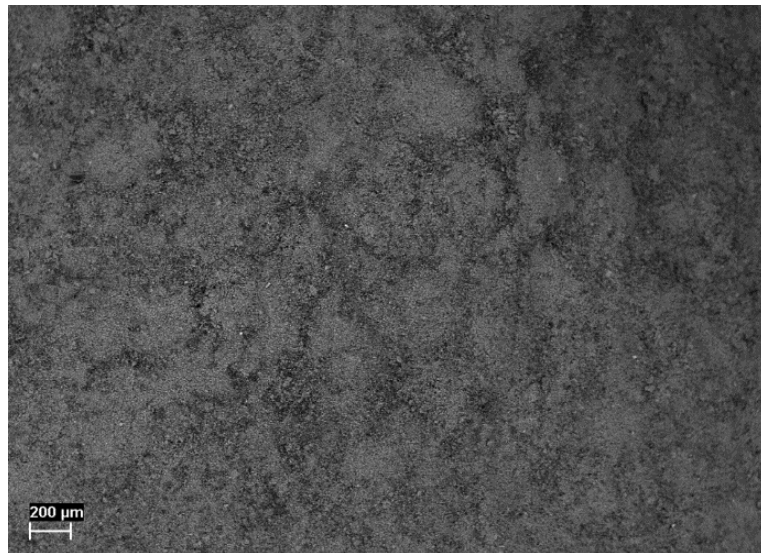


Joonis 24. Fossiil nr. 5. Foto (A) ja suurendus (B).

**Fossiil nr 6.** Palal on näha kahe fossiili fragmendid (Joonis 25). Neist suurem on kujult ebakorrapärane, pikkusega umbes 5 cm ja laiusega 2 kuni 4 cm. Fossiili pinnal on näha mitmeid ebakorrapäraseid struktuure, mis sarnanevad kanalitevõrgustikule käsna kehas. Fossiil on tumepruun, tumedamate ja heledamate varjunditega. SEM fotol on tumedalt (süsinikuna) näha käsna keha võrkjas struktuur (Joonis 26).



Joonis 25. Fossiil nr. 6.



Joonis 26. SEM foto fossiili nr 6 pinnalt.

## 4. Arutelu

### 4.1 Kalana *Lagerstätte* fossiilide esmane analüüs

Kalana käsnafossiilid on suhteliselt hea säilivusega. Lähemalt uuritud kuue pala fossiile võiks esialgu tinglikult nimetada eri morfotüüpideks – nad on erineva säilivusega, eri suurusega ning vähemalt esialgse uuringu kohaselt pisut erinevate tunnustega, mis võivad tuleneda anatoomilise ehituse iseärasustest. Uuritud fossiilidest kaks (Joonis 16 ja Joonis 22) on säilinud kolmemõõtmelisena, neil on kõige selgemalt näha käsna iseloomulik kambriine siseehitus. Nii näiteks viitab morfotüübi nr 1 hallikaspruun heledate laikudega pind ilmselt algsele bioloogilisele ehitusele, näha on käsna pooride ja kanalite süsteemi jäänused, mis võimaldaksid veevoolu ja toitainete filtreerimist. Otsides sarnaseid fossiile Eesti fossiilide andmebaasist, leidsin mitmeid visuaalselt ja mõõtmelt sarnanevaid eksemplare (nt fossiilile nr 4 sarnaseid >20 tk; fossiilidele 6 ja 3 sarnaseid >50 tk). Kindlateks määranguteks on aga tarvis teha põhjalikumaid uuringuid.

Käsnade klassifitseerimise peamiseks aluseks on okiste morfoloogia, kuid läbi viidud esmase uuringu käigus kindlalt äratuntavaid okiseid ei leitud. Sarnast olukorda, et *Lagerstätte*'s näiliselt hästi säilinud käsnafossiilidel on okised fossiliseerumise protsessi käigus kaduma läinud, tõenäoliselt lahustunud, on täheldanud ka varasemad uurijad (Gaines et al. 2012; Lukowiak et al. 2013; Botting ja Peel 2016; Tang et al. 2019).

Bojanowski et al. (2019) on toonud välja asjaolu, et orgaanilise aine säilimisele aitab kaasa baariumsulfaat ( $\text{BaSO}_4$ ) ehk barüüt. Samuti on käesolevas töös uuritud fossiilidelt SEM analüüsiga tuvastatud kõrge baariumi sisaldus, barüüdi olemasolu on Kalana *Lagerstätte*'s on kirjeldatud varemgi (Gaškov et al. 2017). Ka barüüdi seost fossiilide erakordse säilivusega oleks vaja Kalana *Lagerstätte*'s põhjalikumalt analüüsida.

Kuna antud töö käigus vaatlesin vaid üksikuid valitud eksemplare, ei saa veel teha üldistavaid järeldusi Kalana *Lagerstätte* käsnafossiilide kohta ning see eeldab suurema hulga fossiilide põhjalikku analüüsi.

### 4.2 Võrdlus teiste sarnaste leiukohtadega

Kalana *Lagerstätte* fossiilidel on tuntavad sarnasused Walesi (Suurbritannia), Gotlandi (Rootsi) ja Fezouata (Maroko) leiukohtade fossiilidega nende vormi, struktuuride ja detailide säilivusastmete poolest.

Gotlandi (Ojamaa) fossiilid pärinevad Siluri ladestu dolomiidist ja lubjakivist (Rhebergen 2005). Kuna paljud Gotlandi käsnafossiilid on pärit Baltika aladelt ning sattunud sinna suure tõenäosusega liustike või ürgsete jõgede teel (Rhebergen ja von Hacht 2000; Rhebergen 2007), võib eeldada ka nende fossiilide osas rohkemaid sarnasusi Kalana fossiilidega. Paljude eri käsnaaliikide kolmemõõtmelised ja väga detailse struktuuri ning säilinud vormiga fossiilid (Rhebergen ja Botting 2014) on küllaltki sarnaselt hästi säilinud pinnatekstuuride poolest Kalana leidudega, kuid erinevalt Kalana leidudest on Gotlandist leitud ka käsnaade okiseid (Rhebergen 2005).

Walesi erinevate piirkondade Ordoviitsiumi ladestu käsnafossiilid on säilinud peamiselt vulkaanilistes kivimites (Muir ja Botting 2015) ning ka mudakivis (Botting ja Muir 2013). Nende fossiilide säilivusaste varieerub piirkonniti, kuid üldiselt on need vähem detailsed võrreldes Kalana *Lagerstätte* fossiilidega, mis võib olla tingitud erinevatest diagenetilisest protsessidest. Samas on näiteks Botting (2005) kirjeldanud erakordselt hästi säilinud kolmemõõtmelisi käsnafossiile Llandegley Rocks *Lagerstätte*'st. Sealsete fossiilide säilimine toimus varajase ränistumise teel, mis hõlmas nii pehmeid kudesid kui ka okiseid (Botting 2005; Botting ja Muir 2013). Tuntavaid sarnasusi võib tuvastada käesolevas töös uuritud fossiilide ning Botting ja Ma (2022) poolt avaldatud uuringus kirjeldatud käsnafossiili vahel hiljuti avastatud Castle Bank *Konservat-Lagerstätte*'st (Botting et al. 2023).

Marokos Fezouata leiukoha näol on tegemist *Konservat-Lagerstätte*'ga (Lefebvre et al. 2016) ning seal leiduvad erakordselt hästi säilinud fossiilid on erinevalt Kalana *Lagerstätte*'st pärit Ordoviitsiumi ladestust (Botting 2016). Sealsed käsnafossiilid on väga hästi säilinud, sageli pehmete kudede detailidega. Kalana *Lagerstätte* fossiilide keerukad struktuurid ja võrgustikud on sarnased Fezouata fossiilidega.

## Kokkuvõte

Käsnad (Porifera) on ühed vanimad ja lihtsamad hulkraksed organismid, pakkudes teadlastele väärtuslikku teavet eluvormide evolutsiooni kohta. Käsnade bioloogiliste ja ökoloogiliste omaduste uurimine aitab mõista nende rolli erinevates ökosüsteemides ning nende fossiliseerumisprotsess pakub väärtuslikku teavet paleokeskkonna kohta. Käsnad on filtertoidulised organismid, kelle keha koosneb rakkudest, mis on organiseeritud pooride ja kanalite süsteemiks, võimaldades neil efektiivselt filtreerida veest toitaineid.

Fossiilides säilivad tavaliselt käsnade skeletiokised, mis koosnevad ränidioksiidist või kaltsiumkarbonaadist. Käsnade okiste ja teiste tugistruktuuride morfoloogia võimaldab teadlastel määrata fossiilide taksonoomilist kuuluvust ja evolutsioonilisi seoseid. Fossiliseerumisprotsess sõltub paljuski keskkonnatingimustest ja käsnade bioloogilisest ehitusest.

Valdav osa Eesti aladelt leitud käsnafossiilidest on pärit Siluri ladestust Raikküla lademest. Üheks oluliseks selle lademe leiukohaks on Kesk-Eestis asuv Kalana karjääris paljanduv Kalana *Lagerstätte*. Tegemist on leiukohaga, mida iseloomustavad erakordselt hästi säilinud fossiilid, sealhulgas käsnad. Varem ei ole aga Kalana *Lagerstätte*'st leitud käsnafossiile lähemalt uuritud ega kirjeldatud.

Käesolev bakalaureusetöö annab ülevaate käsnade morfoloogia ja anatoomia kirjeldamisele, nende süstemaatikale ja fossiliseerumise protsessidele, samuti fossiilide uurimise meetoditele ja eripärale, Eestis leitud käsnade fossiiliandmete ülevaatele ning Kalana *Lagerstätte* käsnafossiilide esmakordsele lähemale uurimisele ja kirjeldamisele. Töö tugineb teaduskirjandusele, Eesti geoinfo fossiilide andmebaasile ning valitud fossiilide kirjeldamisele ja analüüsile skaneeriva elektronmikroskoopia (SEM) ja energiadiispersiivse röntgenspektroskoopia (EDS) abil.

Käsnafossiilide uurimisel leiti, et fossiilid on üldiselt hästi säilinud, säilitades nende morfoloogia ja sisemised struktuurid, mis viitavad käsnade pooride ja kanalite süsteemile. SEM-analüüsiga ei tuvastatud valitud fossiilidel okiseid, mis on oluliseks osaks käsnade klassifitseerimisel. Sarnast olukorda, kus *Lagerstätte*'s näiliselt hästi säilinud käsnafossiilidel on okised fossiliseerumise protsessi käigus hävinud, on täheldanud ka varasemad uurijad. Fossiilide keemilise koostise analüüs näitas, et neil on kõrge baariumsulfaadi (barüüt) sisaldus, mis võib aidata kaasa fossiilide heale säilimisele.

Lähemalt uuritud kuue pala fossiile võiks esialgu tinglikult nimetada eri morfotüüpideks – nad on erineva säilivusega, eri suurusega ning vähemalt esialgse uuringu kohaselt pisut erinevate tunnustega, mis võivad tuleneda anatoomilise ehituse iseärasustest. Uuritud fossiilidest kaks on säilinud kolmemõõtmelisenä, neil on kõige selgemalt näha käsnale iseloomulik kambriiline

siseehitus. SEM ja EDS analüüsid näitasid, et fossiilide pinnal esineb mitmeid elemente, sealhulgas süsinik, räni, väävel, kaalium, kaltsium, raud ja baarium. Töö käigus tuvastati Eesti geoinfo fossiilide andmebaasist mitmeid visuaalselt ja mõõtmetelt sarnanevaid eksemplare, ent täpsemaks määramiseks on vaja teha põhjalikumaid uuringuid.

Kalana *Lagerstätte* käsnafossiilide võrdlus teiste leiukohtadega näitas, et nende säilivusaste ja morfoloogia on sarnane Gotlandi, Walesi ja Fezouata fossiilidega. Gotlandi fossiilid pärinevad Siluri ladestu dolomiidist ja lubjakivist ning on hästi säilinud, säilitades kolmemõõtmelise struktuuri ja detailse morfoloogia. Walesi fossiilid, mis on säilinud vulkaanilistes kivimites ja mudakivis, on üldiselt vähem detailsed, kuid mõnel erakordselt hästi säilinud fossiilil on näha ka tänu ränistumisele säilinud pehmeid kudesid ja okiseid. Fezouata leiukohast pärit fossiilid on väga hästi säilinud, sageli pehmete kudede detailidega.

Kuna antud töö käigus vaatlesin vaid üksikuid valitud eksemplare, ei saa veel teha põhjalikumaid järeldusi Kalana *Lagerstätte* käsnafossiilide kohta ning vaja oleks suurema hulga fossiilide analüüsi.

## Summary

Sponges (Porifera) are among the oldest and simplest multicellular organisms, providing scientists with valuable information about the evolution of life forms. Studying the biological and ecological characteristics of sponges helps to understand their role in different ecosystems, and their fossilization process provides valuable information about the paleoenvironment. Sponges are filter-feeding organisms whose bodies are composed of cells organized into a system of pores and channels, allowing them to efficiently filter nutrients from water.

Fossils usually preserve the skeletons of sponges, which are composed of silica or calcium carbonate. The morphology of sponge spicules and other supporting structures allows scientists to determine the fossils' taxonomic affiliation and evolutionary relationships. The fossilization process largely depends on environmental conditions and the biological structure of sponges.

Most of the sponge fossils found in Estonian areas come from the Silurian Raikküla deposit. One of the important sites of this deposit is the Kalana *Lagerstätte* which is exposed in the Kalana quarry in Central Estonia. It is a site characterized by exceptionally well-preserved fossils, including sponges. However, the sponge fossils found in the Kalana *Lagerstätte* have not been studied or described in detail before.

This bachelor's thesis provides an overview of the description of the morphology and anatomy of sponges, their taxonomy and fossilization processes, as well as the methods and characteristics of fossil research, an overview of the fossil data of sponges found in Estonia, and the first closer examination and description of the Kalana *Lagerstätte* sponge fossils. The work is based on scientific literature, the Estonian geoinfo fossil database and the analysis of selected fossils using scanning electron microscopy (SEM) and energy-dispersive X-ray spectroscopy (EDS).

Examination of the sponge fossils found that these are generally well preserved, retaining their morphology and internal structures suggestive of the pore and canal system of sponges. SEM analysis did not detect spicules on the selected fossils, which are an important part of classifying sponges. A similar situation, where spicules have disappeared during the process of fossilization on the apparently well-preserved sponge fossils in *Lagerstätte*, has also been observed by earlier researchers. Analysis of the chemical composition of the fossils showed that they have a high barium sulfate (barite) content, which may contribute to the good preservation of the fossils.

The fossils of the six pieces examined more closely could tentatively be called different morphotypes - they are of different preservation, different sizes and, at least according to the preliminary study, with slightly different characteristics, which may result from the peculiarities of the anatomical structure. Two of the studied fossils have been preserved in three-dimensional

form, and the chambered internal structure characteristic of sponges can be seen most clearly. SEM and EDS analyses showed that several chemical elements are present on the surface of the fossils, including carbon, silicon, sulfur, potassium, calcium, iron, and barium. Several visually and dimensionally similar specimens were identified from the Estonian geoinfo fossil database during the work.

A Comparison of the Kalana *Lagerstätte* sponge fossils with other sites showed that their degree of preservation and morphology is comparable to fossils from Gotland, Wales and Fezouata. The Gotland fossils come from the dolomite and limestone of the Silurian deposits and are well preserved, retaining three-dimensional structure and detailed morphology. Welsh fossils preserved in volcanic rocks and mudstone are generally less detailed, but some exceptionally well-preserved fossils show soft tissues and spicules preserved by silicification. Fossils from the Fezouata site are very well preserved, often with soft tissue detail.

Since, I observed only a few selected specimens during this work, it is not possible to draw general conclusions about the Kalana *Lagerstätte* sponge fossils, and this requires a thorough analysis of more fossils.

## Tänuavaldused

Käesoleva lõputöö valmimisel avaldan oma siirast tänu kõigile, kes on mind sellel teekonnal toetanud ja suunanud.

Esmalt tänan Tartu Ülikooli geoloogiaosakonna õppejõude, kes on pakkunud hindamatuid teadmisi ja juhendamist kogu õpingute vältel. Teie pühendumus ja professionaalsus on olnud minu jaoks suureks inspiratsiooniks ning toetanud mind geoloogia põneva maailma avastamisel.

Eriline tänu kuulub minu suurepärasele juhendajale, Oivele, kelle erakordne juhendamisstiil, kannatlikkus ja julgustus igal sammul on olnud hindamatu väärtusega minu lõputöö valmimisel. Olen Sulle südamest tänulik!

Samuti tänan suurepärast programmijuhti Kairit, kes oma väärtuslikku aega mulle alati pühendas, igale probleemile alati parima lahenduse leida oskas ning kelle toetav ja inspireeriv suhtumine on olnud hindamatu väärtusega minu õpingute ajal.

Tänan ka oma peret ja sõpru, kelle toetus ja mõistmine on olnud hindamatu selle väljakutsuva perioodi jooksul. Teie julgustus ja toetus on olnud minu jaoks suureks jõuallikaks.

Lõpuks, tänan kõiki, kes on mingil moel panustanud minu õpingutesse ja lõputöö valmimisse. Teie panus ja toetus on teinud võimalikuks selle töö valmimise.

Sügava tänutundega,

Kärt Luik

## Viidatud allikad

- Antcliffe, J. B. 2013. Questioning the evidence of organic compounds called sponge biomarkers. *Palaeontology*, **56**(5), 917–925. <https://doi.org/10.1111/pala.12030>
- Antcliffe, J. B., Callow, R. H. T. & Brasier, M. D. 2014. Giving the early fossil record of sponges a squeeze. *Biological Reviews*, **89**(4), 972–1004. <https://doi.org/10.1111/brv.12090>
- Benton, M. J. & Harper, D. A. T. 2020. *Introduction to Paleobiology and the Fossil Record*. John Wiley & Sons.
- Bertolino, M., Cattaneo-Vietti, R., Pansini, M., Santini, C. & Bavestrello, G. 2017. Siliceous sponge spicule dissolution: In field experimental evidences from temperate and tropical waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **184**, 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.10.044>
- Bojanowski, M. J., Kędzior, A., Porębski, S. J. & Radzikowska, M. 2019. Origin and significance of early-diagenetic calcite concretions and barite from Silurian black shales in the East European Craton, Poland. *Acta Geologica Polonica*, **69**(3), 403–430.
- Botting, J. P. 2004. An exceptional caradoc sponge fauna from the Llanfawr quarries, central wales and phylogenetic implications. *Journal of Systematic Palaeontology*, **2**(1), 31–63. <https://doi.org/10.1017/S147720190300110X>
- Botting, J. P. 2016. Diversity and ecology of sponges in the Early Ordovician Fezouata Biota, Morocco. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **460**, 75–86. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.05.018>
- Botting, J. P. 2005. Exceptionally Well-Preserved Middle Ordovician Sponges from the Llandegley Rocks Lagerstätte, Wales. *Palaeontology*, **48**(3), 577–617. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2005.00470.x>
- Botting, J. P. & Butterfield, N. J. 2005. Reconstructing early sponge relationships by using the Burgess Shale fossil *Eiffelia globosa*, Walcott. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **102**(5), 1554–1559. <https://doi.org/10.1073/pnas.0405867102>
- Botting, J. P. & Ma, J.-Y. 2022. A probable hyalonematid sponge (Hexactinellida: Amphidiscophora) from the Middle Ordovician of the BUILT Inlier, Wales. *Palaeoworld*, **31**(4), 621–632. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2022.01.011>
- Botting, J. P. & Muir, L. A. 2018. Early sponge evolution: A review and phylogenetic framework. *Palaeoworld*, **27**(1), 1–29. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2017.07.001>
- Botting, J. P. & Muir, L. A. 2013. Spicule structure and affinities of the Late Ordovician hexactinellid-like sponge *Cyathophycus loydelli* from the Llanfawr Mudstones Lagerstätte, Wales. *Lethaia*, **46**(4), 454–469. <https://doi.org/10.1111/let.12022>
- Botting, J. P., Muir, L. A., Pates, S., McCobb, L. M. E., Wallet, E., Willman, S., et al. 2023. A Middle Ordovician Burgess Shale-type fauna from Castle Bank, Wales (UK). *Nature Ecology & Evolution*, **7**(5), 666–674. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02038-4>
- Botting, J. P. & Peel, J. S. 2016. Early Cambrian sponges of the Sirius Passet Biota, North Greenland. *Papers in Palaeontology*, **2**(4), 463–487. <https://doi.org/10.1002/spp2.1048>
- Botting, J. P. & Rhebergen, F. 2011. A remarkable new Middle Sandbian (Ordovician) hexactinellid sponge in Baltic erratics. *Scripta Geologica*, **143**, 1–14.
- Boury-Esnault, N. & Rützler, K. 1997. Thesaurus of sponge morphology. <http://repository.si.edu/xmlui/handle/10088/5449> (accessed 2024-05-04)
- Brocks, J. J., Jarrett, A. J. M., Sirantoine, E., Kenig, F., Moczyłowska, M., Porter, S., et al. 2016. Early sponges and toxic protists: possible sources of cryostane, an age diagnostic biomarker antedating Sturtian Snowball Earth. *Geobiology*, **14**(2), 129–149. <https://doi.org/10.1111/gbi.12165>

- Brusca, R. C. & Brusca, G. J. 2003. *Invertebrates - Second Edition*. 2nd edition. Sinauer Associates Inc, Sunderland, Mass.
- Butts, S. H. 2014. Silicification. *The Paleontological Society Papers*, **20**, 15–34. <https://doi.org/10.1017/S1089332600002783>
- Carl Zeiss Microscopy GmbH. <https://www.zeiss.com/> (accessed 2024-05-07)
- Carrera, M. G. & Maletz, J. 2014. Ordovician sponge spicules from Spitsbergen, Nevada and Newfoundland: new evidence for hexactinellid and demosponge early diversification. *Journal of Systematic Palaeontology*, **12**(8), 961–981. <https://doi.org/10.1080/14772019.2013.846946>
- Cocks, L. R. M. & Torsvik, T. H. 2005. Baltica from the late Precambrian to mid-Palaeozoic times: The gain and loss of a terrane's identity. *Earth-Science Reviews*, **72**(1), 39–66. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2005.04.001>
- Cunningham, J. A., Liu, A. G., Bengtson, S. & Donoghue, P. C. J. 2017. The origin of animals: Can molecular clocks and the fossil record be reconciled? *BioEssays*, **39**(1), e201600120. <https://doi.org/10.1002/bies.201600120>
- Debrenne, F., Zhuravlev, A. & Kruse, P. D. 2015. General features of the Archaeocyatha. Systematic descriptions: Archaeocyatha. 845–1084.
- Dohrmann, M., Janussen, D., Reitner, J., Collins, A. G. & Wörheide, G. 2008. Phylogeny and Evolution of Glass Sponges (Porifera, Hexactinellida). *Systematic Biology*, **57**(3), 388–405. <https://doi.org/10.1080/10635150802161088>
- Dohrmann, M., Vargas, S., Janussen, D., Collins, A. G. & Wörheide, G. 2013. Molecular paleobiology of early-branching animals: integrating DNA and fossils elucidates the evolutionary history of hexactinellid sponges. *Paleobiology*, **39**(1), 95–108. <https://doi.org/10.1666/0094-8373-39.1.95>
- Dong, D. 1990. The Rise, Development and Extinction of Stromatoporoids. In *Palaeontologia Cathayana* (Lu, Y., ed). Springer, Berlin, Heidelberg, 267–268. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-12662-2\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-662-12662-2_10)
- Drusčić. 1974. Stromatoporata (Stromatoporoids).
- Eichwald, E. von. 1852. *Lethaea Rossica ; Ou, Paleontologie de la Russie: Decrite Et Figuree Par Edouard D'Eichwald*. E. Schweizererbart.
- Eichwald, E. von. 1830. *Naturhistorische Skizze von Lithauen, Volhynien und Podolien in geognostisch-mineralogischer, botanischer und zoologischer Hinsicht*. Verf.
- Elias, S. & Alderton, D. (eds). 2020. *Encyclopedia of Geology*. 2nd Edition. Academic Press. <http://www.sciencedirect.com:5070/referencework/9780081029091/encyclopedia-of-geology> (accessed 2024-05-06)
- Erwin, D. H., Laflamme, M., Tweedt, S. M., Sperling, E. A., Pisani, D. & Peterson, K. J. 2011. The Cambrian Conundrum: Early Divergence and Later Ecological Success in the Early History of Animals. *Science*, **334**(6059), 1091–1097. <https://doi.org/10.1126/science.1206375>
- Farrell, Ú. C. 2014. Pyritization of Soft Tissues in the Fossil Record: An Overview. *The Paleontological Society Papers*, **20**, 35–58. <https://doi.org/10.1017/S1089332600002795>
- Gaines, R. R., Hammarlund, E. U., Hou, X., Qi, C., Gabbott, S. E., Zhao, Y., et al. 2012. Mechanism for Burgess Shale-type preservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**(14), 5180–5184. <https://doi.org/10.1073/pnas.1111784109>
- Gaškov, M., Sepp, H., Paiste, P., Kirsimäe, K. & Pani, T. 2017. Barite mineralization in Kalana speleothems, Central Estonia: Sr, S and O isotope characterization. *Estonian Journal of Earth Sciences*, **66**, 130. <https://doi.org/10.3176/earth.2017.10>
- Grant, R. E. 1833. On the classification of organs of animals and the organs of support in animalcules and poripherous animals. **1**(4), 193–200.

- Gueriau, P. & Bertrand, L. 2015. Deciphering Exceptional Preservation of Fossils Through Trace Elemental Imaging. *Microscopy Today*, **23**(3), 20–25. <https://doi.org/10.1017/S1551929515000024>
- Hooper, J. N. A. & Van Soest, R. W. M. 2002. Systema Porifera. A Guide to the Classification of Sponges. In *Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges* (Hooper, J. N. A., Van Soest, R. W. M. and Willenz, P., eds). Springer US, Boston, MA, 1–7. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0747-5\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0747-5_1)
- Kershaw, S. & Jeon, J. 2024. Stromatoporoids and extinctions: A review. *Earth-Science Reviews*, **252**, 104721. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2024.104721>
- Kimmig, J. & Schiffbauer, J. D. 2024. A modern definition of Fossil-Lagerstätten. *Trends in Ecology & Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2024.04.004>
- Kimura, M. 1968. Evolutionary Rate at the Molecular Level. *Nature*, **217**(5129), 624–626. <https://doi.org/10.1038/217624a0>
- Kleesment, A., Urtson, K., Kiipli, T., Martma, T., Pöldvere, A., Kallaste, T., et al. 2013. Temporal evolution, petrography and composition of dolostones in the Upper Devonian Plavinas Regional Stage, southern Estonia and northern Latvia. *Estonian Journal of Earth Sciences*, **62**(3), 139–159. <https://doi.org/10.3176/earth.2013.12>
- Kruse, P. 1990. Are archaeocyaths sponges, or are sponges archaeocyaths? *Geological Society of Australia, Special Publication*, **16**, 310–323.
- Land, L. S. 1976. Early dissolution of sponge spicules from reef sediments, North Jamaica. *Journal of Sedimentary Research*, **46**(4), 967–969. <https://doi.org/10.1306/212F70A4-2B24-11D7-8648000102C1865D>
- Lefebvre, B., El Hariri, K., Lerosey-Aubril, R., Servais, T. & Van Roy, P. 2016. The Fezouata Shale (Lower Ordovician, Anti-Atlas, Morocco): A historical review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **460**, 7–23. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.10.048>
- Leica Microsystems. <https://www.leica-microsystems.com/> (accessed 2024-05-07)
- Leys, S. P. 2003. The Significance of Syncytial Tissues for the Position of the Hexactinellida in the Metazoal. *Integrative and Comparative Biology*, **43**(1), 19–27. <https://doi.org/10.1093/icb/43.1.19>
- Li, C.-W., Chen, J.-Y. & Hua, T.-E. 1998. Precambrian Sponges with Cellular Structures. *Science*, **279**(5352), 879–882. <https://doi.org/10.1126/science.279.5352.879>
- Li, L., Feng, H., Janussen, D. & Reitner, J. 2015. Unusual Deep Water sponge assemblage in South China—Witness of the end-Ordovician mass extinction. *Scientific Reports*, **5**(1), 16060. <https://doi.org/10.1038/srep16060>
- Lindström, G. 1888. *List of the fossil faunas of Sweden*. Printed for the Museum, Stockholm. <https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/15054>
- Łukowiak, M. 2020. Utilizing sponge spicules in taxonomic, ecological and environmental reconstructions: a review. *PeerJ*, **8**, e10601. <https://doi.org/10.7717/peerj.10601>
- Lukowiak, M., Pisera, A. & O’Dea, A. 2013. Do Spicules in Sediments Reflect the Living Sponge Community? a Test in a Caribbean Shallow-Water Lagoon. *PALAIOS*, **28**(6), 373–385. <https://doi.org/10.2110/palo.2012.p12-082r>
- Männik, P., Tinn, O., Loydell, D. K. & Ainsaar, L. 2016. Age of the Kalana Lagerstätte, early Silurian, Estonia. *Estonian Journal of Earth Sciences*, **65**(2), 105. <https://doi.org/10.3176/earth.2016.10>
- Mastik, V. & Tinn, O. 2015. New dasycladalean algal species from the Kalana Lagerstätte (Silurian, Estonia). *Journal of Paleontology*, **89**(2), 262–268. <https://doi.org/10.1017/jpa.2014.23>

- Milanese, M., Sarà, A., Manconi, R., Abdalla, A. B. & Pronzato, R. 2008. Commercial sponge fishing in Libya: Historical records, present status and perspectives. *Fisheries Research*, **89**(1), 90–96. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.09.018>
- Muir, L. A. & Botting, J. P. 2015. An outline of the distribution and diversity of Porifera in the Ordovician Builth Inlier (Wales, UK). *Palaeoworld*, **24**(1), 176–190. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2014.11.003>
- Munnecke, A., Calner, M., Harper, D. A. T. & Servais, T. 2010. Ordovician and Silurian sea-water chemistry, sea level, and climate: A synopsis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **296**(3), 389–413. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.08.001>
- Muricy, G., Boury-esnault, N., Bézac, C. & Vacelet, J. 1998. Taxonomic revision of the Mediterranean Plakina Schulze (Porifera, Demospongiae, Homoscleromorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **124**(2), 169–203. <https://doi.org/10.1006/zjls.1997.0132>
- Mus, M. 2014. Interpreting ‘shelly’ fossils preserved as organic films: the case of hyolithids. *Lethaia*, **47**(3), 397–404. <https://doi.org/10.1111/let.12066>
- Muscente, A. D., Marc Michel, F., Dale, J. G. & Xiao, S. 2015. Assessing the veracity of Precambrian ‘sponge’ fossils using *in situ* nanoscale analytical techniques. *Precambrian Research*, **263**, 142–156. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2015.03.010>
- Nestor, H. 1995. Ordovician and Silurian reefs in the Baltic area. 39–47.
- Nestor, H. & Einasto, R. 1997. Ordovician and Silurian carbonate sedimentation basin. Estonian Academy Publishers, 192–204.
- Nestor, H. & Soesoo, A. 2006. *Silur Eestis*. Geoguide Baltoscandia.
- Nestor, H. & Webby, B. D. 2013. Biogeography of the Ordovician and Silurian stromatoporoidea. *Geological Society Memoir*, **38**(1), 67–79. <https://doi.org/10.1144/M38.7>
- Pronzato, R. & Manconi, R. 2008. Mediterranean commercial sponges: over 5000 years of natural history and cultural heritage. *Marine Ecology*, **29**(2), 146–166. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2008.00235.x>
- Rhebergen, F. 2014. A new Late Ordovician erratic anthaspidellid sponge (Porifera) originating from Baltica. *Scripta Geologica*, **146**, 1–15.
- Rhebergen, F. 2004. A new Ordovician astylospongiid sponge (Porifera) as an erratic from Baltica. *Netherlands Journal of Geosciences*, **83**(4), 255–265. <https://doi.org/10.1017/S0016774600020357>
- Rhebergen, F. 2007. Baltic Ordovician compound sponges as erratics on Gotland (Sweden), in northern Germany and the eastern Netherlands. *Netherlands Journal of Geosciences*, **86**(4), 365–378. <https://doi.org/10.1017/S0016774600023581>
- Rhebergen, F. 2009. Ordovician sponges (Porifera) and other silicifications from Baltica in Neogene and Pleistocene fluvial deposits of the Netherlands and northern Germany. *Estonian Journal of Earth Sciences*, **58**(1), 24. <https://doi.org/10.3176/earth.2009.1.03>
- Rhebergen, F. 2005. Sponges (Porifera) from Silurian strata on Gotland, Sweden. *GFF*, **127**(3), 211–216. <https://doi.org/10.1080/11035890501273211>
- Rhebergen, F. & Botting, J. P. 2014. A new Silurian (Llandovery, Telychian) sponge assemblage from Gotland, Sweden. In *A new Silurian (Llandovery, Telychian) sponge assemblage from Gotland, Sweden*. Wiley, 1–87. <https://doi.org/10.1002/9781118906651.ch1>
- Rhebergen, F. & von Hacht, U. 2000. Ordovician erratic sponges from Gotland, Sweden. *GFF*, **122**(4), 339–349. <https://doi.org/10.1080/11035890001224339>
- Riding, R. 2004. Solenopora Is A Chaetetid Sponge, Not An Alga. *Palaeontology*, **47**(1), 117–122. <https://doi.org/10.1111/j.0031-0239.2004.00351.x>
- Riding, R. 1974. Stromatoporoid diagenesis: outline of alteration effects. *Geological Magazine*, **111**(2), 143–149. <https://doi.org/10.1017/S0016756800038188>

- Rigby, J. K. & Jr, G. L. B. 2006. Sponges from the Reef Trail Member of the Upper Guadalupian (Permian) Bell Canyon Formation, Guadalupe Mountains National Park, Texas. *Journal of Paleontology*, **80**(sp66), 1–42. <https://doi.org/10.1666/0022>
- Rowland, S. M. 2001. Archaeocyaths—a history of phylogenetic interpretation. *Journal of Paleontology*, **75**(6), 1065–1078. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2001\)075](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2001)075)
- Rye, C., Wise, R., Jurukovski, V., DeSaix, J., Choi, J. & Avissar, Y. 2016. *Biology*. First Edition. XanEdu Publishing Inc.
- Schmidt, Fr. 1858. Untersuchungen über die Silurische Formation von Ehstland, Nord-Livland und Oesel. *Geokirjandus*. <https://kirjandus.geoloogia.info/reference/250> (accessed 2024-05-17)
- Seilacher, A. 1970. Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten. 33–39.
- Senowbari-Daryan, B. & García-Bellido, D. C. 2002. Fossil ‘Sphinctozoa’: Chambered Sponges (Polyphyletic). In *Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges* (Hooper, J. N. A., Van Soest, R. W. M. and Willenz, P., eds). Springer US, Boston, MA, 1511–1538. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0747-5\\_150](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0747-5_150)
- Sperling, E. A., Robinson, J. M., Pisani, D. & Peterson, K. J. 2010. Where’s the glass? Biomarkers, molecular clocks, and microRNAs suggest a 200-Myr missing Precambrian fossil record of siliceous sponge spicules. *Geobiology*, **8**(1), 24–36. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4669.2009.00225.x>
- Steiner, M., Mehl, D., Reitner, J. & Erdtmann, B.-D. 1993. Oldest entirely preserved sponges and other fossils from the Lowermost Cambrian and a new facies reconstruction of the Yangtze platform (China). *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen*, **9**, 293–329. <https://doi.org/10.23689/figeo-2544>
- Tang, Q., Wan, B., Yuan, X., Muscente, A. D. & Xiao, S. 2019. Spiculogenesis and biomineralization in early sponge animals. *Nature Communications*, **10**(1), 3348. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11297-4>
- Tinn, O., Lang, L., Märss, T., Vahur, S. & Kirsimäe, K. 2022. A demineralized osteostracan fossil from the Silurian Kalana Lagerstätte of Estonia: revealing its internal anatomy and uncovering a unique type of fossilization. *Lethaia*, **55**(1), 1–13. <https://doi.org/10.1111/let.12452>
- Turner, E. C. 2021. Possible poriferan body fossils in early Neoproterozoic microbial reefs. *Nature*, **596**(7870), 87–91. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03773-z>
- Vacelet, J. 1985. Coralline sponges and the evolution of the Porifera. (28), 1–13.
- Van Soest, R. W. M., Boury-Esnault, N., Vacelet, J., Dohrmann, M., Erpenbeck, D., De Voogd, N. J., et al. 2012. Global Diversity of Sponges (Porifera). *PLoS ONE*, **7**(4), e35105. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035105>
- Voultsiadou, E. 2007. Sponges: an historical survey of their knowledge in Greek antiquity. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **87**(6), 1757–1763. <https://doi.org/10.1017/S0025315407057773>
- Voultsiadou, E. & Tatolas, A. 2005. The fauna of Greece and adjacent areas in the Age of Homer: evidence from the first written documents of Greek literature. *Journal of Biogeography*, **32**(11), 1875–1882. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01335.x>
- Woolley, C. H., Bottjer, D. J., Corsetti, F. A. & Smith, N. D. 2024. Quantifying the effects of exceptional fossil preservation on the global availability of phylogenetic data in deep time. *PLoS ONE*, **19**(2), e0297637. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0297637>
- Woodsley, R. J., Millero, F. J. & Grosell, M. 2012. The solubility of fish-produced high magnesium calcite in seawater. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, **117**(C4). <https://doi.org/10.1029/2011JC007599>

- Wörheide, G. 2008. A hypercalcified sponge with soft relatives: *Vaceletia* is a keratose demosponge. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **47**(1), 433–438. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.01.021>
- Zhang, X. & Pratt, B. R. 1994. New and extraordinary Early Cambrian sponge spicule assemblage from China. *Geology*, **22**(1), 43–46. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1994\)022<0043:NAEECS>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1994)022<0043:NAEECS>2.3.CO;2)
- Zhang, Y., Yuan, X. & Yin, L. 1998. Interpreting Late Precambrian Microfossils. *Science*, **282**(5395), 1783–1783. <https://doi.org/10.1126/science.282.5395.1783a>

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

Mina, Kärt Luik,  
(*autori nimi*)

annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose  
Ülevaade käsnade fossiiliandmestikust ning esmased andmed Kalana Lagerstätte  
käsnafossiilidest,  
(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on Oive Tinn, PhD,  
(*juhendaja nimi*)

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

1. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

*Kärt Luik*  
**27.05.2024**