

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»  
(СПбГУ)  
Институт наук о Земле

**Доброхотова Елизавета Алексеевна**

**Выпускная квалификационная работа**

**«Спикулы губок из битуминозных сланцев нижнего тремадока (ордовик)  
Ленинградской области».**

Направление 05.03.01 «геология»

**Научный руководитель:**

Доцент кафедры Осадочной геологии, к. г.-м. н  
Федоров Петр Владимирович

**Рецензент:**

Главный научный сотрудник  
Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН, д. б. н  
Рожнов Сергей Владимирович

Санкт-Петербург

2022

## Оглавление

ВВЕДЕНИЕ .....	3
ГЛАВА 1. Геология .....	5
ГЛАВА 2. История изучения .....	7
ГЛАВА 3. Материал .....	9
3.1 Описание разрезов и отбор проб .....	9
3.1.1 Река Ламошка .....	9
3.1.2 Река Копорка .....	14
3.1.3 Урочище Гостилово .....	16
ГЛАВА 4. Методы .....	21
4.1 Изучение минералогического и литологического состава спикулитов .....	21
4.2 Изучение палеонтологического состава спикулитов .....	21
4.2.1 Выделение спикул из породы .....	21
4.2.2 Обработка образцов .....	22
ГЛАВА 5. Краткий обзор биологии и экологии губок .....	23
ГЛАВА 6. Результаты .....	26
6.1 Состав спикулитов и спикул .....	26
6.1.1 Оптическая микроскопия .....	26
6.1.2 Рентгенофазовый анализ .....	29
6.1.3 Электронная микроскопия .....	29
6.2 Описание спикул .....	34
ГЛАВА 7. Обсуждение результатов .....	43
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	48
Список литературы .....	50
Приложения (таблицы фотографий) .....	54

## ВВЕДЕНИЕ

За долгую историю палеонтологического и биостратиграфического изучения ордовикских отложений Ленинградской области осталось совсем немного групп ископаемых которые не были бы досконально изучены. К одной из таких групп относятся кремнистые губки из битуминозных аргиллитов нижнего тремадока, массовые скопления спикул которых известны на востоке Эстонии и на западе Ленинградской области.

Битуминозные сланцеватые аргиллиты нижнего тремадока (нижний ордовик), более известные под традиционным названием «диктионемовые сланцы», были отложены в раннепалеозойском эпиконтинентальном Балтийском палеобассейне, покрывавшем значительные территории Восточно-Европейской платформы [Мянниль, 1966]. Их выходы протягиваются вдоль Балтийско-Ладожского глинта от мыса Пакри в Эстонии на западе, до р. Сясь в Ленинградской области на востоке. В местной стратиграфической схеме России аргиллиты и переслаивающиеся с ними песчаники отнесены к копорской свите [Попов и др., 1989], а в Эстонии к калавереской и тюрисалуской свитам [Hints et al., 2014]. На отдельных участках Глинта, на востоке Эстонии и на западе Ленинградской области, к обнажениям битуминозных аргиллитов приурочены многочисленные прослой и линзы белых и желтоватых пористых спикулитов, которые состоят из диагенетического кремнезема и мелких обломков спикул кремневых губок [Мююрисепп, 1964; Попов и др., 1989].

Немногочисленные исследователи фауны диктионемовых сланцев, начиная с Вестергарда в 1909г [Ruedemann, 1934] относили спикулы губок из спикулитов к роду *Protospongia*.

Во всем мире описания целых губок позднего кембрия и раннего ордовика очень малочисленны, при этом находки разрозненных спикул достаточно обычны [Carrera, Rigby, 2004]. В мире известны кембрийские и нижнеордовикские семейства гексактенеллидных губок *Protospongiidae* Hide, 1887 и *Hintzespongiidae* Finks, 1983 распространенных в черных сланцах на окраинах ордовикских континентов. Сообщество видов *Protospongia*, *Cyathophycus*, *Diagoniella*, *Acanthodictya* и *Palaeosacus* были описаны в отложениях верхнетремадокских черных сланцев долины Св. Лаврентия в восточной Канаде. Гексактенелиды семейства *Pelicaspongiidae* Rigby, 1970 были описаны из верхнетремадокских отложений региона Пуна на северо-западе Аргентины. Губки семейств *Protospongiidae* Hide, 1887 и *Hintzespongiidae* Finks, 1983 были отмечены в средне и верхнеордовикских сланцах Ютика в Нью-Йорке, группе Трентон в Огайо, Теннесси и Кентуки и в формации Винни в Неваде.

В общем и целом ордовикские губки достаточно умеренно известны по сравнению с другими группами окаменелостей. Это может быть связано с недостаточностью таксономических исследований [Mángano et al., 2016] и прерывистостью летописи окаменелостей этого времени [Muir et al., 2013].

Следовательно, актуальность настоящего исследования заключается в пополнении данных о губках нижнего тремадока в целом и обусловлена слабой изученностью губковой фауны из диктионемовых сланцев нижнего тремадока в частности.

При исследовании разреза копорской свиты в долине р. Ламошка, р. Копорка, ур. Гостилово автором совместно с П.В. Федоровым были обнаружены прослой и линза спикулитов с большим количеством пяти- и шестилучевых спикул – пентактин и гексактин. Эти спикулы выступали на поверхности выветрелых антраконитовых конкреций, проросших в спикулитах. Поскольку к роду *Protospongia* относятся примитивные ископаемые губки с одним слоем спикул, исключительно крестообразных ставрактин, т.е. четырехлучевых спикул, лучи которых расположены в одной плоскости, найденные на Ломашке спикулы явно принадлежали другим таксонам типа Porifera.

Настоящая работа посвящена изучению спикул из спикулитовых линз и маломощных прослоев, залегающих внутри толщи битуминозных аргиллитов копорской свиты в разрезах долин рек Ламошка и Копорка и ур. Гостилово. Исследование проводилось на основе образцов, отобранных в ходе летней полевой производственной Ордовикской стратиграфической практики на Балтийско-Ладожском Глинте в августе 2019 года и в августе 2021 года.

Цель настоящей работы – составить первые палеонтологические описания комплекса спикул из битуминозных аргиллитов копорской свиты.

Задачи работы:

1. Определить минералогический и литологический состав спикулитов;
2. Отделить спикулы от породы;
3. Выбрать экземпляры достаточной для их морфологического описания сохранности;
4. Исследовать последние под электронным микроскопом;
5. Дать палеонтологическое описание спикул и сравнить их с уже известными спикулами палеозойских губок.

## ГЛАВА 1. ГЕОЛОГИЯ

Территория исследования расположена в пределах северо-западной части Русской плиты и представляет собой область развития венд – девонских отложений платформенного чехла. Породы залегают полого, моноклинально, имеется незначительное погружение в направлении на юг - юго-восток, около 3-4 м/км [Селиванова, Кофман, 1971].

Породы чехла можно разделить на несколько комплексов. Вендско – нижнекембрийский комплекс представлен, в основном, песчаниками, алевролитами и глинами. Вышележащий комплекс охватывает породы среднего и верхнего кембрия, а также нижнего ордовика. Он представлен зрелыми кварцевыми песчаниками, глинистыми песчаниками с прослойками глин и алевролитов. Ордовикский комплекс представлен в основном известняками и глауконитовыми песчаниками с прослойками глин. Самый молодой, девонский, комплекс представлен песчано-глинистыми и карбонатными образованиями [Селиванова, Кофман, 1971].

С севера на юг можно выделить четыре формы дочетвертичного, денудационного рельефа: Предглинтовую низменность, Ордовикский уступ, Ордовикское плато и Девонскую равнину.

Предглинтовую низменность слагают отложения венда – нижнего кембрия. Ордовикское плато сложено известняками и доломитами с глинисто-мергелистыми прослоями. Девонская равнина выполнена песчаными, глинистыми, реже - карбонатными породами девонского комплекса (Фиг. 1).



Фигура 1. Схематическая геологическая карта по Т.Н. Соколовой [Соколова 1971]

Самой значимой региональной структурой можно считать Ордовикский уступ, он же «Балтийско-Ладожский глинт» (Фиг. 1). В Ленинградской области расположен Ингерманландский сегмент Глинта. Он простирается с запада на восток от мыса Пакри в Эстонии до р. Сясь в Ленинградской области [Мянниль, 1966] (Фиг. 1). Западнее он проходит вдоль побережья Эстонии, погружается под воды Балтийского моря и выныривает на шведском острове Эланд [Raukas, 2019]. На российской территории его основание слагают: в западной половине – глины, алевролиты и кварцевые песчаники люкатиной и тискреской свит нижнего кембрия, в восточной половине – кварцевые песчаники саблинской и ладожской свит среднего и верхнего кембрия. На упомянутых породах повсеместно, с перерывом, залегают позднекембрийско-нижнетремадокские оболочковые песчаники тосненской свиты. Выше следуют битуминозные нижнетремадокские аргиллиты копорской свиты. Затем, с перерывом – глауконит-кварцевые песчаники среднего тремадока (назиевская свита), имеющие незначительное распространение, а на них – повсеместно распространенные глауконитовые песчаники верхнего тремадока – фло, принадлежащие лэтсеской свите. Наконец – известняки и доломиты флоского – дарривильского яруса, объединенные в волховскую свиту [Селиванова, Кофман, 1971].

По фауне лингулиформных брахиопод и стереостолонатных граптолитов рассматриваемые ранее отложения копорской свиты, вместе с подстилающими их оболочковыми песчаниками, отнесены к пакерортскому горизонту региональной стратиграфической схемы [Селиванова, Кофман, 1971, Попов и др. 1989].

Мощность копорской свиты в обнажениях Глинта изменяется от нескольких сантиметров до нескольких метров. Наибольшие мощности наблюдаются на западе Ленинградской области [Попов и др., 1989]. В некоторых разрезах свита отчетливо разделяется на две подсвиты. Нижнекопорская подсвита «образована переслаивающимися мелкозернистыми песчаниками, алевролитами и сланцевидными аргиллитами буровато-серой, до черной окраски, реже сланцевидными, буровато-серыми глинами. Нижняя подсвита (до 2,6м) распространена на участке приглинтовой полосы между р. Солкой и дер. Гостилицы, а также в крайней восточной ее части, в долине р. Сясь» [Попов и др. 1989]. Верхнекопорская подсвита (до 4м) «образована однородным пластом черных сланцевидных аргиллитов, в котором содержатся конкреции антраконита и марказата и сростки кристаллов пирита. В западной части области распространения в ней отмечаются маломощные прослои, обогащенные полуразрушенными спикулами губок» [Попов и др., 1989].

## ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Наиболее ранние упоминания спикул из толщ диктионемовых сланцев Скандинавии принадлежат А. Х. Вестергарду. В своей докторской диссертации 1909 года он указал на наличие в толще спикул и соотнес эти спикулы с губками рода *Protospogia* Salter 1864 [Ruedemann, 1934].

Первые упоминания о спикулах и спикулитах в толщах диктионемовых сланцев на территории Ленинградской области встречаются в отчетах 72 партии ЛГУ. Партия занималась поисковыми работами на диктионемовые сланцы в западной части Ленинградской области в 1945 г. Для участка д. Ломаха, с. Копорье авторами отмечено наличие частых линз и линзовидных неправильных пропластков кремнистого состава мощностью 0,5 – 2,0 см, реже – 7,0 – 9,0 см. Обнаруженные спикулы были отнесены к роду *Protospogia* Salter 1864, однако изображения спикул или их описания не приводятся. [Алихова, Левыкин, 1946].

В отчетах «Диктионемовые сланцы Ленинградской области» А.П. Ротая с коллегами также встречаются упоминания спонголитов и находки спикул губок из толщи битуминозных аргиллитов. Палеонтологических определений спикул или же их описаний не дается [Ротай и др., 1947].

Исследованием спикулитовых линз из битуминозных сланцев пакерортского горизонта Эстонии занимался К. Мююрисепп. В 1964 г. он описал спикулиты из битуминозных сланцев верхнего кембрия-тремадока в обнажениях близ деревень Карула и Мерекюла (Северная Эстония). Мююрисепп выделил линзы двух типов: состоящие из фрагментов кремнистых спикул и состоящие из компактной массы хомогенного кремнезема.

Спикулы из линз первого типа: одноосные, реже – трехосные, с взаимно перпендикулярными шестью лучами были отнесены им к отряду *Triaxonida*. Также он указал, что спикулы ранее были определены другим эстонским геологом А. Эпиком, который относил их к роду *Protospogia* Salter 1864.

По результатам своих изысканий Мююрисепп предположил, что в тремадокском веке на территории региона в условиях плохой аэрации в неглубоком бассейне обитали губки класса *Hexactinellida*. После смерти особи ее остатки оставались на месте или же переносились на небольшие расстояния. Спикулы растворялись в воде, а из раствора образовывались гели, и осаждался хомогенный кремнезем, который позже перекристаллизовывался в халцедон и кварц [Мююрисепп, 1964].

Л.Е. Попов с соавторами, исследовавшие фауну песчаной оболочкой толщи Балтийско-Ладожского глинта также отнесли спикулы губок из диктионемовых сланцев Эстонии и России к *Protospongia*, однако зарисовки и описания спикул в их коллективной монографии тоже отсутствуют. Палеонтологическая характеристика спикул была дана Поповым с соавторами буквально одной фразой: «Встречаются только крестообразные трехосные спикулы без полярных лучей – ставраксоны» [Попов и др., 1989].

Из наиболее поздних исследований, посвященных спикулитам из битуминозных аргиллитов раннего тремадока можно отметить работу А. Лоогоа и В. Петерселя [Loog, Petersel, 1995]. Однако в ней рассматривался не палеонтологический состав отложений, а диагенетические преобразования спикулитов. Авторами было установлено наличие в линзах спикулита ряда аутигенных минералов: пирита, марказита, кальцита, полевых шпатов, глинистых минералов. Они выявили под оптическим микроскопом осуществляемые переходы фаз кремнезема: опал – халцедон – кварц и описали соответствующие этим фазам структуры: глобулы для опала, волокнистые, трубчатые агрегаты для халцедона, который корочками обрастал кристаллы пирита и стенки пустот, друзы и одиночные кристаллы кварца.

Лоог и Петерсель предположили, что отложение спикулитовых линз пришлось на период поступления в бассейн кремнезема, который губки использовали для строительства скелета. Поступление кремнезема авторы связали с гидротермами – эту теорию, по их мнению, подтверждало наличие в линзах соответствующих элементов (U, V, Mo и др.) [Loog, Petersel, 1995].

### ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ

Материалом для настоящего исследования послужили: 23 образца спикулита из песчанистых прослоек, 36 образцов спикулита из аргиллитов и 8 образцов спикулита, сцементированного антраконитом из толщи диктионемовых сланцев на р. Ламошке, р. Копорки и безымянных ручьев в ур. Гостилицы. Также были отобраны крупные образцы спикулита, сцементированного антраконитом из аллювия в долинах рек Ламошки и Копорки и образцы спикулита из смятых ледником аргиллитов в долине безымянного ручья в урочище Петровицы. Опробование было произведено в ходе летних полевых практик на Балтийско-Ладожском Глинте в августе 2019 и 2021 годов.

#### Описание разрезов и отбор проб

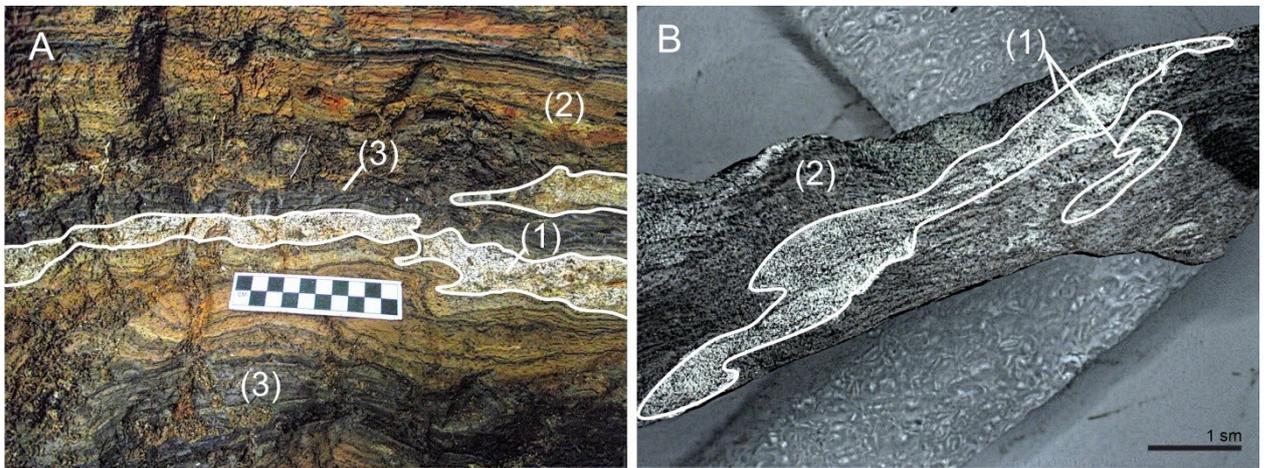
##### Река Ламошка

Обнажение, основательно закрытое осыпями, расположено на правом берегу реки Ламошки в 1,5 км ниже по течению деревни Ломаха. Коренные породы вскрыты канавой (см. табл. 4. А, В). Во вскрыше обнажаются пять свит, снизу-вверх: сероватые алевролитистые глины люкатинской свиты, мелкозернистый рыжеватый песчаник ломашкинской свиты (известной только в долине Ламошки [Попов и др., 1989]), рыжеватые косослоистые пески тосненской свиты, битуминозные сланцы копорской свиты и глауконитовые песчаники леэтсеской свиты.

Копорская свита подразделяется здесь на две подсвиты, [Попов и др., 1989] и имеет мощность 5,3 м (фиг. 3). Нижняя подсвита представлена переслаиваниями рыжих песчаников (фиг. 2 А (3)) и тонкоплитчатых аргиллитов (фиг. 2 А (2)), верхняя – темными тонкоплитчатыми аргиллитами с редкими простоями песчаника.

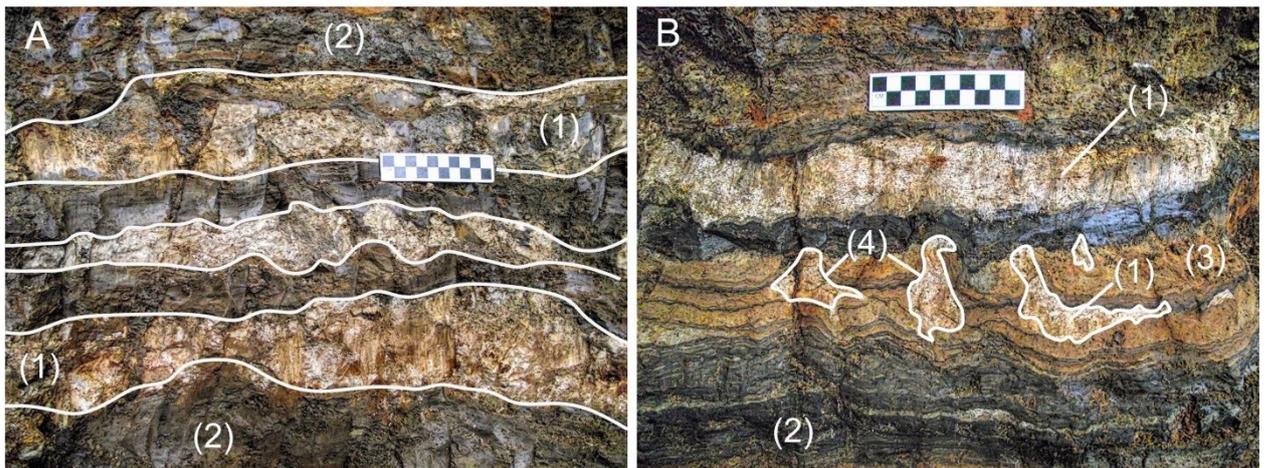
Спикулиты слагают комковатые прослои (фиг. 2 А, В) и линзы белого цвета, мощность которых (1-100 мм) уменьшается от подошвы к кровле свиты. Линзы спикулитов имеют комковатые неправильные очертания, в толще сланцев копорской свиты они залегают, нарушая ее горизонтальную слойчатость (фиг. 2 А(1)).

Протяженность прослоек и линз спикулита составляет от 50 мм до нескольких метров, максимальные протяженности прослоек ввиду ширины обнажения зафиксировать не представлялось возможным, но некоторые слои в базальной части нижней подсвиты коррелируют с разрезами копорской свиты на р. Копорке и ур. Гостилицы.



Фигура 2. Спиккулиты в толще копорской свиты. А – прослойка спиккулита в пачке переслаивания песчаников и аргиллитов нижней подсвиты; 1 – спиккулит; 2 - песчаник; 3 – аргиллит; В – линза спиккулита в аргиллитах верхней посвиты; 1- линза спиккулита неправильной формы, нарушающая горизонтальную слойчатость аргиллита; 2 – плитка аргиллита со спиккулитом на поверхности

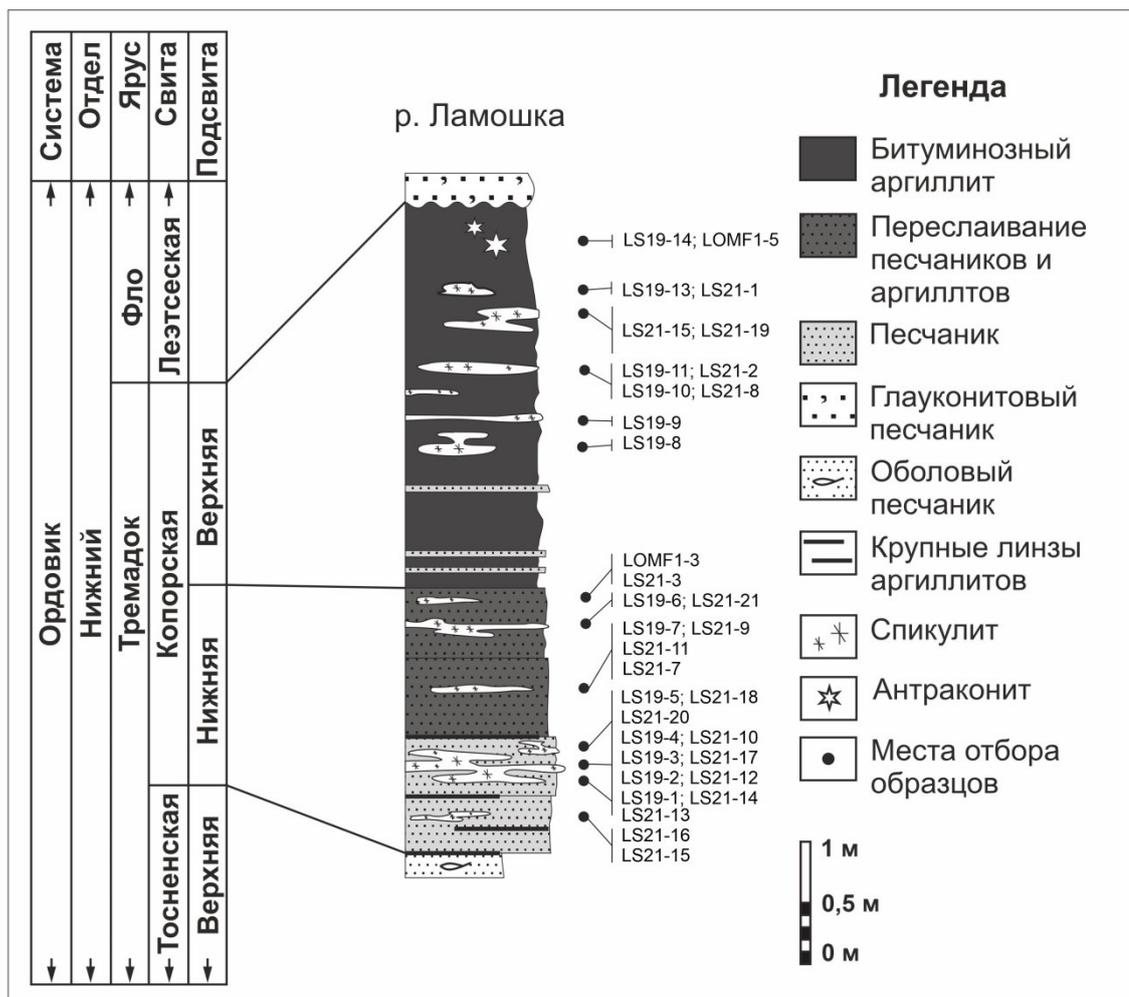
В нижней подсвите копорской свиты выделяются три наиболее мощных слоя спиккулита (в среднем 100 мм) (фиг. 3 А (1)), встречающихся в интервале 60-90 см и слой спиккулита на уровне 180 см (фиг. 4), формирующий «выжатые» структуры, нарушающие вышележащие слои песчаника и аргиллита (фиг.3 В (4)).



Фигура 3. – три сближенных слоя спиккулитов в нижней части нижней подсвиты; 1 – спиккулиты; 2 – пачки переслаивания песчаников и аргиллитов; В – «выжатые» структуры спиккулита в верхней части нижней подсвиты; 1 – спиккулит; 2 – аргиллит; 3 – песчаник; 4 – «выжатые» структуры.

По составу спиккулиты нижней подсвиты сложены преимущественно диагенетически переработанным кремнеземом, в котором отсутствуют или крайне редко встречаются плохо сохранившиеся обломки спиккул. Линзы спиккулита залегают в слоях

песчаника, часто окаймлены тонкими прослойками аргиллита (10 – 100 мм) и в них часто наблюдаются остатки граптолитов, в качестве примеси присутствует алевролит и кварцевый песок.



Фигура 4. Разрез копорской свиты по р. Ламошка с привязкой образцов

Линзы и прослойки спикулита верхней подвиты копорской свиты менее мощные (от 10 мм до 60 мм) и реже встречаются. Сложены они в большинстве своем перекристаллизованным кремнеземом а также многочисленными обломками и целыми спикулами. Спикулиты верхней подвиты часто практически лишены примесей, иногда в них встречаются остатки граптолитов и примесь алевритовых частиц содержание которых достигает 5-10%. Иногда можно встретить тонкие линзы мощностью 1-5 мм и протяженностью 50-100 мм представленные целыми обломками плоских крестообразных (на первый взгляд) и одноосных спикул, зажатых между пластинками аргиллита.

В нижней и верхней подсвитах встречаются участки развития диагенетического антраконита. Линзы и прослойки спикулита с антраконитовой цементацией часто демонстрируют хорошую сохранность остатков объемных трехосных, двухосных и одноосных спикул.

На обнажении копорской свиты на р. Ламошке было отобрано 35 образцов (фигура 4, табл. 1).

Таблица 1: Перечень отобранных проб на р. Ламошке, их краткое описание и уровень отбора.

Номер образца	Уровень отбора пробы	Состав
Из нижней подсвиты:		
LS21-15	0,2 м	Прослойка спикулита слабо сцементированного из пачек переслаивания песчаников и аргиллитов, состоит из перекристаллизованного кремнезема, с редкими остатками спикул, примесь песка до 25%. Границы с вмещающими породами не четкие, постепенные.
LS21-16	0,25 м	
LS21-13	0,5 м	Прослойка спикулита слабо сцементированного из пачек переслаивания песчаников и аргиллитов, состоит из перекристаллизованного кремнезема, с микролинзами алевролита, содержащего хорошо сохранившиеся спикулы. Границы с вмещающими породами не четкие, постепенные.
LS19-1 LS21-14	0,55 м	Прослойки и линзы спикулита слабо сцементированного из пачек переслаивания песчаников и аргиллитов, состоит из перекристаллизованного кремнезема, обломков спикул плохой сохранности, остатков граптолитов, микролинз алевролита с хорошо сохранившимися спикулами, в самом спикулите остатки спикул наблюдаются редко, встречаются хорошо сохранившиеся спикулы в полостях, примесь песка до 25%, есть участки где песчаные зерна занимают порядка 50% от объема
LS19-2 LS21-12	0,6 м	
LS19-3 LS21-17	0,7 м	
LS19-4 LS21-10	0,8 м	
LS21-20	0,85 м	

LS19-5 LS21-18	0,9 м	породы. Границы с вмещающими породами не четкие, постепенные.
LS19-7 LS21-7; LS21-11; LS21-9	Интервал 1,25 – 1,35 м	
LS19-6 LS21-21	1.8 м	Прослойка среднесцементированного спикулита из пачек переслаивания песчаников и аргиллитов, состоит из перекристаллизованного кремнезема, обломков спикул плохой сохранности, остатков граптолитов, примесь песка незначительная до 10%. Границы с вмещающими породами не четкие, постепенные.
LS21-3	2,05 м	Линза спикулита с антраконитовой цементацией, состоит из перекристаллизованного кремнезема, обломков спикул и остатков объемных спикул хорошей сохранности.
LOMF1-3	2,4 м	Линза спикулита слабо сцементированного из аргиллитов, состоит из перекристаллизованного кремнезема и обломков спикул хорошей сохранности, примесь песка до 10%. Границы линз четкие.
Из верхней подсвиты:		
LS19-8	3,3 м	Линза плотно сцементированного перекристаллизованного кремнезема, обломков спикул не наблюдается.
LS19-9	3,4 м	Линза спикулита слабо сцементированного из аргиллитов, состоит из перекристаллизованного кремнезема и обломков спикул хорошей сохранности, примесь песка до 10%. Границы линз четкие.
LS19-10 LS21-8	3,55м	Линза спикулита слабо сцементированного из аргиллитов, состоит из перекристаллизованного кремнезема, обломков спикул плохой сохранности с редкими целыми спикулами в микролинзах
LS19-11	3,8 м	

LS21-2		алевролита и остатков граптолитов, примесь песка до 10%. Границы линз четкие..
LS19-15 LS21-19	4,15 м	Тонкая линза до 5 мм, перекристаллизованного кремнезема с остатками плоских хорошо сохранившихся спикул, примесь алеврита менее 10%. Границы линзы четкие.
LS19-13 LS21-1	4,35 м	
LS19-14 LOMF1-5	4,7 м	Прослойка спикулита с антраконитовой цементацией, состоит из перекристаллизованного кремнезема, обломков спикул и остатков объемных спикул хорошей сохранности.

Образцы LS21-4, LS21-5, LS21-6, были отобраны из аллювия долины реки Ламошки и представлены линзами перекристаллизованного кремнезема и остатков целых объемных спикул во вторичном антраконитовом цементе.

### **Река Копорка**

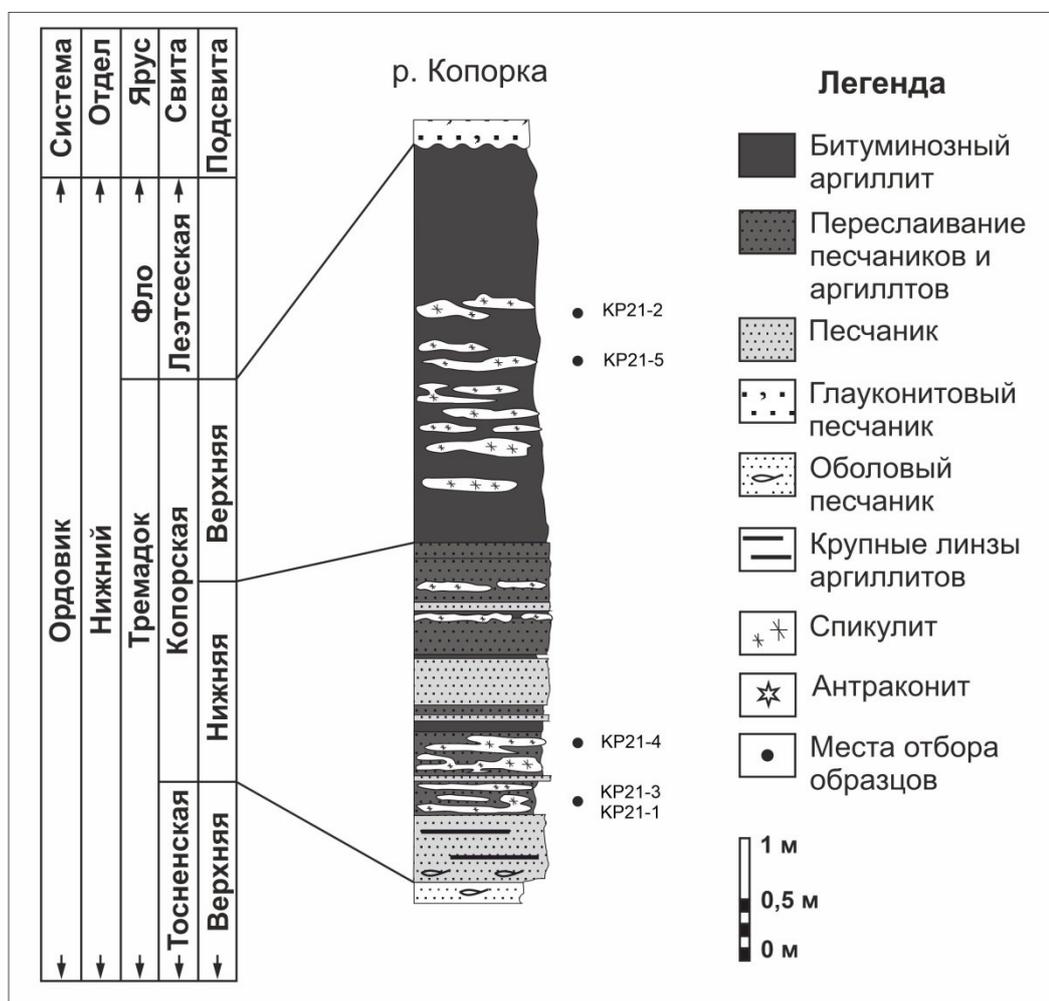
Обнажение расположено на левом берегу р. Копорки в 30 м ниже по течению от крепости Копорье. Коренные породы вскрыты канавой (см. табл. 4 С). Обнажаются три свиты, снизу вверх: ржаво-рыжие косослоистые песчаники с брахиоподами и тонкими (до 10 мм) линзами темно-коричневых аргиллитов тосненской свиты, выветрелые ржавые коричневые горизонтально слойчатые битуминозные сланцы копорской свиты и глауконитовые песчаники лэтсеской свиты.

Аналогично ранее описанному разрезу, толща битуминозных аргиллитов подразделяется на две подсвиты, нижнюю – переслаивание ржаво-рыжих песчаников и коричневых аргиллитов с ржаво-красным налетом, и верхнюю – темно-коричневые, местами черные аргиллиты с ржаво-красным налетом с редкими прослойками песчаников. Мощность копорской свиты на этом разрезе составляет 6,7 м (фиг. 5). Во всей толще встречаются прослои и линзы белого спикулита неправильной (комковатой?) формы, контрастирующие с ровной горизонтальной слойчатостью диктионемовых сланцев. Мощности спикулитов от 1 мм до 100 мм, протяженность от 5 см до нескольких метров. Частота встречаемости и мощности спикулитов уменьшаются от подошвы к кровле.

В нижней подсвите, аналогично разрезу на р. Ламошке, выделяются три наиболее мощных слоя спикулита (в среднем 80 мм) на уровне 0,7 – 0,9 м разреза. Прослойки

спикулитов, формирующие «выжатые» структуры в данном разрезе не обнаружены. По составу и структуре спикулиты разреза р. Копорки аналогичны спикулитам разреза р. Ламошки.

Верхняя подсвита отлична наличием на уровне 4,7 м маломощного (50 мм) но протяженного (протяженность не была установлена, так как превышает ширину канавы) прослоя состоящего из чистого диагенетического кремнезема и значительного количества целых объемных остатков трехосных, двухосных и одноосных спикул.



Фигура 5. Разрез копорской свиты по р. Копорка с привязкой образцов

Для настоящего исследования на обнажении копорской свиты на р. Копорки было отобрано 5 образцов спикулита из пачек переслаивания песчаника и аргиллита нижней подсвиты и из аргиллитов верхней подсвиты (табл. 2).

Таблица 2. Перечень отобранных проб на р. Копорке, их краткое описание и уровень отбора.

Номер образца	Уровень отбора пробы	Состав
Из нижней подсвиты:		

КР21-1	0,75 м	Прослойка спикулита слабосцементированного, состоит из перекристаллизованного кремнезема и обломков спикул, в полостях или микролинзах алевролита встречаются объемные спикулы неплохой сохранности; примесь песка до 25%. Границы с вмещающими породами не четкие.
КР21-3	0,8 м	
КР21-4	1,1 м	
Из верхней подсвиты:		
КР21-5	4,25 м	Тонкая линза спикулита средне сцементированного, состоит из перекристаллизованного кремнезема и обломков и целых спикул. Взята из аргиллитов верхней подсвиты. Границы линзы четкие.
КР21-2	4,7 м	Прослойка спикулита средне сцементированного, состоит из перекристаллизованного кремнезема и значительного количества целых объемных трехосных, двухосных, одноосных спикул, Взята из аргиллитов верхней подсвиты. Границы прослойки четкие.

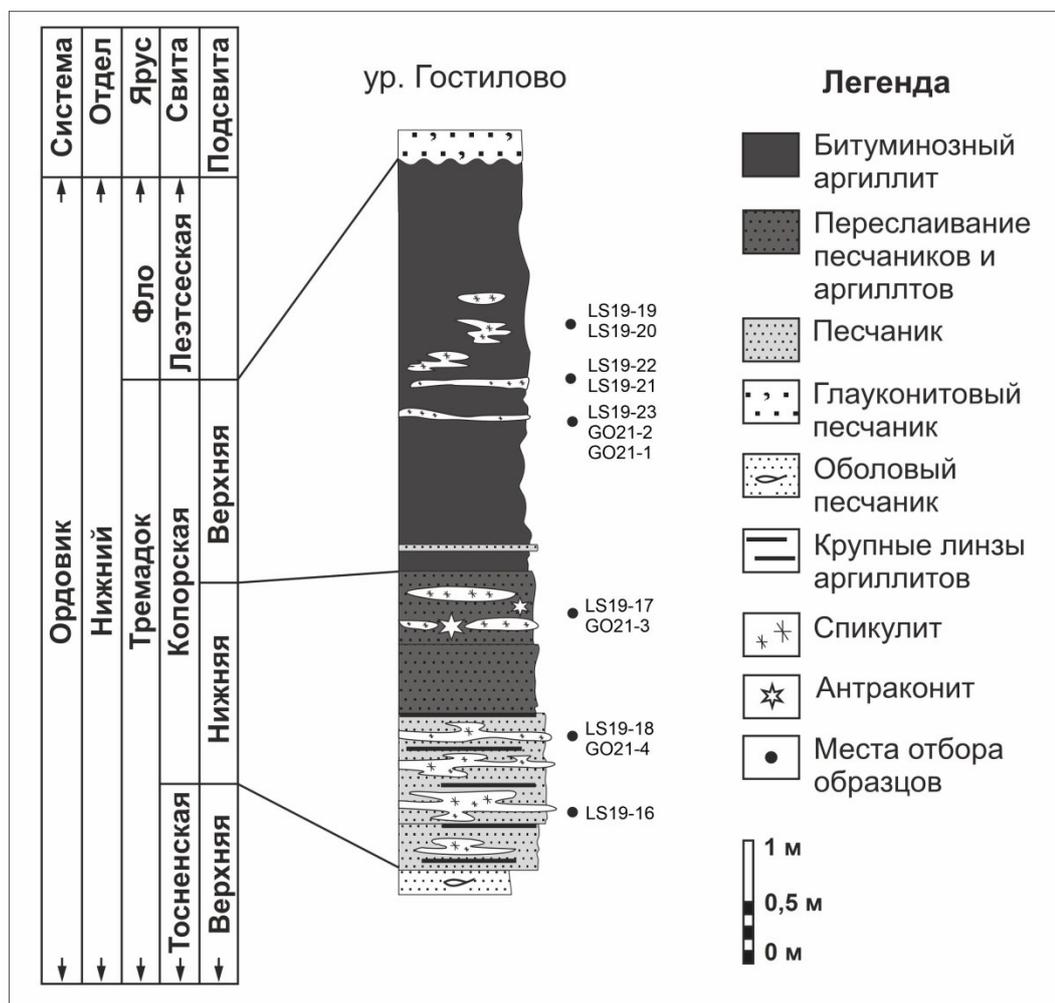
### Урочище Гостилово

Обнажение расположено в овраге, в 3,7 км к северо-востоку от Копорской крепости. Коренные породы вскрыты канавой (см. табл. 4 D). Обнажаются три свиты, снизу вверх: ржаво-рыжие оболочные песчаники тосненской свиты, песчаники и темно-коричневые тонкоплитчатые битуминозные сланцы копорской свиты и глауконитовые песчаники люкатиной свиты.

Копорская свита расчленяется на две подсвиты, аналогичные вышеописанным (Фиг.6). Общая мощность обнажения составляет 6,8 м. В разрезе встречаются прослойки и линзы белого спикулита мощностью от 1 мм до 100 мм и протяженностью от 5 см до нескольких метров.

В нижней подсвите, аналогично разрезам на р. Ламошке и р. Копорке на уровне 0,6 – 0,9 м наблюдается три мощных слоя (50 – 80 мм) спикюлита. Помимо этого, нижняя подсвита разреза в ур. Гостилово отличается наличием выдержанного по мощности прослоя (80 – 100 мм) с антраконитовой цементацией на уровне 2,1 м разреза.

Верхняя подсвита представлена темно-коричневыми, практически черными битуминозными аргиллитами с маломощными (1 мм – 50 мм) прослойками и линзами переслаиванного кремнезема с обломками и редкими остатками целых спикюлов в полостях и пустотах.



Фигура 6. Разрез копорской свиты в ур. Гостилово с привязкой образцов

По разрезу было отобрано 12 образцов спикюлита из пачек переслаивания песчаника и антраконита, из слоя с антраконитовой цементацией нижней подсвиты копорской свиты и из аргиллитов верхней подсвиты (табл. 3).

Таблица 3. Перечень отобранных проб в ур. Гостилово, их краткое описание и уровень отбора.

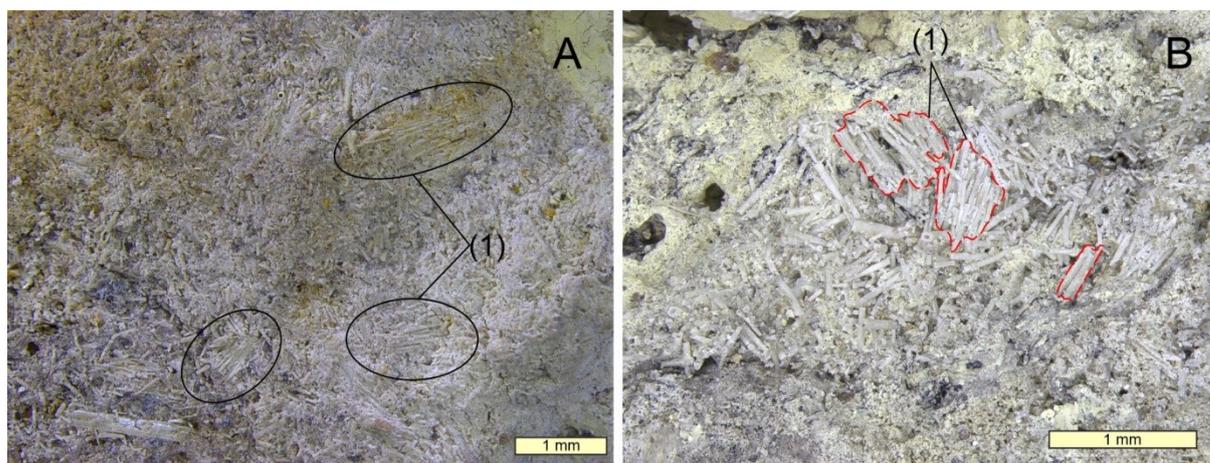
Номер образца	Уровень отбора пробы	Состав
---------------	----------------------	--------

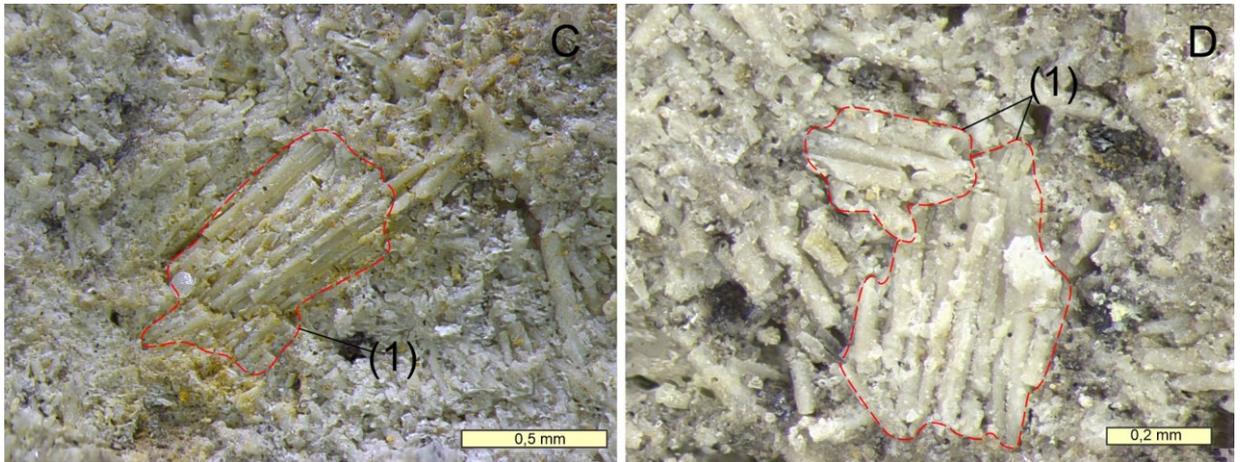
Из нижней подсвиты:		
LS19-16	0,8 м	Тонкая жилка плотно сцементированного хемогенного натечного материала.
GO21-4	0,95 м	Прослойка спикулита плотно сцементированного, состоит из перекристаллизованного кремнезема с обломками спикул, встречаются микролинзы алевролита с целыми спикулами, взятая из пачек переслаивания песчаников и аргилитов. Границы с вмещающими породами не четкие.
LS19-18	1,1 м	Тонкие линзы спикулита средне сцементированного, состоит из перекристаллизованного кремнезема и обломков спикул плохой сохранности, в спикулите явно преобладают остатки спикул. Границы линз четкие.
LS19-17	2,05 м	
GO21-3	2,1 м	Прослойка спикулита плотно сцементированного, состоит из перекристаллизованного кремнезема с обломками и целыми объемными трехосными, двухосными и одноосными спикулами с примесью песчаного материала до 20%, взятая из аргиллитов с антраконитовой вторичной цементацией.
Из верхней подсвиты:		
LS19-23	3,7 м	Прослойка спикулита плотносцементированного из аргиллитом, состоит из перекристаллизованного кремнезема и обломков спикул, встречаются плоские спикулы хорошей сохранности. Границы линз четкие.
GO21-1	3,8 м	Линзы спикулита средне сцементированного из аргиллитов, состоит из перекристаллизованного кремнезема с
LS19-21	4,95 м	
LS19-22	4,0 м	

GO21-2	4,1 м	обломками спикул и плоскими целыми спикулами в пустотах. Границы линз четкие.
LS19-20	4,25 м	Тонкая линза спикулита средне сцементированного, состоит из перекристаллизованного кремнезема и остатков спикул. Границы линзы четкие
LS19-19	4,35 м	

Также на краю глинта к западу от ур. Гостилово из высыпок был взят образец аргиллита с фрагментом линзы спикулита GO21-6, представленный перекристаллизованным кремнеземом и обломками и плоскими целыми спикулами с примесью кварцевого алеврита до 15%.

Для настоящего исследования в ходе летней полевой практики на Балтийско-Ладожском Глинте в августе 2021 года было взято еще 2 образца UK21-1 и Petr21 из высыпок в оврагах на ур. Кастивское и из смятых ледником выветрелых аргиллитов копорской свиты ур. Петровицы соответственно. Спикулит из ур. Кастивское представлен перекристаллизованным кремнеземом, обломками спикул и целым плоскими расплюснутыми спикулами. Образец спикулита из ур. Петровицы аналогичен образцу из ур. Кастивское, однако, в нем помимо вышеперечисленного наблюдались многочисленные группы параллельных односных спикул – предположительно корневых пучков губок.





Фигура 7. Фотографии пучков спикул из образца Ptr21 ур. Петровицы, полученные при изучении образцов на стереомикроскопе Leica M205. А, В – пучки спикул в спикулитах; С, D – пучки спикул; 1 – пучки.

## ГЛАВА 4. МЕТОДЫ

### **Изучение минералогического и литологического состава спикулитов**

Из 15 образцов были изготовлены шлифы без покровных стекол. Для исследования шлифов использовались: поляризационный микроскоп Leica DM4500P (Германия).

Из 5 образцов истиранием в яшмовой ступке были изготовлены тонкие порошки, которые были исследованы на порошковом дифрактометре Bruker "D2 Phaser".

Вышеперечисленные исследования проводились в ресурсном центре «Рентгенодифракционные методы исследования» Василеостровского учебно-научного комплекса СПбГУ.

Также из фрагментов 14 образцов были изготовлены препараты для изучения на настольном растровом электронном микроскопе-микроанализаторе TM 3000 (НИТАСИ). Фрагменты были наклеены на углеродный скотч, прикрепленный к монете. Препараты из 4 образцов были изучены при помощи системы со сфокусированными электронным и ионным зондами QUANTA 200 3D.

Электронно-микроскопические исследования проводились в ресурсном центре «Микроскопии и микроанализа» СПбГУ.

### **Изучение палеонтологического состава спикулитов**

Для палеонтологического изучения спикулитов было необходимо отделить спикулы от вмещающих пород. Для этого был произведен предварительный этап пробоподготовки.

### **Выделение спикул из породы**

Как было ранее отмечено для настоящего исследования были отобраны образцы с различной цементацией:

1. спикулиты с относительно высоким содержанием алевролита и кварцевым диагенетическим цементом из пачек переслаивания песчаников и аргиллитов.
2. спикулиты с антраконитовым цементом.
3. спикулиты из относительно рыхлых аргиллитов, богатых органическим веществом.
4. спикулиты из глинистых аргиллитов с мелкодисперсным органическим веществом.

Исходя из различий в цементации, для обособления спикул от породы были опробованы различные препараты.

Для извлечения из антраконитовых конкреций образцы помещали в 10% муравьиную кислоту. Образцы спикулитов из относительно рыхлых аргиллитов протравливались 3% раствором перекиси водорода. Для образцов из глинистых аргиллитов применялся 1-2% раствор NaOH (едкого натра). К сожалению, на данном этапе исследования извлечь спикулы из образцов с кварцевым цементом не удалось.

### **Обработка образцов**

После растворения цемента, промывки и сушки нерастворимого остатка, спикулы вручную отбирали из остатка под бинокулярным микроскопом Leica DM4500P LED.

Отобранные спикулы кремнистых губок были наклеены на металлические шайбы с проводящим углеродистым скотчем, просмотрены и сфотографированы на настольном растровом электронном микроскопе TM 3000 HITACHI в ресурсном центре Микроскопии и Микроанализа СПбГУ. Всего было получено 448 фотографии спикул и их обломков, из которых пригодных для описания 318 экземпляра.

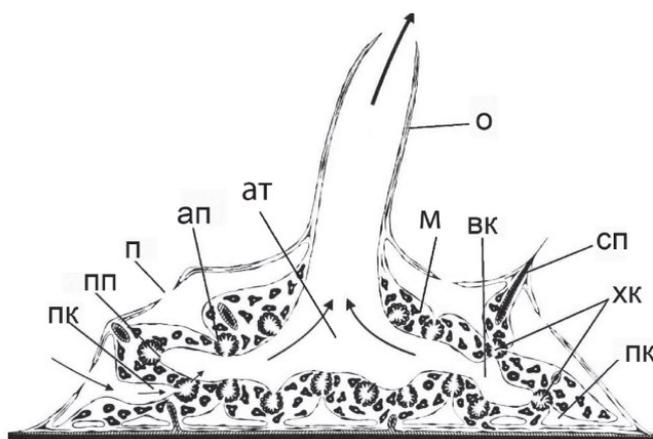
Образцы спикулитов, не пригодные для выделения спикул растворением изучались под стереомикроскопом Leica M205. В результате чего был получен массив из 45 фотографий.

## ГЛАВА 5. КРАТКИЙ ОБЗОР БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ГУБОК

Губки по типу своего строения являются многоклеточными организмами с «нетканевым» строением – их клетки не формируют тканей, их жизнедеятельность осуществляется благодаря активности отдельных клеток и клеточных пластов с разным строением и функциями [Ересковский, Вишняков, 2015]

Губки – организмы фильтраторы. При питании и газообмене они взаимодействуют с окружающим веществом не посредством обособленных многоклеточных систем со специфической морфологией и положением в организме, а всей поверхностью тела во всех частях организма, через связанную систему проводящих и отводящих каналов. Питание осуществляется поверхностью практически всех покровных клеток и многими клетками внутреннего пространства губок.

Система каналов включает в себя многочисленные мелкие остии и поры, заканчивающиеся одним или несколькими отверстиями на конце трубок называемыми оскулюмом. Самый крупный канал, переходящий в оскулюм, именуется атриумом (фиг. 8).



Фигура 8. Строение однооскулюмной губки. Ап – апопиль; ат – атриум; вк – выносящий канал; м – мезохил; о – оскулярная трубка; п – пора; пк – приносящий канал; пп – прозопиль; сп – спикула; хк – хоаноцитовая камера. Стрелки указывают направления движения воды через систему каналов [Ересковский, Вишняков, 2015].

Губки используют различные по степени сложности ирригационные системы асконоидную, сиконоидную, силлеибидную и лейконоидную. По мере усложнения поровых систем происходит увеличение числа хоаноцитовых камер и увеличение мезохила – внутреннего пространства тел губок. Различия в ирригационных системах у губок не связано с эволюцией и нужно для увеличения самого размера губок. Губки с асконоидной системой имеют размеры порядка нескольких миллиметров, в то время как

губки с лейконоидной системой достигают размеров в несколько метров. Большие объемы мезохила, вмещающего многочисленные хоаноцитовые камеры и сложную систему пор способны поддерживать циркуляцию необходимого количества воды, создающего внутреннее давление, сохраняющее форму тела губки.

Различные таксономические группы губок имеют определенные совокупности типов клеток организма.

Губки классов *Calcarea*, *Demospongiae* и *Homoscleromorpha* имеют клеточный уровень организации организмов [Degnan et al., 2015]. Клеточные пласты, называемые пинакодермой, формируют поверхностный слой тел губок и систему водоносных каналов. Пинакодерму формируют клетки – пинакоциты. Другие клеточные слои – хоанодермы, сформированные жгутиковыми клетками хоаноцитами, выстилают расширенные участки водоносной системы – хоаноцитоме камеры. Входное отверстие в камеру называется апопиль, выходное – прозопиль (фиг. 8). Работа жгутиковых клеток создает движущую силу потока воды внутри водоносной системы. Внутренне пространство губки, ограниченное пинакодермой и хоанодермой называется мезохил. Мезохил не сообщается с водой и содержит внеклеточный матрикс, органические фибриллы коллагеновой природы, волокна белка, спонгина, и неорганические структуры, тельцы различной морфологии называемые спикулами, выполняющими опорную функцию в теле губки.

Спикулы губок класса *Calcarea* Bowerbank, 1864 (Известковые губки) образованы только карбонатом кальция. Спикулы двухлучевые - диактины, трехлучевые – триактины и четырехлучевые – тетрактины или ставрактины. Часто в скелете спикулы изолированные, но могут и формировать спаянный скелет.

Спикулы губок класса *Homoscleromorpha* Bergquist, 1978 (ранее выделялся как подкласс *Demospongiae*) сложены кремнеземом. Спикулы мелкие четырехосные, зачастую ветвящиеся, изгибающиеся. У некоторых видов спикулы могут и вовсе отсутствовать.

Спикулы губок класса *Demospongiae* Sollas, 1885 (Обыкновенные губки) сложены спонгином, или совокупностью спонгиновых волокон и кремнистых спикул (макро- или микросклер). Макросклеры – одноосные или четырехосные. Микросклеры – одноосные или многоосные, разнообразных форм.

Губки класса *Hexactinellida* Schmidt, 1870 (Стекланные губки) – синцитиальные организмы, их тела состоят из цельного неразрывного синцития, представляющего собой сеть из соединенных плоскостей и трубчатых тяжей содержащую тысячи ядер не способных к делению. Аналогично пинакодерме и хоанодерме синцитий стекланных губок ограничивает мезохил. Наружная часть губок представлена плоскостным синцитием

с порами – дермальной мембраной. Атриум выстилается атриальной мембраной, аналогичного строения. Эти мембраны соединены синцитиальными тяжами. Между мембранами расположена хоаносомы, состоящая из жгутиковых камер. Спикулы губок класса Hexactinellida формируются склероцитами – свободными клеточными элементами мезохила. Секреция кремневых спикул осуществляется в вакуолях склероцитов, образованной специфической мембраной – силикалеммой [Ересковский, Вишняков, 2015; Degnan et. al., 2015].

Для губок класса Hexactinellida обычными являются шестилучевые трехосные спикулы – гексактины, сложенные аморфным биогенным опалом-А [Simpson, Volcani, 2011]. При формировании спикул имеет место потеря одного или нескольких лучей, что приводит к образованию пятилучевых спикул – пентактин, четырехлучевых спикул – тетрактин или ставрактин, трехлучевых спикул – триактин, двухлучевых спикул – диактин, или в крайне редком случае однолучевых спикул – монактин [Ересковский, Вишняков, 2015].

Губки, являясь бентосными организмами, обычно процветают, прикрепляясь к твердому субстрату, раковинам моллюсков, кораллам, каменным блокам, и большинство видов не могут жить на осадках или в условиях большого количества взвести в воде, способной привести к засорению и помешать питанию. Однако некоторые разновидности губок способны приспособиться к таким средам. Они развивают удлиненное вертикальное тело или возвышающиеся над отложениями участки тела. Такие губки развивают способы фиксации в субстрате, позволяющие избежать смещения в осадке или отрыва [Schönberg, 2016]. Это позволяет упомянутым губкам колонизировать среды не доступные другим видам губок. Эти специфические факторы морфологии особенно характерны глубоководным исключительно морским губкам класса Hexactinellida, обитающим в труднодоступных местах, на участках с низкой динамикой водной среды при температуре не более 15°C [Krautter, 1998]. На глубоководных участках преобладает тонкодисперсный осадок и медленное осадконакопление, из-за этого гексактеннелидные губки развивают специфические формы прикрепления и морфологию тела, но не страдают от загрязнения оседающими частицами. Губки формируют специфические макросклеры гексактин и пентактин с хорошо развитым загнутым одним лучом с зазубринами на вершине и частично редуцированными остальными лучами. Еще одним способом прикрепления является формирование специфических якорных приспособлений - «корневых пучков» - скопления тысяч отдельных спикул в плотный жгут, фиксирующихся в осадке [Schönberg, 2016].

## ГЛАВА 6. РЕЗУЛЬТАТЫ

### Состав спикулитов и спикул

#### Оптическая микроскопия

Метод оптической микроскопии в данной работе применялся первым для чего были изготовлены шлифы 16 образцов спикулита из диктионемовых сланцев копорской свиты. Образцы слабо сцементированные, сыпучие, из-за чего большая часть шлифов была сделана неудачно.

В ходе исследования было установлено наличие в спикулите примеси обугленного органического материала, в основном остатков колоний граптолитов (Фиг. 10 (1)). Их содержание в породе находится в среднем на уровне порядка 15%. Так же в качестве примеси присутствуют зерна кварцевого песка, их содержание в спикулитах обычно порядка 5-10%. Зерна калиевого полевого шпата, пирита, кальцита обнаружены в крайне низких содержаниях –5% в среднем.

Спикулит не однороден, в нем часто присутствуют микролинзы кластического материала состоящие из зерен кварца песчаной размерности (фиг. 10). Содержание кварцевых зерен в таких линзах порой достигает 50%. В некоторых шлифах наблюдались жилки, заполненные натечным диagenетическим кремнеземом (фиг. 9 (2)).

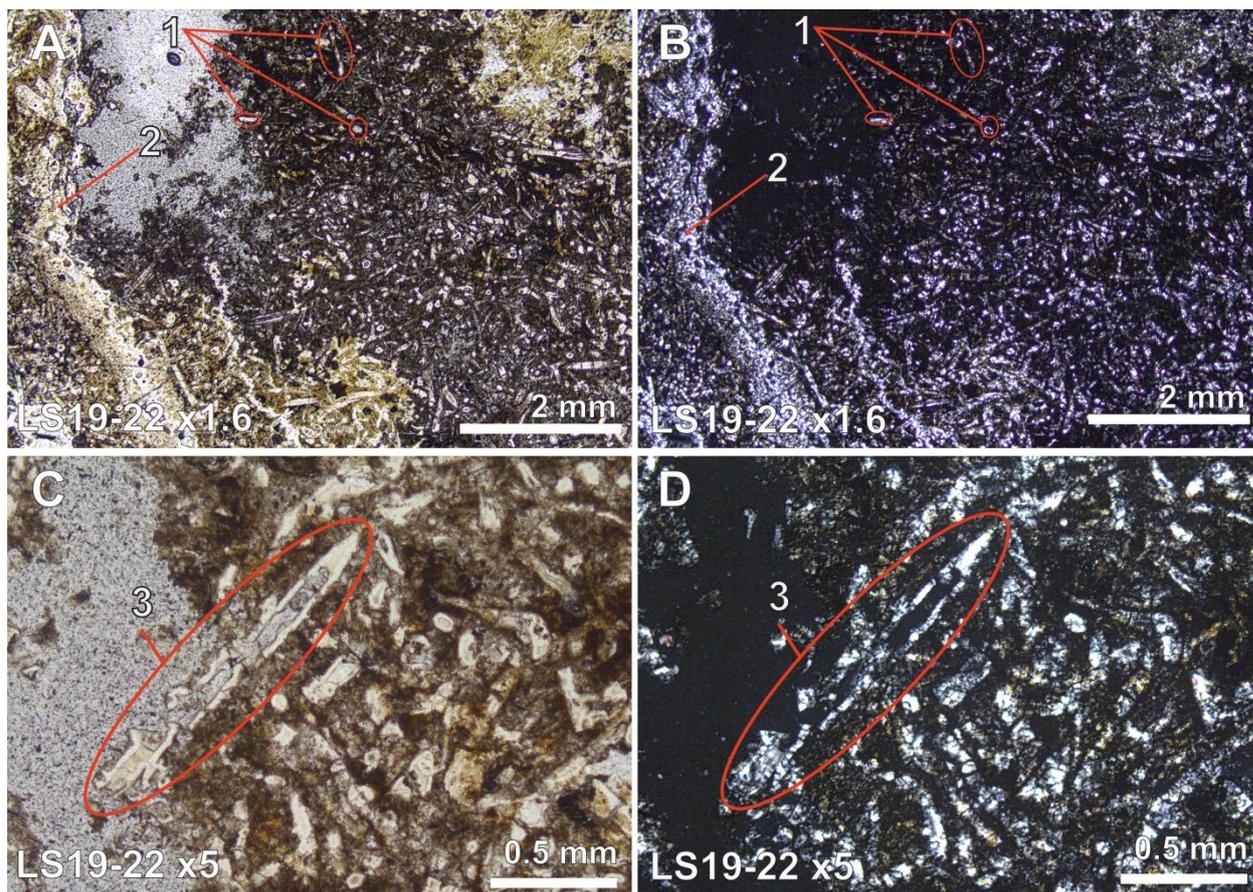
Так же наблюдение шлифов в микроскоп позволило судить о характере взаиморасположения составных частей спикулита. Так, на снимках видно, что остатки спикул, граптолиты, зерна кварца находятся преимущественно в глинистом цементе. Однако цементация может быть и вторичная халцедоновая.

Ниже приведены описания шлифов наиболее представительных образцов, сделанные в соответствии с «систематикой и классификацией осадочных пород и их аналогов» В.Н. Шванова [Шванов и др., 1998].

#### Спикулит (Фиг. 9)

Порода имеет биоморфную структуру и состоит из обломков спикул губок халцедонового состава (фиг. 9 С, D) и обломков граптолитов. Размеры обломков спикул варьируют в диапазоне 0,05 – 1,2 мм (фиг. 9 А, В). Содержание обломков спикул в шлифе составляет порядка 50%. Обломки граптолитов имеют размеры от 0,1 мм до 0,8 мм. Содержание обломков граптолитов в шлифе порядка 5%. Обломки спикул находятся в глинистом цементе. Содержание цемента в шлифе порядка 30%. В породе присутствуют участки халцедоновой цементации – натечные агрегаты диagenетического кремнезема

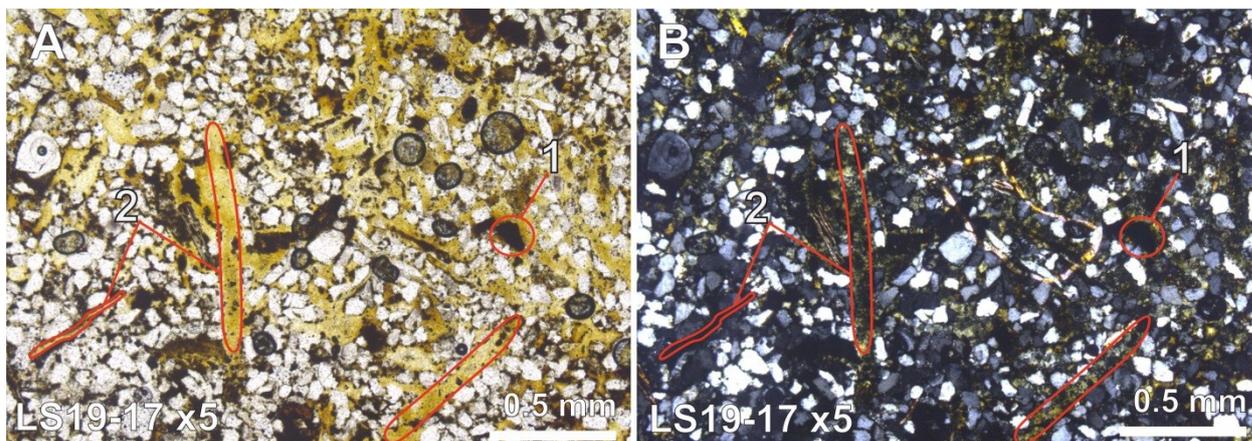
(фиг 9 А, В (2)), образованного в результате растворения материала спикул. Содержание кремнистого цемента в шлифе составляет порядка 15%.



Фигура 9. Фотографии шлифа наиболее представительного образца спонгулита из диктионемовых сланцев копорской свиты; А, С – без анализатора; В, D – в скрещенных николях; 1 – обломки спикул в продольном и поперечном сечении; 2 – жилка диагенетического кремнезема; обломок спикулы халцедонового состава.

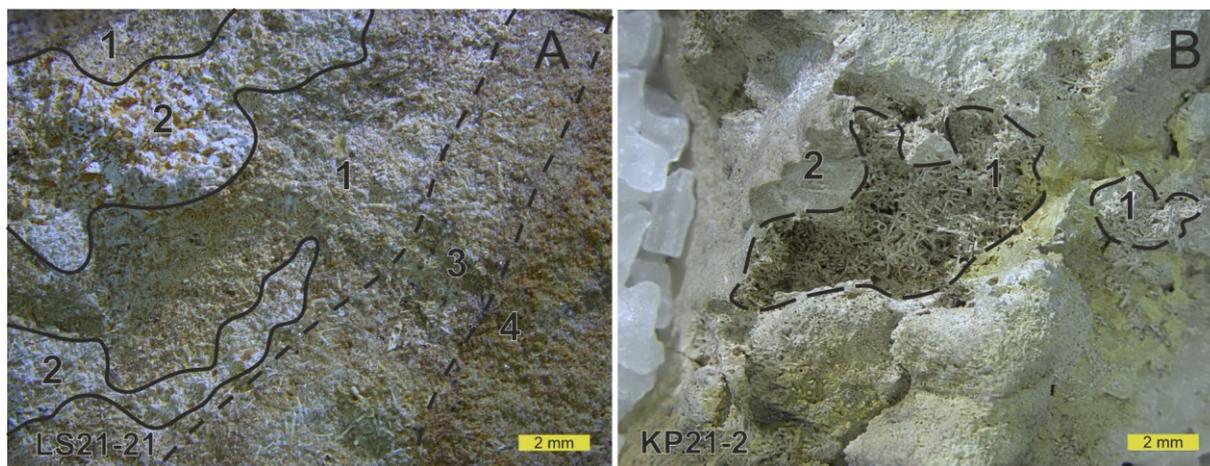
Линза мелкозернистого кварцевого песчаника с редкими спикулами (Фиг. 10).

Порода состоит из обломочной части и цемента. Обломочная часть представлена зернами кварца алевритовой и песчаной размерности и обломками граптолитов (фиг. 10 (1)). Помимо этого в породе присутствуют следы спикул – промежутки, образованные в результате выпадения спикул при шлифовке (фиг. 10 (2)). Зерна кварца плохо окатанные не сортированные, размеры обломков варьируют в диапазоне 0,05 – 0,2 мм. Содержание обломков кварца в шлифе составляет порядка 60%. Обломки граптолитов от 0,1 до 0,3 мм и их содержание в шлифе составляет порядка 10%. Цемент в породе глинистый – 20% и кремнистый – 10%. Цемент глинистый – открыто поровый, преобладающий не сплошной, микрокристаллический, независимой цементации. Цемент кремнистый – закрытый поровый, пятнистый, микрокристаллический, независимой цементации.



Фигура 10. Фотографии шлифа наиболее представительного образца микролинзы кластического материала из спикюлита; А, С – без анализатора; В, D – в скрещенных николях; 1 – обломки граптолитов; 2 – пустоты от отвалившихся спикюл.

Как было отмечено выше, из-за структуры пород, изготовление шлифов не было удачным. Поэтому было проведено дополнительное изучение структуры спикюлитов и морфологии спикюл при помощи стереомикроскопа Leica M205 в 3х образцах с преобладающей кремнистой цементацией, не поддающейся растворению (Фиг. 11).

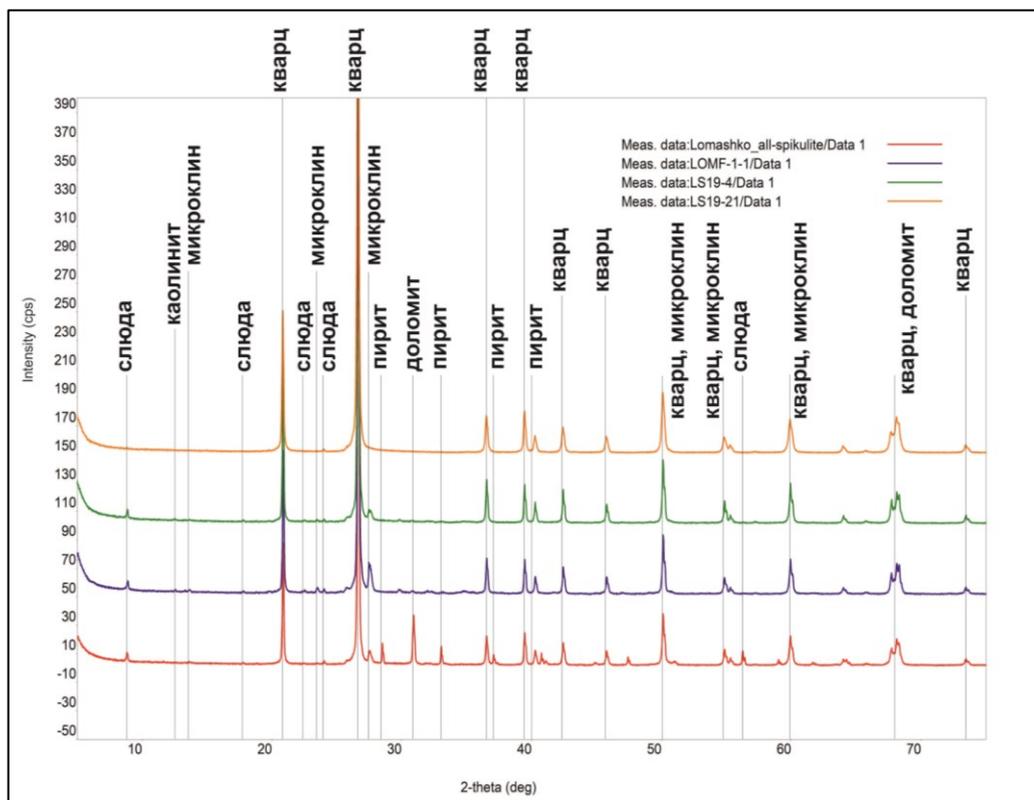


Фигура 11. Фотографии образцов спикюлитов. А – образец LS21-21, из нижней подсвиты копорской свиты на р. Ламошке (1 – спикюлит состоящий из обломков спикюл (порядка 60%) и зерен кварцевого песка; 2 – линзы диагенетического кремнезема; 3 – постепенный контакт спикюлита с вмещающими песчаниками, порода состоящая преимущественно из кварцевых зерен, обломков спикюл порядка 30%; 4 – кварцевый песчаник); В – образец KP21-2, из верхней подсвиты копорской свиты на р. Копорке (1 – спикюлит состоящий из объемных спикюл губок (порядка 90%) и цементирующего их вторичного кремнезема; 2 – спикюлит состоящий из плоских спикюл (порядка 60% и диагенетического кремнезема).

## Рентгенофазовый анализ

Рентгенофазовый анализ имеет для определения состава наиболее важное значение, так как порошковая дифракция рентгеновских лучей является одним из наиболее чувствительных методов анализа для определения кристаллических форм кремнезема.

Рентгенофазовый анализ 4 образцов дал следующие пики:



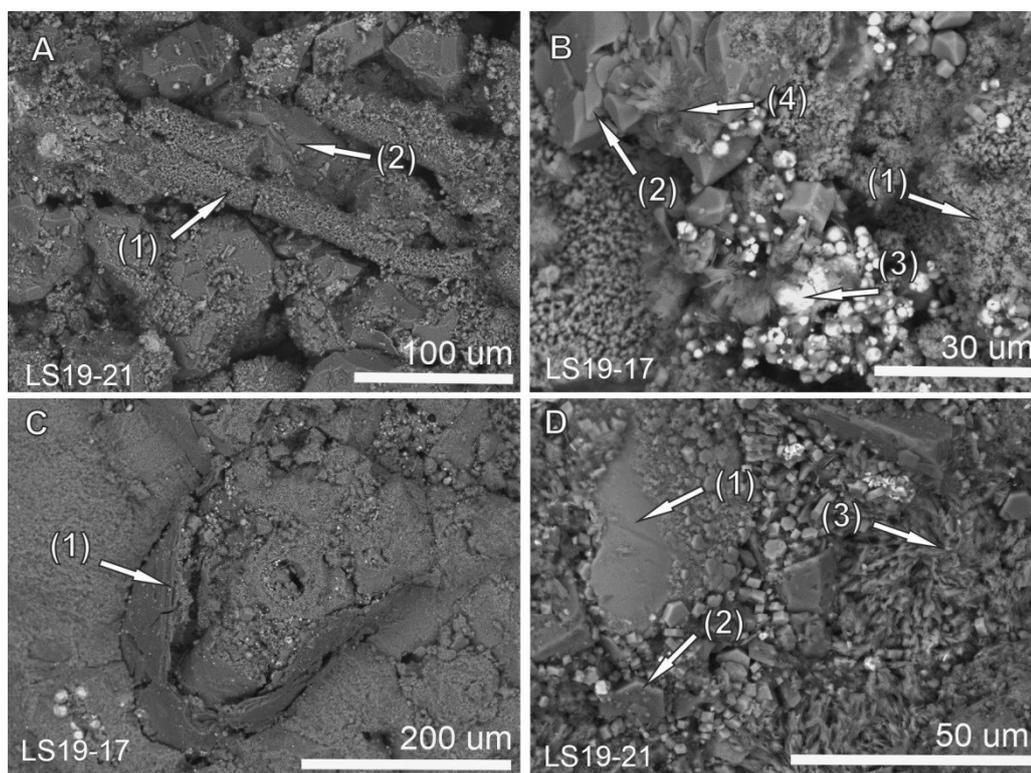
Фигура 12. Результаты рентгенофазового анализа четырех образцов. Красной, фиолетовой, зеленой и желтой кривой соответствуют образцы lom\_all\_spiculite – предоставленный П.В. Федоровым, LOMF1-1, LS19-4, LS19-21 соответственно.

Выявленные пики минералов кремнезема отвечают исключительно фазе  $\alpha$ -кварца, помимо этой фазы иных полиморфов кремнезема обнаружено не было. Также рентгенофазовый анализ выявил стабильную примесь полевых шпатов, слюд, карбонатов, и пирита, происходящую, очевидно, из вмещающих аргиллитов.

## Электронная микроскопия

По данным, полученным в результате исследований на сканирующем электронном микроскопе, так же видно, что спиккулит помимо остатков спикул включает в себя примеси различных минералов и органических остатков. Самой частой примесью являются аллотигенные зерна кварца песчаной или алевритовой размерности (Фиг. 13 А (2)). Не менее часто встречаются замещенные кремнеземом остатки граптолитов (Фиг. 13

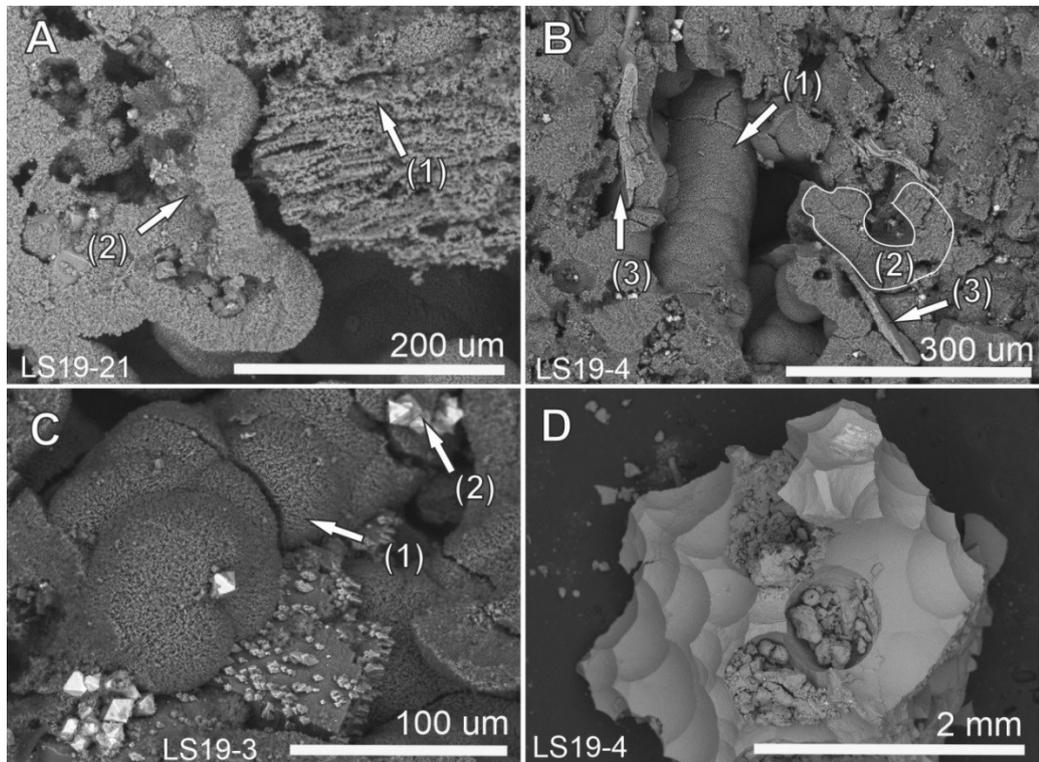
С(1)). Очень часто в спикулитах обнаруживаются короткостолбчатые гексагонально-призматические кристаллы апатита (Фиг. 13 D(2)). Крайне редко можно наблюдать обломки раковин органико-фосфатных брахиопод (Фиг. 13 В(3), D(1)), микрористаллы пирита (Фиг. 13 В(3),С(2)) и слюды (Фиг. 13 В(4)).



Фигура 13 . Микроскопические детали строения спикулитов, выявленные на СЭМ; А: 1 – остатки спикул; 2 – зерна алеврита; В: 1 – скрытокристаллические агрегаты  $\alpha$ -кварца; 2 – микрористаллы  $\alpha$ -кварца; 3 – микрористаллы пирита; С: 1 – замещенный кремнеземом граптолит; D: 1 – обломок раковины брахиподы; 2 – апатит; 3 – глауконит.

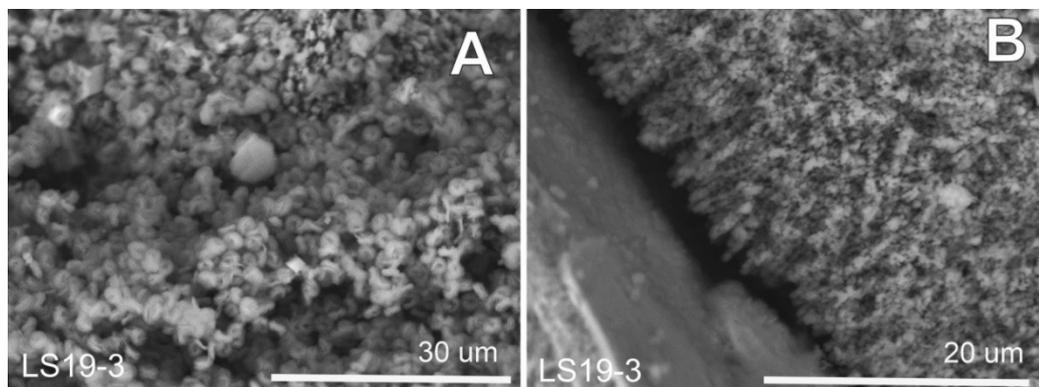
Основными и самыми заметными формами выделений кремнезема в спикулите являются полусферические структуры размером от 100 мкм до 1,5 мм (Фиг. 14 А(2), В(2), С(1)). Они обнаруживаются как вокруг спикул, частично сохраняя их конфигурацию: внутренние каналца, внешнюю форму, лучи, так и по всему объему спикулита, зачастую занимая большую его часть. Именно эти структуры наиболее заметны в образцах спикулита в виде «молочно-белого натечного агрегата» при макро-наблюдении.

Также часто встречаются компактные скрытокристаллические фрагменты «компактного ямчатого» кварца по халцедону (Фиг. 14 D). Подобные образования чаще всего наблюдаются в слоях верхней подсвиты, где реже всего встречаются примеси зерен кварцевого песка.



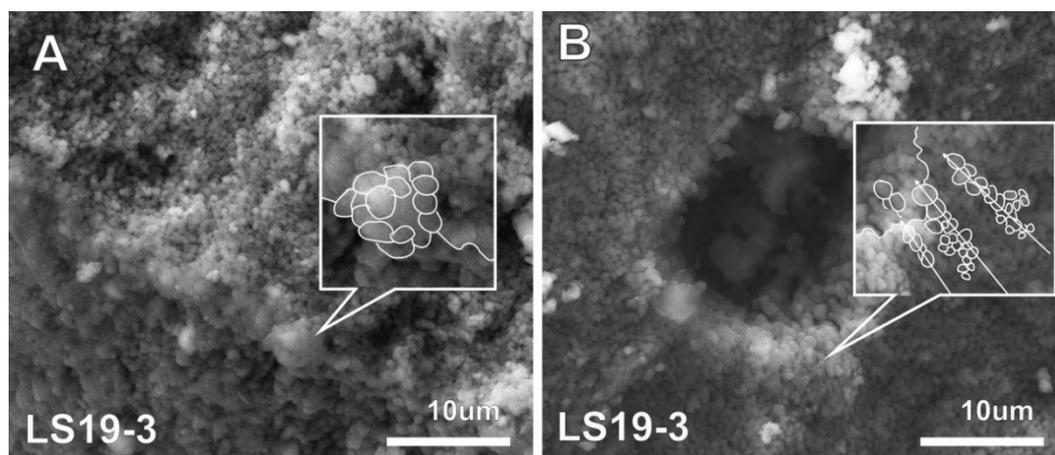
Фигура 14. Структуры кремнезема, выявленные на СЭМ; А: 1 – слоистые агрегаты леписфер; А(2), В(2), С(1) – полусферические агрегаты леписфер; В: 1 – полусферические структуры по спикеле; 3 – обломок раковины брхиоподы; С: 2 – микрокристаллы пирита; D – компактная масса скрытокристаллического ямчатого кварца.

При большем увеличении, можно увидеть, что полусферические структуры, как и основная масса состоят из мелких псевдосферических агрегатов кварца размером около 0,5 мкм, (далее именуемых «леписферами») (Фиг. 15 А). По данным порошковой дифракции, очевидно, что леписферы состоят из нанокристаллов  $\alpha$ -кварца (Фиг. 12).



Фигура 15. СЭМ-изображения леписфер кварца, слагающих спикелиты из копорской свиты; А – леписферы составляющие матрикс; В – псевдолинейные ряды леписфер в составе полусферической структуры;

Так как разрешающая способность микроскопа ТМ 3000 (НИТАСН) была не достаточной для того, чтобы четко зафиксировать морфологию самих леписфер, были сделаны дополнительные снимки на электронном микроскопе QUANTA 200 3D, обладающем более высоким разрешением (Фиг. 16).



Фигура 16. Фотографии леписфер кварца, выполненные на QUANTA 200 3D; А – комковатая группировка леписфер; В – линейные группировки леписфер.

Однако получить идеальные изображения леписфер не удалось и на QUANTA 200 3D. Наиболее удачными снимками можно назвать фотографии, показанные на Фиг. 16, демонстрирующие поперечный срез спикулы из разреза на р. Ламошке.

Как уже было отмечено, при наблюдениях на электронном микроскопе ТМ 3000 (НИТАСН), мелкие леписферы стягиваются в линейные группировки. На границе с внешней поверхностью полусферы леписферы слипаются в большие комковатые агрегаты размером около 5 мкм. Эти комковатые группировки похожи на стяжения опала-С, описанные в работе Линнэ и Кэмпбела [Lynne and Campbell, 2004], где авторы выделили пять минералогических этапов преобразования: опал-А – опал-А/опал-СТ – опал-СТ – опал-С – кварц, сопровождающих эволюцию биогенных кремнистых осадков и описали характерные для фаз наноструктуры. Однако в нашем случае мы имеем дело уже с фазой  $\alpha$ -кварца, и, вероятно, его псевдоморфозами по опалу-С.

Во внутренней части полусфер и спикул могут сохраняться более мелкие, замещенные нанокристаллическим  $\alpha$ -кварцем, структуры фаз опала-С, опала-СТ/опала-С.

Высокая пористость спикулита и хорошая сохранность структур кремнезема могут говорить об отсутствии жестких внешних воздействий – давления или температуры, и о том, что осадки преобразовывались преимущественно в закрытых системах.

Судя по наблюдаемым в образцах структурам, изначальный материал спикул, биогенный опал-А, который в ходе диагенеза переходил в раствор и переосаждался, на источнике самого кремнезема в фазе опала-СТ, а также, распространяясь по породе,

формировал структуры в различных полостях и трещинах вмещающих битуминозных сланцев. Аналогичные пути формирования упоминал в своей работе М. Матысик [Matysik, 2018]. В его работе рассматривался переход состава спикулитовых отложений от опала-А к опалу-СТ (кристобалит-тридимит), а затем к стабильному низкотемпературному кварцу.

Что немаловажно, в упомянутой работе отмечается сохранение первичных структур спикул при многостадийном преобразовании состава скелета. Основной причиной фазовых переходов автор отмечает изменение температуры при погружении толщ в ходе погребения их вышележащими осадками. Предполагается две схемы преобразования: растворение опала-А и осаждение опала-СТ, а затем растворение опала-СТ с осаждением уже стабильного кварца, или же преобразование опала-А в кварц с пропуском средней стадии перехода в опал-СТ.

Отсутствие уплотнения или разрушения формы спикул отмечается автором как индикатор диагенеза в условиях замкнутой системы – отсутствие сообщения с внешней средой создавало высокое давление жидкости в порах и опал-А, растворяясь, осаждались в свободном межпоровом пространстве в виде опала-СТ. Затем с увеличением температуры осажденный опал-СТ переходил в кварц, с сохранением первоначальной структуры опала [Matysik et al., 2018].

## Описание спикул

Палеонтологическое описание было составлено на основе методик и классификаций, представленных в работах И.А. Коробкова, [Коробков И.А., 1978] и Ф.Е. Батлера [Butler, 1961].

Тип: Губки (Porifera Grant, 1836)

Класс: Шестилучевые губки (Hexactinellida Schmidt, 1870)

Отряд, семейство, род и вид не определены

Гексактины – трехосные, шестилучевые спикулы.

Представлены исключительно гладкими перекристаллизованными формами удовлетворительной сохранности. Размеры обломков и спикул от 200 до 900 мкм.

Морфотип гексактин с тонкими перпендикулярными лучами.

Фигура 17 (А); Таблица 5 (А).

*Материал* – lomf 1-3; lomf 1-5; Petr21; KP21-2. Количество экземпляров: 47.

*Описание* – Спикулы длиной (вдоль главной оси): 200–500 мкм. Оси расположены по отношению друг к другу под прямыми углами. Лучи спикул длиной от 100 до 300 мкм, имеют диаметры 20–50 мкм. Лучи полого сужаются к вершинам. Вершины лучей у обнаруженных образцов наблюдаются редко, обычно видны отверстия узких внутренних каналов.

*Сравнение.* Обнаруженные гексактины сходны с находками, описанными для комплекса разрозненных спикул, обнаруженных в толще алевритов и граувакк клабавской свиты Пражского бассейна Чехии. Таксономическая принадлежность остатков губок, как и в нашем случае не была установлена [Mergl, Duršpek, 2006].

Подобной морфологии гексактины характерны и для губок семейства *Pelicaspongiidae* Rigby, 1970 [Finks, Rigby, 2004]. В теле губки они составляют

Гексактины с тонкими перпендикулярными лучами также характерны и для губок семейства *Pelicaspongiidae* Rigby, 1970 [Finks, Rigby, 2004]. В теле губки они составляют скелет изолированных неориентированных спикул в дермальном и гастральном слоях.

Морфотип гексактин с вздутыми перпендикулярными лучами (вздутых гексактин)

Фигура 17 (B); Таблица 5 (B).

*Материал.* – lomf 1-3; lomf 1-5; Petr21. Количество экземпляров: 10.

*Описание.* – Спикулы длиной (вдоль главной оси): 300–400 мкм. Укороченные шестилучевые спикулы с вздутыми (по определению Федорова и Передалова [1987]) лучами и резким сужением луча от центра спикулы к вершине. Оси пересекаются под прямыми углами. Отверстия внутренних каналов широкие. У некоторых лучей каналы не видны, и сохранились вершины. Вершины имеют округлую или заостренную форму. Длина лучей 100–250 мкм. Диаметр 100 мкм у основания лучей, и 40 мкм ближе к вершинам.

*Сравнение.* Вздутые гексактины похожи на некоторые вздутые гексактины *Cjulanciella asimmetrica* Fedorov, 1987 из куонамской свиты Северо-Востока Сибирской платформы. Однако, наряду с ортогональными гексактинами к *Cjulanciella asimmetrica*, представленному исключительно разрозненными спикулами, Федоровым и Переладковым отнесены вздутые асимметричные гексактины, пентакитны, тетрактитны, иногда с бугорчатыми наростами [Федоров, Передалов, 1987], отсутствующие в нашей коллекции.

Вздутые гексактины, вместе с пентакитинами с заостренными лучами упоминаются Каррерой и Малецем из кембро-ордовикской группы Коу Хед (Cow Head) на о. Ньюфаундленд и средне-верхнеордовикской формации Винини (Vinini) штата Невада [Carrera and Maletz, 2014].

Вздутые гексактины вместе с гексактинами описаны среди находок спикул из ордовикских алевролитов и граувакк клававской свиты Пражского бассейна Чехии [Mergl, Duršpek, 2006].

Вздутые гексактины также характерны для губок семейства *Stiodermatidae* Finks, 1960. Вместе с увеличенными пентакитинами и четырехзубчатыми спикулами корневых пучков, сходными с нашими крючкообразными пенакитинами составляют скелет непараллельных изолированных спикул в дермальном слое [Finks, Rigby, 2004]

Морфотип клиногексактин

Фигура 17 (C); Таблица 5 (C).

*Материал.* – lomf 1-3. Количество экземпляров: 4.

*Описание.* – Спикулы длиной (вдоль главной оси): 500– 600 мкм. Поперечные лучи расположены по отношению к центральным под углом примерно  $100^\circ \pm 5$ . Обломки

лучей длиной 300–500 мкм, диаметр лучей 70–100 мкм. Один из центральных лучей укорочен (обломан или сильно растворен), тем не менее, у него виден широкий осевой канал. Главный центральный луч утолщен, имеет диаметр до 200 мкм, и так же имеет широкий осевой канал и тонкие стенки. Осевые каналы поперечных лучей узкие, стенки толстые.

Морфотип клиногексактин с изогнутым центральным лучом

Фигура 17 (D); Таблица 5 (D).

*Материал* – lomf 1-3; Petr21. Количество экземпляров: 5

*Описание.* Спикулы длиной (вдоль главной оси): 700 – 900 мкм. Поперечные лучи расположены по отношению к центральным под углом примерно  $110^\circ \pm 5$ . Поперечные лучи длиной 100 – 150 мкм, диаметр лучей 30 – 50 мкм. Один из центральных лучей укорочен, длиной до 30 мкм, противоположный ему луч превалирует по длине над остальными, его длина составляет 600 – 700 мкм, диаметр луча 100 мкм. Отличительной особенностью массивного центрального луча является его форма. У основания луч перпендикулярен поперечным лучам, затем постепенно он отклоняется от главной оси под углом  $70^\circ \pm 5$  (см. фиг. 17 D). Обломанные поперечные и центральные лучи демонстрируют широкий осевой канал и узкие стенки.

Пентактины – трехосные, пятилучевые спикулы.

Представлены гладкими и бугорчатыми перекристаллизованными, обычно обломанными формами, плохой сохранности спикулами. Размеры обломков от 200 мкм до 800 мкм.

Морфотип клинопентактин с редуцированным центральным лучом

Фигура 17 (E); Таблица 5 (E, F).

*Материал.* – lomf 1-3; lomf 1-5; Petr21. Количество экземпляров: 31.

*Описание.* – Пентактины с редуцированным пятым (центральным) лучом – маленьким бугорком (см. Фиг. 17 E (3) – 1) размером 50-38 мкм, диаметром 70 мкм у основания, резко сужающимся к вершине. Поперечные лучи изогнуты в сторону центрального луча, угол отклонения составляет примерно  $70-80^\circ \pm 5^\circ$ . Целые спикулы имеют размеры от 300 до 900 мкм. Длины лучей от 300 до 500 мкм. Диаметр лучей от 30 до 150 мкм у основания, лучи плавно сужаются к вершинам. Вершины заостренные. Обломки лучей демонстрируют узкие осевые каналы с толстыми стенками.

В отличие от гексактин с косыми поперечными лучами (клиногексактин), на которые похожи описываемые макросклеры, клинопентактины с редуцированным центральным лучом не имеют следов наличия шестого (центрального) луча.

Морфотип пентактин с изогнутой поперечной осью

Фигура 17 (F); Таблица 6 (A, B).

*Материал.* – lomf 1-3; Ptr21. Количество экземпляров: 8.

*Описание.* – Несколько спикул в отличие от остальных имеют особое взаимоотношение лучей. Центральный луч (лежащий на центральной оси) пересекается с двумя поперечными лучами под углом  $90^\circ$ , два других поперечных луча отклоняются от центральной оси под углом  $30-40^\circ \pm 5^\circ$ . Отклоняться могут как два соседних луча (Фиг. 17 (1); табл. 6 (A)), так и два противоположащих поперечных луча (фиг. 17 F(2); табл. 6 (B)). Причем если отклоняются два соседних луча, два поперечных луча, перпендикулярных центральному лучу будут редуцированы. Их длина не более 200 мкм и диаметр 20 мкм у основания. Лучи плавно сужаются к вершине, вершины заостренные. Если отклонены противоположащие поперечные лучи, то перпендикулярные центральному поперечные лучи, более массивные, их длина более 200 мкм (длину установить не было возможно, так как остатков хорошей сохранности не было обнаружено) и диаметр 40 мкм у основания. Размеры обломков спикул порядка 600–900 мкм. Длины центральных лучей 300 – 500 мкм, диаметры 40 – 80 мкм у основания, лучи плавно сужаются к заостренным вершинам. Дины поперечных отклоненных лучей 500 – 800 мкм, диаметры лучей у основания, лучи плавно сужаются к заостренным вершинам.

*Сравнение.* Сходные по строению пентактины встречаются среди находок спикул из ордовикских алевритов и граувакк клабавской свиты Пражского бассейна Чехии [Mergl, Duršpek, 2006]. В комплексе спикул Пражского бассена помимо пентактин, содержатся спикулы сходные с морфотипами гексактин и вздутых гесактин, описанных ранее. Однако описанные для этих толщ пентактины имеют ребристую скульптуру на центральном луче, в то время как каша пентактины демонстрируют гладкую поверхность центрального луча.

Морфотип пентактин с изогнутыми поперечными лучами (клинопентактины).

Фигура 17 (G); Таблица 6 (C, D, E).

*Материал.* – lomf 1-3; lomf 1-5; Petr21; KP21-2. Количество экземпляров: 74.

*Описание.* – Поперечные лучи имеют изогнутую форму, сужаются в вершинам и по отношению к центральному располагаются под углом  $95-120^\circ \pm 5^\circ$ . Центральные лучи

в большинстве своем не имеют сохранившихся вершин. Редкие сохранившиеся вершины заостренные. Некоторые образцы пентактин имеют неравное соотношение поперечных и центрального лучей, где длинный толстый центральный луч резко превалирует над поперечными, короткими и тонкими, похожими на маленькие птичьи лапки. Размер таких обломков до 1,4 мм, где 1,3 мм занимает только центральный луч. При этом диаметр центрального луча составляет порядка 50–60 мкм, а поперечных 10–30 мкм (см. Фиг. 17 (1, 2)). Однако по большей части находки представлены спикулами от 300 мкм до 1,1 мм, у которых центральный луч занимает лишь 60% от всего объема и имеет длину от 200 до 600 мкм (см. Фиг. 17 (3)). К тому же у таких спикул поперечные лучи отклоняются от центральной оси на  $40-50^\circ \pm 5^\circ$ . Длины поперечных лучей составляют 200 – 400 мкм. Диаметры центральных лучей порядка 40 – 6- мкм, поперечных лучей – 20 – 40 мкм, у основания. Лучи плавно сужаются к заостренным вершинам.

*Сравнение.* Подобные формы спикул упоминаются у Федорова в [Шабанов, Асташкин, Ваганова, 1987], в описании кембрийских образцов из скважин Анабарской антиклизы, и Кучинского с соавторами [Kouchinsky et al., 2011], при описании кембрийской фауны из кумакской свиты северной Сибири. Однако выявить таксономическую принадлежность к губкам, описанным указанными авторами маловероятно, поскольку в нашем материале отсутствуют другие характерные спикулы – макрогексактины и микросклеры или отпечатки самой губки.

Упоминаются они также у К. Ригби [Rigby, 2010] при описании фауны кембрийской формации Уилбернс на возвышенности Ллано, штат Техас. Пентактины встречаются в комплексе с гладкими гексактинами, со вздутым одним лучом. Однако находки этого автора имеют игольчатый, массивный центральный луч, в отличие от наших образцов.

Похожие на клинопентактины спикулы упоминаются Каррерой и Малецем [Carrera and Maletz, 2014] вместе со вздутыми гексактинами, при описании фауны из различных карбонатных тощ орогенных поясов Северной Америки. Систематическое положение этих спикул авторами не установлено.

Также наши клинопентактины похожи на некоторые пятиосные спикулы губки *Asthenospongia acanthi* Rigby, King & Gunther, 1981 [Rigby, King, Gunther, 1981]. Однако соотношение размеров поперечных лучей и центрального луча их и наших спикул не совпадают. У *Asthenospongia acanthi* поперечные лучи примерно равны центральному, а у клинопентактин центральный луч намного больше поперечных.

Некоторые обломки спикул из ордовикских отложений пражского бассейна Чехии [Mergl, Duršpek, 2006] напоминают наши клинопентактины с поперечными лучами, отклоненными от центральной оси на  $40-50^\circ \pm 5^\circ$ . Однако описание авторами остатки имеют большие углы отклонения поперечных лучей от центральной оси, порядка  $70-80^\circ \pm 5^\circ$ .

Морфотип крючкообразных пентактин.

Фигура 17 (H); Таблица 6 (F).

*Материал* – Ptr21; KP21-2. Количество экземпляров: 16

*Описание.* Спикулы размером 800 мкм – 1 мм. Поперечные лучи отклоняются от центральной оси на  $95-100^\circ \pm 5^\circ$  или располагаются по отношению к ней перпендикулярно. Длина поперечных лучей 150 – 180 мкм, диаметр 40 – 70 мкм. Главной особенностью морфотипа является изогнутый центральный луч. От своего основания луч сперва идет параллельно центральной оси, затем он резко отклоняется от нее на  $80^\circ \pm 5^\circ$ . Длина луча составляет 1,2 мм – 1,8 мм, диаметр луча от 100 мкм до 300 мкм. Луч постепенно сужается к вершине. Вершина имеет округлую затупленную форму. В отличие от поперечных лучей поверхность центрального луча рельефная, с засечками. Помимо этого со стороны луча, обращенной к загибу перпендикулярно лучу располагается трубкообразный нарост кремнистого состава длиной 100 – 150 мкм и диаметром 15-20 мкм. Нарост не имеет вершин и демонстрирует широкий осевой канал и тонкие стенки, толщиной порядка 1 мкм. Нарост присутствует на загнутых центральных лучах во всех экземплярах.

*Сравнение.* Подобные формы спикул предположительно являются способом губок закрепиться на рыхлом субстрате. Спикулы, похожие на наши крючкообразные пентактины описаны для семейства современных и ископаемых гексактенелидных губок *Hyalonematidae* Gray, 1857, [Tabachnick, 1991]. Помимо крючкообразных пентактин, скелетный комплекс губок семейства *Hyalonematidae* содержит спикулы, сходные с гексактинами с изогнутым центральным лучом, а так же пентактины, гексактины и диактины. Однако губки семейства *Hyalonematidae* существуют в интервале поздний мел (турон) – голоцен и к нашему сообществу не относятся.

Крючкообразные пентактины могут быть сходны с дермальными якорными пентактинами губок семейства *Rossellidae* Schulze, 1885. Вместе с диактинами, пентактинами, гексактинами и ставрактинами якорные пентактины составляли скелет в дермальном слое губок [Botting et al, 2020].

Морфотип X-образных пентактин с редуцированным пятым лучом  
Фигура 17 (J); Таблица 7 (A).

*Материал.* – lomf 1-3; lomf 1-5; Petr21. Количество экземпляров: 52.

*Описание.* – Представлены преимущественно обломками от 200 мкм до 1 мм. Длина обломков лучей 400–500 мкм, диаметр 50–60 мкм. Осевые каналы широкие, стенки тонкие. Оси пересекаются под углами от 55 до 85°. К вершинам лучи имеют тенденцию к сужению. Спикулы демонстрируют редуцированный пятый луч, небольшой бугорок, расположенный по отношению к остальным лучам под прямыми углами (см. Фиг. 17 J – 1). От клинопентактин с редуцированным центральным лучом описываемые спикулы отличает то, что поперечные лучи расположены перпендикулярно предполагаемому центральному, а поперечные лучи не перпендикулярны друг другу.

### Ставрактины – двухосные четырехлучевые спикулы.

Гладкие, удовлетворительной сохранности спикулы.

Морфотип ставрактин с взаимно перпендикулярными лучами  
Фигура 17. (K – 1, 2); Таблица 6 (B).

*Материал.* – lomf 1-3; Ptr21; KP21-2. Количество экземпляров: 26.

*Описание.* – Оси пересекаются под прямым углом, в профиль видно, что спикулы немного изогнуты. Спикулы толстостенные, размером от 300 мкм до 1,5 мм, лучи длиной 200–700 мкм, диаметром 20–40 мкм. Лучи сужаются к вершинам, вершины острые, тонкие. Спикулы не демонстрируют никаких признаков наличия третьей оси.

*Сравнение.* Формы, похожие на ставрактины типа 1 отмечал Мел [Mehl, 1991] для семейства *Protospongiidae* Hinde, 1887, у редких представителей которого дермальный слой губки сложен гексактинными и редкими ставрактинами с перпендикулярными осями.

### Диактины – одноосные спикулы.

Гладкие и скульптурированные спикулы удовлетворительной сохранности.

Морфотип скульптурированных диактин  
Фигура 17 (L); Таблица 6 (C, D).

*Материал.* – lomf 1-3; lomf 1-5. Количество экземпляров: 30.

*Описание.* – Поверхность некоторых спикул скульптурирована продольными или косыми (спиралеобразными ребрами). Спикулы плохой сохранности, без наблюдаемых

вершин, что свидетельствует об их большой длине. При этом длина обломков не превышает 2 мм. В выборке представлены два размерных типа с диаметром 150–160 мкм, и с диаметром 200–250 мкм. Внешний слой спикул (толщиной 5–15 мкм) состоит из наиболее плотно упакованных кварцевых леписфер. Внутренние слои были либо растворены во время диагенеза, либо заменены пористым субрадиальным агрегатом леписфер. Во внешнем слое сохранившихся фрагментов спикул с продольными ребрами можно насчитать до двенадцати ребер (см. Фиг. 17 L)

*Сравнение.* Наши скульптурированные диактины похожи на спикулы губок вида *Lenica unica* Gorjansky 1977 [Горянский, 1977] и *Lenica rigiby* Leguta 2005. У губок вида *Lenica* имеются монактины трех размерных типов, поверхность которых скульптурирована продольными ребрами прямоугольного сечения, число ребер – порядка 10.

Однако, отнести имеющиеся образцы к роду *Lenica* нельзя: спикулы рода *Lenica* Gorjansky 1977 имеют биминеральное строение с кремнистым ядром, карбонатным средним слоем и внешним органическим слоем [Botting et al., 2012]. Наши скульптурированные диактины сложены нацело кварцем, замещающим первичный опал-А спикул.

Морфотип гладких диактин

Фигура 17. (M – 1, 2); Таблица 6 (E).

*Материал.* – Iomf 1-3; Iomf 1-5. Количество экземпляров: 15.

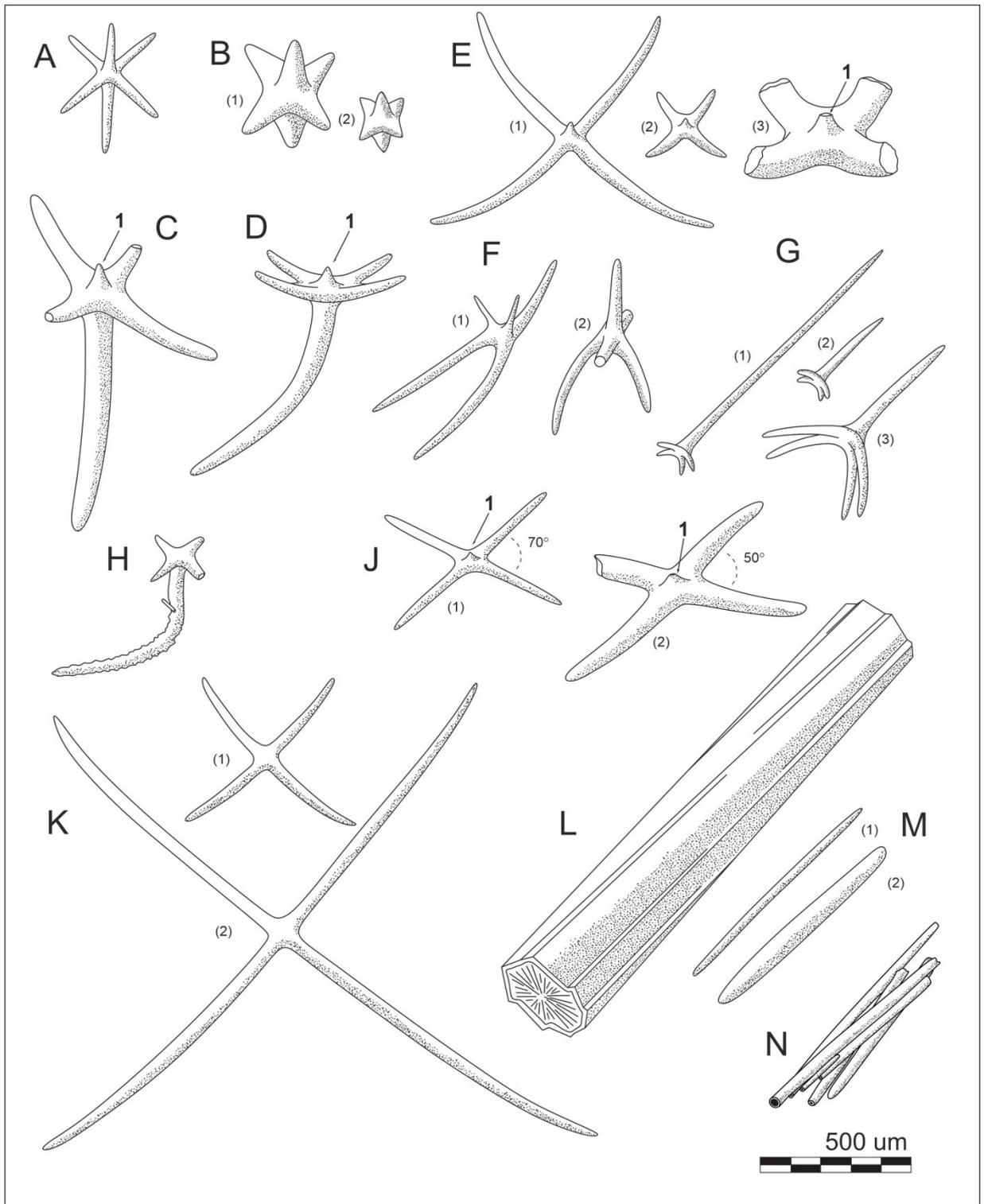
*Описание.* – Спикулы длиной 300–700 мкм. Диаметр спикул от 30 до 80 мкм в центральной части. Лучи плавно сужаются к заостренным вершинам. Поверхность гладкая. Осевые каналы не видны.

Диактины корневого пучка – ассоциация плотно сближенных субпараллельных диактин, различных диаметров.

Фигура 17 (N); Таблица 7 (F).

*Материал.* – Iomf 1-3; Ptr21. Количество экземпляров: 9.

*Описание.* – Пучок представлен гладкими дикаинами длиной 300–700 мкм, диаметром 20–60 мкм. Спикулы гладкие, тонкостенные, с толстым центральным каналом. Иногда спикулы несут на поверхности ребристый рельеф, предположительно образованный в результате роста спикул в пучке. Ширина пучка чуть более 1.4 мм.



Фигура 17. Зарисовки морфотипов спикул. А – гексактины; В (1, 2) – вздутые гексактины; С – клиногексактины; D – клиногексактины с изогнутым центральным лучом; E (1-3) – клинопентактины с редуцированным центральным лучом; F (1, 2) – пентактины с изогнутыми поперечными лучами; G (1-3) – клинопентактины; H – крючкообразные пентактины; J (1, 2) – х-образные пентактины с редуцированным центральным лучом; K (1, 2) – ставрактины; L – скульптурированные диактины; M (1, 2) – гладкие диактины. (1 – редуцированный центральный луч); N – гладкие диактины корневого пучка.

## ГЛАВА 7. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате исследования получены данные о том, что спикулиты встречаются не только в верхнекопорской подсвите, как считалось ранее [Попов и др. 1989], но и в нижнекопорской. Они состоят из остатков спикул кремнистых губок, представленных псевдоморфозами нанокристаллического  $\alpha$ -кварца по агрегатам предположительно опала-С или опала-С/опала-СТ, слабо сцементированными массами кремнезема молочно-белого цвета, состоящими из слипшихся групп леписфер – материала разрушенных остатков спикул, плотными массами скрытокристаллического  $\alpha$ -кварца, вторично осажденного на уже сформированные структуры и цементирувавшего их, заполняющего жилки и полости в битуминозных аргиллитах.

В качестве примесей в спикулите всегда присутствуют: зерна кварца алевритовой и песчаной размерности, остатки граптолитов, замещенные кремнеземом, обломки раковин брахиопод, фосфатные минералы, слюды, полевые шпаты (группы ортоклаза), микрокристаллический пирит, глинистые минералы, диагенетические карбонаты (антраконит, доломит).

Во вмещающей породе – битуминозных сланцах тремадокского яруса – линзы спикулита залегают несогласно со слоистостью, под небольшими углами к ней. Линзы имеют комковатую, неправильную форму. Зачастую линзы тонкие. Более или менее мощные слои встречаются лишь в нижней подсвите копорской свиты – среди переслаивающихся песчаников и аргиллитов.

В результате проведенного исследования также были получены данные о том, что в линзах спикулитов копорской свиты встречается достаточно скудный с точки зрения морфологии и систематики комплекс макросклер губок состоящий из:

- гексактин (гексактин с тонкими перпендикулярными лучами; гексактин с вздутыми лучами; клиногексактин; клиногексактин с изогнутым центральным лучом),
- пентактин (клинопентактин с редуцированным центральным лучом; пентактин с изогнутой поперечной осью; клинопентактин; крючкообразных пентактин; Х-образных пентактин с редуцированным центральным лучом),
- ставрактин (со взаимно перпендикулярными лучами),
- диактин (скульптурированных диактин; гладких диактин).

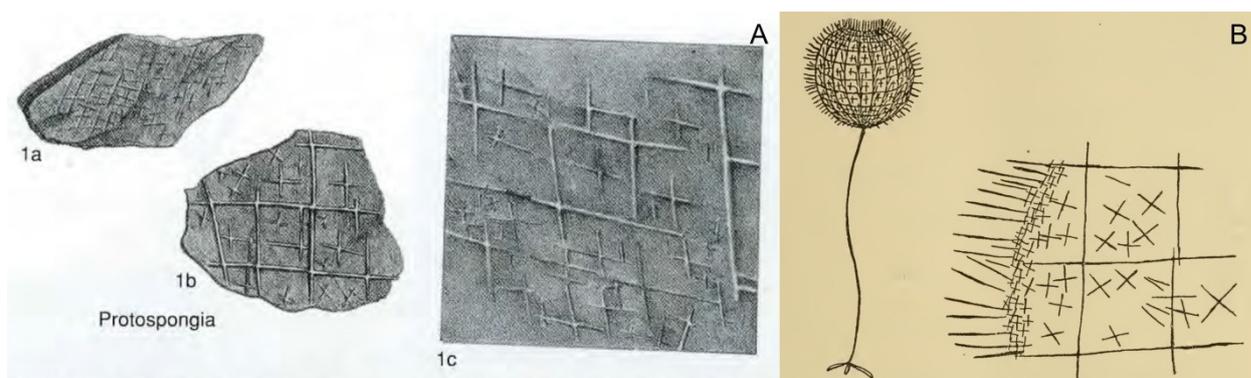
Необходимо отметить, что по количеству находок в комплексе преобладают пентактины. Если выразить в процентном соотношении, то пентактины занимают долю в

57% от общего числа находок спикул. В то же время на гексактины приходится 21% от всех находок, на диактины – 14%, а на ставрактины – лишь 8%.

При проведении сравнений с уже известными спикулами палеозойских губок затруднение вызвало то обстоятельство, что среди полученного комплекса отсутствовали микросклеры, что обычно для раннего ордовика [Muir et al., 2013], но из-за чего установить таксономическую принадлежность спикул губок на данном этапе исследования не представляется затруднительным.

Тем не менее, некоторые выводы по результатам проведенных сравнений сделать возможно:

Так, если иметь в виду что отсутствие спикульной сетки – изначальная характеристика губки, а не результат разрушения скелета при транспортировке и диагенезе, то имеющийся комплекс гексактин, пентактин и ставрактин может формально принадлежать семейству *Protospongiidae* Hide, 1887 [Finks, Rigby, 2004]. Однако к роду *Protospongia* их отнести нельзя, поскольку губки этого рода отличаются наличием характерной спикульной сетки состоящей исключительно из ставрактин (фиг. 18). Среди наших находок отсутствуют как сами сетки, так и массовое количество ставрактин нескольких порядков.



Фигура. 18: А – фотография спикульных сеток губок рода *Protospongia* [Finks, Rigby, 2004]; В – зарисовка реконструкции формы губки и спикульная сетка губки рода *Protospongia* [Walcott, 1920].

Комплекс спикул, состоящий из изолированных гексактин, второстепенно – пентактин и редких ставрактин может быть формально отнесен к губкам семейства *Pelicaspongiidae* Rigby, 1970 [Finks, Rigby, 2004]. Губки семейства *Pelicaspongiidae* имеют дермальный и гастральный слой изолированных параллельных спикул двух размерных порядков [Carrera, 1998]. Однако в нашем комплексе спикул наблюдается явное преобладание находок пентактин, в то время как гексактины составляют лишь 21% от всех обнаруженных спикул. В дополнение к этому дермальный слой губок семейства

*Pelicaspongiidae* содержит крупные гексактины, достигающие размеров порядка 2 мм [Carrera, 1998, Finks, Rigby, 2004], находок такого размерного порядка в спикулитах копорской свиты обнаружено не было. Из чего следует что достоверно выявить остатки губок семейства *Pelicaspongiidae* в копорской свите пока не возможно.

Комплекс изолированных спикул состоящий из крупных пентактин, вздутых гексактин и спикул сходных с крючкообразными петактинами может быть формально отнесен к губкам семейства *Stiodermatidae* Finks, 1960 [Finks, Rigby, 2004]. Однако среди наших находок встречается недостаточное количество гексактин с вздутыми лучами. Доля вздутых гексактин среди всех находок составляет лишь 3%. Соответственно достоверно говорить о наличии остатков губок семейства *Stiodermatidae* в спикулитах копорской свиты пока нельзя.

Комплекс диактин, пентактин, гексактин и ставрактин можно формально отнести к губками семейства *Rossellidae* Schulze, 1885. Губки семейства *Rossellidae* имеют дермальный и гастральный слой. Дермальный слой состоит преимущественно из диактин, выступающих якорных пентактин, крупных гексактин и ставрактин. [Botting et al, 2020, Tabachnick, 2002]. Однако комплекс наших спикул не отвечает в полной мере перечисленным параметрам. Преобладающие в скелете губок семейства *Rossellidae* гладкие диактины обнаруживаются среди наших находок в недостаточном количестве – лишь 5% от числа всех находок. Помимо этого количество крючкообразных пентактин, что могли быть якорными пентактинами дермального слоя губки, также недостаточно, их доля от всех находок составляет также лишь 5%. Так что если среди сообщества наших губок и были представители семейства *Rossellidae*, то в крайне ограниченном количестве.

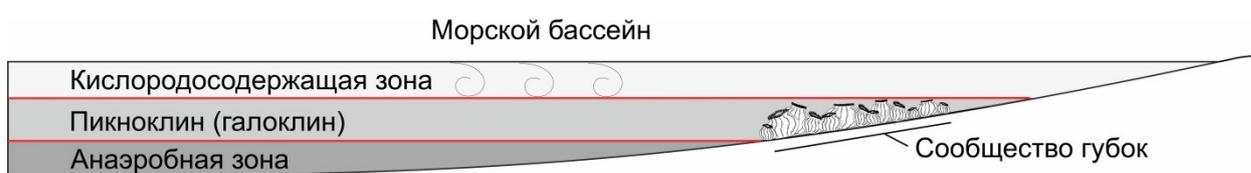
Обнаруженные фрагментированные скульптурированные монактины, напоминающие своей морфологией спикулы вида *Lenica unica* Gorjansky 1977 [Горянский, 1977], но не отвечающие характеристиками вида своим составом, указывают на наличие в комплексе остатков протомоноксонидной губки с мономинеральным кремнистым составом спикул.

В целом, обнаруженный комплекс разнообразных спикул, говорит о присутствии на исследованной территории некоего самобытного сообщества раннепалеозойских губок. Для этого времени известно несколько примеров локальных сообществ губок, обнаруженных в скоплениях спикул в глубоководных карбонатах [Muir et al., 2013, Mángano et al., 2016] Распространение губок в ордовике отличало то, что в то время как одни группы губок распространились широко, другие оставались ограниченными как в своем распространении так и в разнообразии [Mángano и et al., 2016].

Сообщество, остатки которого были захоронены в сланцах копорской свиты, очевидно, представлено исключительно гексактинеллидными губками, которые, судя по находкам корневых пучков и таких спикул как клиногексактины с изогнутым центральным лучом и крючкообразные пентактины, жили на рыхлом субстрате, насколько можно судить по литературе об образе жизни современных гексактинеллид [Tabachnick, 1991, Muir et al., 2013]. Что же касается условий окружающей среды, то следует упомянуть некоторые способы адаптации губок к осадку. Ряд работ, посвященных изучению современных форм, показали, что некоторые губки класса Demospongiae способны к интеграции частиц осадка, попавших на поверхность организма [Bavestrello et al., 1995, Bavestrello et al., 2003, Schönberg, 2016] и даже поглощению кремнистого материала из этих осадков. [Fenchel, King, Blackburn, 2012]. Некоторые бесспикульные и малоспикульные формы используют частицы осадка в качестве собственных форменных единиц скелета, другие при помощи интеграции частиц, растворяя их и выводя из организма, избавляются от загрязняющего фактора [Bavestrello et al., 1995, Schönberg, 2016]. Однако исследование показало, что губки класса Hexactinellida не имеют подобных способов адаптации и предпочитают селиться в областях с низкой гидродинамикой, где поступление крупного обломочного материала минимально, [Schönberg, 2016, Tabachnick, 1991]. Еще одним указанием на возможные условия среды обитания губок является отсутствие в спикулитах остатков каких-либо иных бентосных организмов. Вероятно, наше сообщество губок заняло нишу по тем или иным причинам, не доступную для сообществ иных бентосных организмов. Согласно работе М. Ментела и его коллег [Mentel et al., 2014], современные губки способны к приспособлению и выживанию в малоокислородных и, временами, бескислородных средах. Результаты исследования показали, что губки имеют механизм перестройки клеточного метаболизма в условиях периодического попадания в бескислородную среду или постоянного проживания в малоокислородных средах. Этот механизм, по мнению авторов, достался современным губкам от их предков. Из чего можно предполагать наличие подобной способности и у губок, принадлежащих нашему сообществу. Тогда вероятным местом обитания сообщества губок в эпиконтинентальном Балтийском бассейне в раннетремадокское время мог быть относительно глубоководный участок морского дна, расположенный в области пониженной гидродинамики, вблизи анаэробной зоны.

Вышеотмеченным физическим параметрам в достаточной мере отвечает зона пикноклина. Пикноклин является слоем вод с наибольшим градиентом плотностей, разделяющим глубинные плотные воды и поверхностные легкие [Gnanadesikan, 1999,

Pomar et al., 2012]. Этот слой блокирует динамику вышележащего слоя вод, а также нисходящие потоки растворенного кислорода или восходящие потоки питательных веществ, однако не затрагивая при этом процессы седиментации [Fenchel, King, Blackburn, 2012]. Тем не менее существуют механизмы преодоления плотностного барьера, это апвеллинг донных вод и вертикальная диффузия зоны пикноклина [Gnanadesikan, 1999]. Благодаря последнему в зоне пикноклина создается среда пониженного содержания кислорода, которая могла быть благоприятной для заселения нашим сообществом губок. Вместе с тем фактом, что в зоне пикноклина ослаблена гидродинамика и процессы седиментации таковы, что не приводят к погребению живущих в этой зоне форм, можно предположить что именно в месте где пикноклин пересекал склон морского дна обитало наше сообщество губок (фиг. 19).



Фигура 19. Реконструкция возможного места обитания сообщества губок.

Обитали губки не в том же месте, где происходило их захоронение. Седиментологические характеристики диктионемовых сланцев показывают, что они отлагались в бескислородных условиях. Вероятным агентом сноса остатков губок в бассейн накопления аргиллитов могли быть внутренние волны зоны пикноклина. Исследование Помара Л. [2012] и его коллег показало, что внутренние волны могут ремобилизовать отложения с любой глубины, на которой пикноклин пересекает морское дно. Турбулентный снос осадков вызванный разрушением внутренних волн о морское дно происходит периодически, формируя отложения того же характера что и темпеститы и турбидиты. Отложения такого сноса не имеют градационной слоистости, при этом они отличаются своей «нехарактерностью» для области в которую были снесены [Pomar et al., 2012]. Здесь нельзя не отметить, что песчаные прослои и линзы спикулитов в битуминозных аргиллитах копорской свиты хорошо отвечают этому критерию седиментации.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате выполнения настоящей работы был определен минералогический и литологический состав спикулитов, предположена схема диагенетических переходов в фаз кремнезема, составлено палеонтологическое описание комплекса спикул из прослоек и линз копорской свиты разрезов на р. Ламошке, Копорке и ур. Гостилово на территории Ленинградской области.

Для достижения цели в ходе летних полевых практик на Балтийско-Ладожском Глинте в августе 2019 и 2021 годов, из прослоев и линз спикулитов копорской свиты было отобрано 64 образца, еще 3 образца были отобраны из аллювия р. Ламошки и 2 образца из высыпок в оврагах ур. Петровицы и ур. Костивское. Из образцов с различной цементацией подходящими методами был выделен комплекс разнообразных спикул, впоследствии была проведена съемка образцов на сканирующем электронном микроскопе. В ходе работы было сделано порядка 318 фотографий спикул, пригодных для описания.

Предшествующие исследования спикулитов из толщ битуминозных аргиллитов Балтийско-Ладожского Глинта, А.Х. Вестергардом в 1909 году в скандинавии, А.Эпиком в начале XX века, Мююрисеппом в 1964, в северной Эстонии, и Поповым с соавторами в 1989 году, на территории Ленинградской области. Так же наличие спикулитов и спикул губок рода *Protospongia* отмечалось в отчетах геологических поисковых работ Алиховой Т.Н. 1945 года и Ротая А.П. 1947 года. Выводы исследований отмеченных авторов описаны в главе 2. Материалы, использованные при проведении настоящего исследования (описание географического положения, геологии) представлены в главе 3. Методы, примененные при пробоподготовке и изучении образцов, описаны в главе 4. Краткий обзор биологии и экологии губок приведен в главе 5.

Результаты настоящего исследования – литологически и минералогический состав спикулитов, а также палеонтологическое описание собранного материала, представлено в главе 6. Автором была произведена классификация спикул по морфологическим типам. Также было проведено сопоставление обнаруженных спикул с уже известными спикулами палеозойских губок.

На основании полученных данных был сделан ряд выводов:

- Спикулиты встречаются не только в верхнекопорской подсвите, как считалось ранее [Попов и др. 1989], но и в нижнекопорской.
- Спикулиты состоят из диагенетического кремнезема и остатков спикул кремнистых губок, представленных псевдоморфозами нанокристаллического  $\alpha$ -кварца по агрегатам предположительно опала-С или опала-С/опала-СТ. В качестве примесей встречаются

остатки граптолитов, зерна кварца алевритовой и песчаной размерности, , обломки раковин брахипод, фосфатные минералы, слюды, полевые шпаты (микроклин), микрокристаллический пирит, глинистые минералы, диагенетические карбонаты (антраконит, доломит).

- Обнаруженный комплекс спикул, состоящий из 13 морфотипов, принадлежит исключительно гексактенелидным губкам и возможно протомонаксонидам.

- Остатки спикул могут формально принадлежать семейству *Protospongiidae* Hide, 1887, но не роду *Protospongia*, как считалось предыдущими исследователями.

- Некоторые комплексы спикул помимо этого могут быть формально отнесены к семействам *Pelicaspongiidae* Rigby, 1970, *Stiodermatidae* Finks, 1960 и *Rossellidae* Schulze, 1885.

- Сообщество губок обитало не в том же месте, где происходило их захоронение. Судя по находкам клиногексактин с изогнутым центральным лучом, крючкообразных пентактин и корневых пучков обитало на рыхлом субстрате, судя по отсутствию остатков иных бентосных организмов в достаточно глубоководной части бассейна, вероятнее всего в зоне пикноклина у границы с анаэробной зоной. Снос остатков губок или отложенных губками спикульных матов в область черносланцевой седиментации осуществлялся посредством внутренних волнений зоны пикноклина.

Таким образом, можно заключить, что задачи исследования выполнены, а цель достигнута.

По материалам исследования были сделаны доклады на следующих научных конференциях: Science SPbU 2020; Geological international student summit (GISS 2022); сессия Палеонтологического общества при РАН (2022г)

## Список литературы

1. Алихова Т.Н., Левыкин В. . Геологические результаты поисковых работ на диктионемовые сланцы в западной части Ленинградской области в 1945 г. Ленинград:, 1946.
2. Горянский В. Ю. Первая находка остатков губки в нижнем кембрии Восточной Сибири // Ежегодник ВПО Л. «Наука». 1977. Т. XX. С. 274–278.
3. Ересковский А. В., Вишняков А. Э. Губки (Porifera). Москва: Товарищество научных изданий КМК Санкт-Петербург, 2015. Вып. 3. 99 с.
4. Коробков И. А. Палеонтологические описания / под ред. З. Г. Балашова. Ленинград: «Недра» Ленинградское отделение, 1978. Вып. 3. 208 с.
5. Мьюрисепп К. О губковых линзах в пакерортском горизонте // Ежегодник общества естествоиспытателей при АН ЭСТ. ССР. 1964. Т. 56. С. 17–24.
6. Мянниль Р. История развития балтийского бассейна. Таллин: Валгус, 1966. 200 с.
7. Попов Л. Е. и др. Опорные разрезы и стратиграфия кембро-ордовикской фосфоритосносной оболочевой толщи на северо-западе Русской платформы. Ленинград: Наука, 1989. 222 с.
8. Ротай А. П. и др. Диктионемовые сланцы Ленинградской области. , 1947.
9. Селиванова В. А., Кофман В. С. Геология СССР / под ред. В. А. Селиванова. Москва: Северо-Западное территориальное ГУ «Недра», 1971. 504 с.
10. Соколова Т.Н. Геологическая карта дочетвертичных образований Ленинградской, Псковской и Новгородской областей масштаба 1:1000000. Приложение 1 к кн. Геология СССР. Том 1. Ленинградская, Псковская и Новгородская области / Под ред. В.А. Селивановой и В.С. Кофмана. 1971. М. Недра. 1 лист.
11. Федоров А. Б., Передалов В. С. Спикулы кремнистых губок из куонамской свиты северо-востока Сибирской платформы. // 1987. С. 36–46.
12. Шабанов Ю. Я., Асташкин В. А., Ваганова Н. В. Нижний палеозой юго-западного склона Анабарской антиклизы по материалам бурения / под ред. И. Т. Журавлева. Новосибирск: , 1987. Вып. «Наука» Си. 1–207 с.
13. Шванов В. Н. и др. систематика и классификации осадочных пород и их аналогов. Санкт-Петербург: «Недра» Санкт-Петербургский филиал, 1998. 352 с.

14. Bavestrello G. et all. Quartz dissolution by the sponge *Chondrosia reniformis* (Porifera, Demospongiae) // *Nature*. 1995. V. 378. № 6555. P. 374–376.
15. Bavestrello G. et all. Sponge cell reactivity to various forms of silica // *Microsc. Res. Tech.* 2003. V. 62. № 4. P. 327–335.
16. Botting J. P. et all. Evidence for spicule homology in calcareous and siliceous sponges: Biminerallic spicules in *Lenica* sp. from the Early Cambrian of South China // *Lethaia*. 2012. V. 45. № 4. P. 463–475.
17. Botting, J.P., Janussen, D., Zhang, Y., Muir, L.A., 2020. Exceptional preservation of two new early rossellid sponges: the dominant species in the Hirnantian (Late Ordovician) Anji Biota of China. *J. Geol. Soc. London*. 177, P 1025–1038.
18. Butler P. E. Morphologic classification of sponge spicules, with descriptions of siliceous spicules from the lower ordovician bellefonte dolomite in central Pennsylvania // *J. Paleontol.* 1961. V. 35. № 1. P. 191–200.
19. Carrera M. G. First ordovician sponge from the puna region, northwestern Argentina // *Ameghiniana*. 1998. V. 35. № 2. P. 205–210.
20. Carrera M. G., Maletz J. Ordovician sponge spicules from Spitsbergen, Nevada and Newfoundland: New evidence for hexactinellid and demosponge early diversification // *J. Syst. Palaeontol.* 2014. V. 12. № 8. P. 961–981.
21. Carrera M. G., Rigby J. K. Sponges // *The Great Ordovician Biodiversification Event* / под ред. B. D. Webby и др. New York: Columbia University Press, 2004. P. 102–112.
22. Degnan B. M. et all. Porifera // *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates* 1. Vienna: Springer Vienna, 2015. P. 65–106.
23. Fenchel T., King G. M., Blackburn T. H. The Water Column // *Bact. Biogeochem.* 2012. P. 67–88.
24. Finks R., Rigby K. Paleozoic hexactinellid sponges / под ред. R. Kaesler. Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas: The Geological Society of America, Inc., 2004. 856 p.
25. Gnanadesikan A. A simple predictive model for the structure of the oceanic pycnocline // *Science* (80-. ). 1999. V. 283. № 5410. C. 2077–2079.
26. Hints R. et all. Depositional framework of the East Baltic Tremadocian black shale revisited // *GFF*. 2014. V. 136. № 3. P. 464–482.
27. Kouchinsky A. et all. A middle Cambrian fauna of skeletal fossils from the Kuonamka Formation, northern Siberia // *Alcheringa*. 2011. V. 35. № 1. P. 123–189.

28. Krautter M. Ecology of siliceous sponges Application to the environmental interpretation of the Upper Jurassic sponge facies ( Oxfordian ) from Spain // Cuad. Geol. Ibérica. 1998. V. 24. P. 223–239.
29. Loog A., Petersel V. Authigenic siliceous minerals in the tremadoc graptolic argillite of Estonia // Proc. Est. Acad. Sci. Geol. 1995. V. 44. № 1. P. 26–32.
30. Lynne B. Y., Campbell K. A. Morphologic and Mineralogic Transitions From Opal-A to Opal-CT in Low-Temperature Siliceous Sinter Diagenesis, Taupo Volcanic Zone, New Zealand // J. Sediment. Res. 2004. V. 74. № 4. P 561–579.
31. Mángano M. G. et all. The Great Ordovician Biodiversification Event // 2016. C. 127–156.
32. Matysik M. et all.. Diagenesis of spiculites and carbonates in a Permian temperate ramp succession - Tempelfjorden Group, Spitsbergen, Arctic Norway // Sedimentology. 2018. V. 65. № 3. P. 745–774.
33. Mehl D. Are Protospongiidae the Stem Group of Modern Hexactinellida? // Fossil and Recent Sponges. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1991. P. 43–53.
34. Mentel M. -et all. Of early animals, anaerobic mitochondria, and a modern sponge // BioEssays. 2014. V. 36. № 10. P. 924–932.
35. Mergl M., Duršpek J. Sponge spicules and radiolarians from the Olešná member of the Klabava Formation (Ordovician, Prague Basin, Czech Republic) // Bull. Geosci. 2006. V. 81. № 1. P. 17–26.
36. Muir L. A. et all. Cambrian, Ordovician and Silurian non-stromatoporoid Porifera // Geol. Soc. Mem. 2013. V. 38. № 1. P. 81–95.
37. Pomar L. et all. Internal waves, an under-explored source of turbulence events in the sedimentary record // Earth-Science Rev. 2012. V. 111. № 1–2. P. 56–81.
38. Raukas A. Klint // Encyclopedia of Coastal Science. Dordrecht: Springer Netherlands, 2019. P. 586–587.
39. Rigby K. Some Unusual Hexactinellid Sponge Spicules from the Cambrian Wilberns Formation of Texas // Paleontol. Soc. 2010. V. 49. № 2. P. 412–415.
40. Rigby K., King J., Gunther L. The new lower ordovician protosponge, astenospongia, from the phi Kappa formation in central Idaho // Paleontol. Soc. 1981. V. 55. P. 842–847.
41. Ruedemann R. Paleozoic plankton of North America. : Geological Society of America, 1934. 141 p.
42. Schönberg C. H. L. Happy relationships between marine sponges and sediments-a review and some observations from Australia // J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom. 2016. V. 96. № 2. P. 493–514.

43. Simpson T. L., Volcani B. E. *Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems* / под ред. T. L. Simpson, B. E. Volcani. New York, NY: Springer New York, 2011. 587 p.
44. Tabachnick K. R. Adaptation of the Hexactinellid Sponges to Deep-Sea Life // *Foss. Recent Sponges*. 1991. P. 378–386.
45. Tabachnick, K.R., 2002. Family Rossellidae Schulze, 1885. *Syst. Porifera* 1441–1505. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0747-5\\_148](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0747-5_148)
46. Walcott C. D. Cambrian geology and paleontology. IV. Middle Cambrian Spongiae // *Smithson. Misc. Collect.* 1920. V. 67. № 6. P. 261–364.

### Приложения (таблицы фотографий)

Таблица 4. Фотографии канав сделанные в ходе летних полевых практик на Балтийско-Ладожском глинтте. А – канава на р. Ламошке, 2019 г. Белыми линиями отмечены кровля и подошва копорской свиты. 2 – копорская свиты; 2 – тосненская свита; В – канава на р. Ламошке, 2021 г; С – канава на р. Копорке, 2021 г. Люди стоят на кровле и подошве копорской свиты; D – канава в овраге ур. Гостилово, 2021 г.



Таблица 5. Таблица фотографий спикул, сделанных на СЭМ. А – морфотип гексактин с тонкими перпендикулярными лучами; В – морфотип гексактин с вздутыми перпендикулярными лучами (вздутых гексактин); С – морфотип клиногексактин; D – морфотип клиногексактин с изогнутым центральным лучом; Е, F – морфотип клинопентактин с редуцированным центральным лучом, 1 – редуцированный луч.

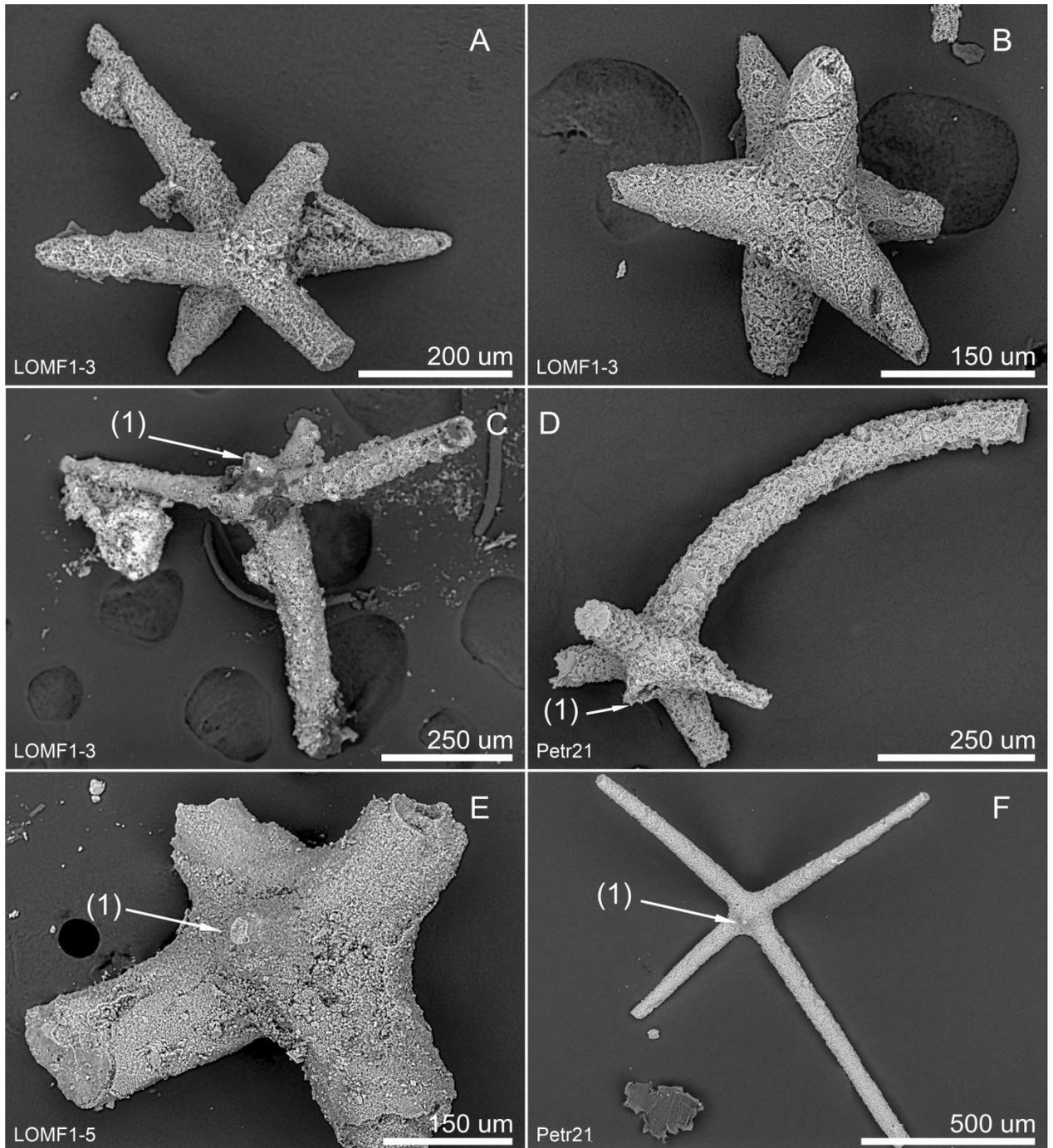


Таблица 6. Таблица фотографий спикул, сделанных на СЭМ. А, В – морфотип пентактин с изогнутой поперечной осью, А – с отклонением двух соседних поперечных лучей, С – с отклонением двух противоположащих поперечных лучей; D, E – морфотип пентактин с изогнутыми поперечными лучами (клинопентактины); F – морфотип крючкообразных пентактин, 1 – трубкообразный нарост.

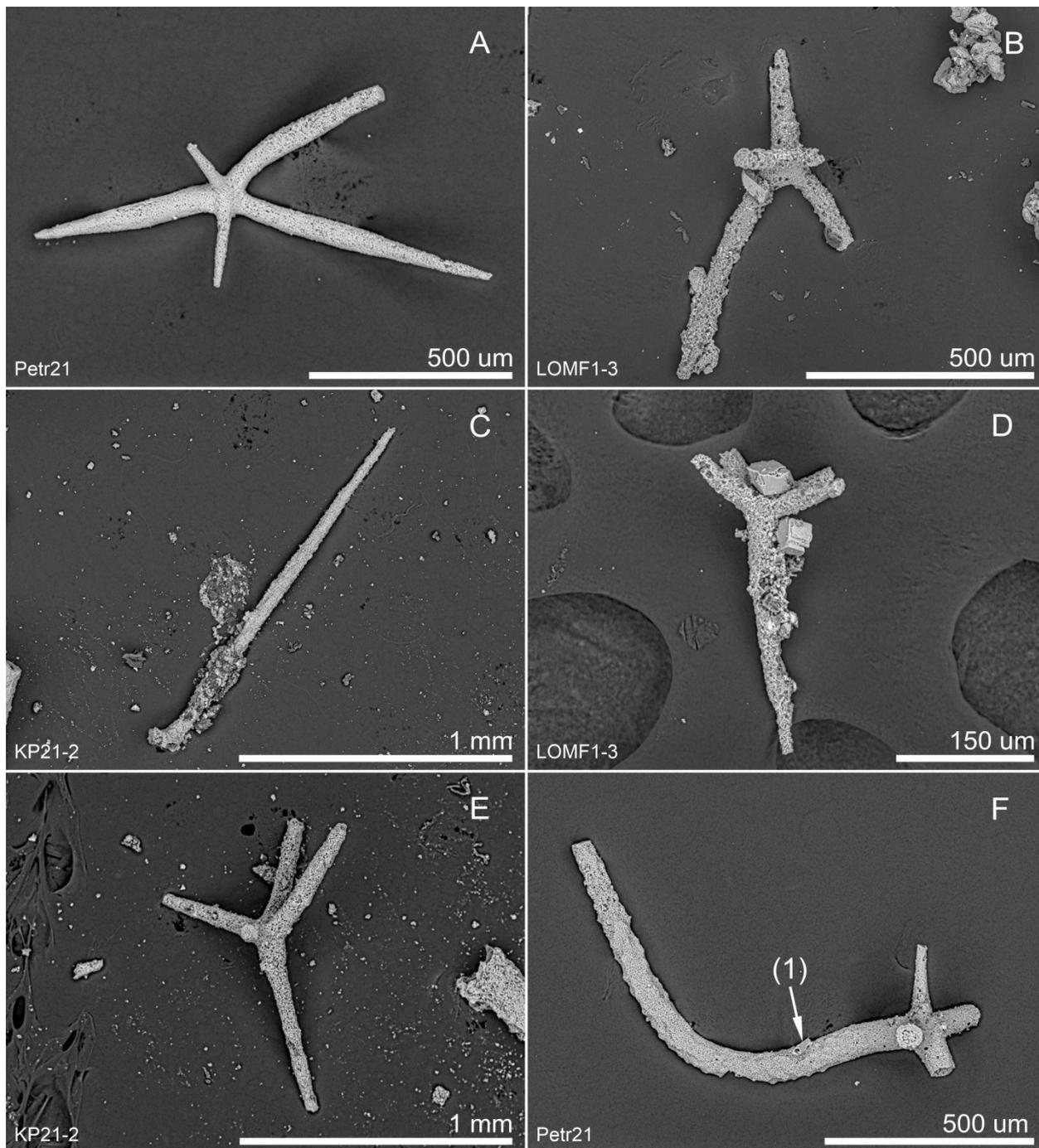


Таблица 7. Таблица фотографий спикул, сделанных на СЭМ. А – морфотип Х-образных пентактин с редуцированным пятым лучом, 1 – редуцированный луч; В – морфотип ставрактин с взаимно перпендикулярными лучами; С, D – морфотип скульптурированных диактин, D – поперечное сечение; Е – морфотип гладких диактин; F – диактины корневого пучка.

