

DISERTATIONES GEOLOGICAE UNIVERSITATIS LATVIENSIS

Nr. 23

JELENA VASIĻKOVA

**DEVONA MUGURKAULNIEKU ATRODŅU
TAFONOMISKAIS RAKSTUROJUMS UN
VEIDOŠANĀS APSTĀKĻI
DIENVIDAUSTRUMU BALTIJĀ**

PROMOCIJAS DARBS

doktora grāda iegūšanai ģeoloģijas nozares
pamatiežu ģeoloģijas apakšnozarē

LATVIJAS UNIVERSITĀTE

Anotācija

Promocijas darbā ir apskatītas mugurkaulnieku fosiliju sakopojumu veidošanās likumsakarības devona periodā dienvidaustrumu Baltijā. Pirmo reizi paleontoloģisko pētījumu vēsturē Baltijā ir veikta detalizēta Živetas, Franā un Famenas mugurkaulnieku atrodņu tafonomisko īpašību analīze, izmantojot mūsdienu metodiku. Savā starpā ir salīdzinātas vidējā un augšējā devona oriktocenozes Latvijas teritorijā, bet dienvidaustrumu Baltijas fosiliju atrodnes ir salīdzinātas ar sakopojumiem Dienvidu Timanā.

Lai noskaidrotu Baltijas devona mugurkaulnieku atrodņu veidošanās likumsakarības, ir veikti izrakumi un iegūts materiāls no Ogres un Tērvetes svītas nogulumiem, kā arī apstrādāts materiāls, kas ir iegūts no Ketleru svītas nogulumiem; ir veikta datu tafonomiskā analīze. Analīzē ir izmantoti agrāk publicētie dati par tafocenozēm Lodes, Gaujas un Amatas svītas nogulumos. Oriktoceozes ir raksturotas un salīdzinātas savā starpā, izmantojot tādu parametrus, kā kaulu šķīrotība pēc izmēra, artikulācijas un fragmentācijas pakāpe, labo un kreiso skeleta elementu attiecība; veikti iegareno kaulu linearitātes mērījumi, noteikts ar izliekumu uz augšu vai uz leju novietoto kaulu īpatsvars, skeleta elementu reprezentativitāte, saglabātība, abrazijas un korozijas pakāpe.

Lai salīdzinātu dienvidaustrumu Baltijas atrodnes klastiskajos nogulumos ar oriktocenoze karbonātaiskajos nogulumos ārpus Galvenā devona lauka, ir iegūti un apkopoti tafonomiskie dati no Sosnogorskā svītas (Dienvidu Timans). Kopumā tafonomiskajā analīzē ir izmantoti dati no astoņām atrodnēm, kas atspoguļo mugurkaulnieku fosiliju sakopojumu daudzveidību Baltijas paleoģeogrāfiskajā provincē devona periodā.

Lai precizētu dažādas formas kaulu un plātņu apglabāšanas likumsakarības, laboratorijas apstākļos un dabā ir veikti eksperimenti ar mākslīgi izgatavotiem bruņuzivju, dažādvairodžu un daivspurzivju skeleta elementiem, pakļaujot tos viļņu un ūdens straumju ietekmei. Šāda metode Baltijas devona mugurkaulnieku fosiliju apglabāšanas īpatnību noskaidrošanai ir izmantota pirmo reizi.

Tafonomiskās analīzes datu apkopojums ir ļāvis apstiprināt iepriekšējos pētījumos iekļautās sedimentoloģiskās analīzes rezultātus, saskaņā ar kuriem Langsēdes un Klūnu tafocenozes ir interpretētas kā sakopojumi, kas ir veidojušies plūdmaiņu ietekmētajos erozijas kanālos. Ir sniegta precizēta Ērmaņu, Lodes, Ķūķu, Pastamuižas un Cieceres tafocenožu veidošanās apstākļu interpretācija. Ir secināts, ka, neskatoties uz tafonomisko pazīmju atšķirībām, Franā un Famenā klastiskās slāņkopas, kā arī vidus- un augšdevona mugurkaulnieku sakopojumu veidošanās likumsakarības un procesi Baltijā ir bijuši visai līdzīgi.

Darba eksperimentālā daļa ir ļāvusi, pirmkārt, noteikt plūsmas ātrumu, kas ir nepieciešams botriolepīdu atsevišķu bruņu plātņu transportēšanai, otrkārt, noskaidrot dažu skeleta elementu hidrodinamiski stabilāku izvietošanu attiecībā pret gultnes reljefa formām, treškārt, novērtēt plātņu aprakšanas ātrumu plūsmā, kura transportē sanešu materiālu, ceturkārt, piedāvāt izskaidrojumu divplakņu plātņu reprezentativitātes asimetrijai. Pētītie skeleta elementi ir iedalīti trijās Vorhāsa grupās atkarībā no atlieku formas un to spējām tikt pārvietotām ūdens straumju ietekmē.

Abstract

In the doctoral thesis the common regularities of the formation of vertebrate fossil accumulations during the Devonian at the South-Eastern Baltics are observed. For the first time in the history of palaeontological research conducted in the Baltics, a detailed analysis of taphonomical peculiarities of Givetian, Frasnian and Famennian vertebrate fossil sites has been performed; modern methods have been used to carry out the analysis. The Middle and Upper Devonian oryctocoenoses in the territory of Latvia have been compared to each other; the fossil sites of South-Eastern Baltics have been compared to the assemblages of South Timan.

To find out what the regularities of the formation of the vertebrate fossil sites of the Baltic Devonian are, excavations in the deposits of the Ogre and Tērvete formations have been carried out, and the material gained in the deposits of the Ketleri Formation has been processed; taphonomical analysis of available data has been performed. Previously published data on the taphocoenoses within the deposits of the Lode, Gauja and Amata formations have been involved in the analysis. The oryctocoenoses are characterized and compared to each other, using such parameters as the bone size sorting, the degree of disarticulation and fragmentation, the ratio of right- and left-side elements, measurements of azimuthal orientation of the elongated bones, mean number of concave-up or convex-up placed bones, representation of skeletal elements, preservation, abrasion and corrosion.

To compare the fossil assemblages in the clastic deposits of South-Eastern Baltics with the oryctocoenoses in the carbonate rocks of the area outside the Main Devonian Field, taphonomical data from the Sosnogorsk Formation (South Timan) have been gathered and summarized. On the whole, data from eight fossil sites, reflecting the diversity of fossil assemblages of the Devonian Baltic palaeogeographical province, have been used in the taphonomic analysis.

To precise the regularities of burying of the bones of different shape, experiments with artificial plates of the size and shape appropriate to the skeletal elements of placoderm, heterostracan and sarcopterygian fish have been carried out in laboratory and in natural settings under the influence of waves and water streams. Such method of investigation of the regularities of the Baltic Devonian vertebrate fossil assemblage formation has been used for the first time.

The data of the taphonomical analysis confirm the results of previously performed sedimentological analysis, which allowed to interpret the Langsēde and Klūnas taphocoenoses as accumulations formed in the tide-influenced erosional channels. Precised interpretation of formation conditions of Ērmaņi, Lode, Ķūķi, Pastamuiža and Ciecere taphocoenoses is provided. It has been concluded that, despite the differences in taphonomical parameters, the forming agents and processes of the Frasnian and Famennian as well as the Middle and Upper Devonian vertebrate assemblages were rather similar.

The experimental part of the thesis has allowed to determine the velocity of the stream that is capable to move separate armour plates of bothriolepid fish, to find out, which positions on the bed for some skeletal elements are hydrodynamically more stable, as well as to assume the rate of plate burial in the sediment-saturated flow, and to provide explanation of the representation asymmetry of the plates with two laminae. By the shape of the remains and the transportation potential in water streams the studied skeletal elements have been assigned to the three groups according to Voorhies classification.

Saturs

Ievads	5
1. Tafonomijas pētījumu vēsture un pamatvirzieni	10
2. Pētījuma teritorijas raksturojums	14
2.1. Pētītā intervāla nogulumu sastāvs un veidošanās apstākļi pēc iepriekš veikto pētījumu rezultātiem	14
2.2. Pētījuma objektu vispārējs raksturojums, ģeoloģiskais griezum un tā interpretācija	20
3. Materiāls un metodes	29
4. Rezultāti	37
4.1. Langsēdes oriktocenoze	37
4.2. Klūnu oriktocenoze	44
4.3. Cieceres oriktocenoze	52
4.4. Ižmas oriktocenoze	60
4.5. Ērmaņu oriktocenoze	68
4.6. Ķūķu oriktocenoze	71
4.7. Pastamuižas oriktocenoze	77
4.8. Mugurkaulnieku bruņu plātņu modeļu hidrodinamiskās un apglabāšanas īpatnības	80
5. Diskusija un interpretācija	87
5.1. Tafonomiskā analīze	87
5.2. Mugurkaulnieku bruņu plātņu hidrodinamisko īpašību analīze	103
5.3. Baltijas devona mugurkaulnieku atrodņu veidošanās apstākļi	105
6. Secinājumi	110
Literatūra	112

Ievads

Tēmas aktualitāte un pētījuma novitāte. Baltijas paleobiogēogrāfiskās provinces devona mugurkaulnieku pētījumiem ir ilgstoša vēsture, tomēr tādu pētījumu, kuru mērķis būtu analizēt tieši dzīvnieku ķermeņu un to daļu apglabāšanas likumsakarības, ir ļoti maz (Lyarskaya, 1972; Upeniece, 1999; Zupiņš, 2003; Lukševičs, Zupiņš, 2004; Zupiņš et al., 2010); pārsvarā šādas likumsakarības ir analizētas citu pētījumu ietvaros (Obruchev, Mark-Kurik, 1965; Lukševičs, 1992; Lukševičs, 1995; Kuršs et al., 1998, 1999; Upeniece, 2005, 2011). Ārpus Latvijas arī ir zināmi līdzīgi pētījumi (skat., piemēram, Trewin, 1986; Ahlberg, 1991, 1998), tomēr kopumā, salīdzinot ar citu mugurkaulnieku grupu - dinosaurus vai kainozoja zīdītāju - tafonomijas īpatnību pētījumiem, devona bežžokļeņu, zivju un tetrapodu apglabāšanas īpatnības nav tikušas pētītas pietiekami plaši (Irmis, Elliott, 2006), līdz ar to, jauna informācija šajā jomā ir vērtīga.

Dienvidaustrumu Baltijas mugurkaulnieku fosiliju atrodnes, kas izplatītas Galvenā devona lauka rietumu daļā, satur daudz svarīgas informācijas, kas skar četrkājaino evolūcijas jautājumus. Tetrapodveidīgo zivju un agrīno tetrapodu attīstība pieder pie svarīgākām dzīvnieku evolūcijas problēmām (Ahlberg, 1991, 1995; Ahlberg, Clack, 1998; Ahlberg et al., 1994, 2008; Boisvert et al., 2008). Latvijas devona nogulumos ir atrastas gan tetrapodveidīgo zivju *Panderichthys* un *Livoniana*, gan primitīvā tetrapoda *Ventastega*, gan iespējamā tetrapoda *Obruchevichthys* atliekas. *Elginerpeton* un *Obruchevichthys* ģinšu pārstāvjiem no Franas nogulumiem pieder senākās jebkad konstatētās tetrapodu atliekas (Ahlberg, Clack, 1998). Tetrapodu izcelšanās paleogēogrāfiskie un paleoekoloģiskie aspekti vēl ir diskusiju objekts (Lukševičs et al., 2011), kurā daži argumenti noteikti būtu jāmeklē mugurkaulnieku atlieku atrodņu tafonomiskā izpētē, izmantojot sedimentoloģiskus un bionomiskus datus.

Pagājušā gadsimta 70. gados ģeoloģiskās kartēšanas gaitā Baltijas teritorijā ir veikti pētījumi, kuros, līdztekus vispārējai ģeoloģiskai informācijai par devona un karbona sistēmu (Polivko, 1977, Savvaitova, 1977, 1981; Narbutas, 1984; Sorokin, 1978, 1981a,b), ir ievākti dati par fosiliju iegulām ne tikai Latvijā, bet visā Baltijā un Galvenā devona lauka teritorijā. Šie pētījumi ir kalpojuši par pamatu mēģinājumam sistematizēt Baltijas vidusdevona mugurkaulnieku asociācijas no tafonomijas viedokļa (Lyarskaya, 1981), tomēr Ļ. Ļarskas piedāvātajā analīzē netika iekļauti vairāki svarīgi parametri, kas mūsdienās ir tafonomisko pētījumu neatņemama daļa (skat., piemēram, Lyman, 1994a,b; Martin, 1999; Upeniece, 1999; Lukševičs, Zupiņš, 2004; Lukševičs et al., 2011).

Dati par mugurkaulnieku iegulām ir iegūti 20. gadsimta 80. un 90. gados, kā arī 21. gadsimta sākumā, izrakumos, kas tika veikti Lodes, Ogres, Tērvetes un Ketleru svītas nogulumos. Šo pētījumu rezultāti daļēji ir publicēti (Kuršs et al., 1998; 1999; Upeniece, 1999; Zupiņš, 2003; Lukševičs, Zupiņš, 2004; Upeniece, 2011), bet liela daļa informācijas, piemēram, par Ogres, Tērvetes un Ketleru svītas mugurkaulnieku fosiliju sakopojumiem publikācijās nav atspoguļota, nav veikta arī organismu apglabāšanas īpatnību un tafocenožu veidošanās apstākļu plašāka analīze, kas sevī iekļautu visus līdz šim iegūtos tafonomiskus datus par Baltijas mugurkaulnieku fosiliju atrodnēm.

Dienvidaustrumu Baltijas devona mugurkaulnieku sakopojumu izpētes gaitā ir novērotas kaulu un plātņu izvietojuma likumsakarības, kuras, pēc autores domām, ir saistītas ar šo skeleta elementu hidrodinamiskajām īpatnībām. Lai precīzāk raksturotu šīs likumsakarības, no sintētiskiem materiāliem ir izgatavoti dažu plātņu modeļi, ar kuriem ir veikti eksperimenti laboratorijas apstākļos un dabā. Mākslīgi izgatavoti skeleta elementu modeļi ar kaulam atbilstošu blīvumu Baltijas devona mugurkaulnieku fosiliju apglabāšanas īpatnību noskaidrošanai līdz šim netika izmantoti. Eksperimentu rezultāti ir apskatīti šim jautājumam veltītajā nodaļā.

Promocijas darba mērķis ir noskaidrot Baltijas devona mugurkaulnieku atrodņu veidošanās likumsakarības un tādējādi papildināt priekšstatus par to uzkrāšanos veicinošajiem paleovides apstākļiem.

Uzdevumi:

- Ievākt tafonomisku informāciju par Ogres un Tērvetes svītu mugurkaulnieku fosiliju sakopojumiem;
- tafonomiski analizēt pieejamos datus par Gaujas, Lodes, Amatas un Ketleru svītas mugurkaulnieku atrodnēm;
- salīdzināt savā starpā Baltijas vidus- un augšdevona tafocenozes, veikt to salīdzinājumu ar Dienvidu Timana Sosnogorskas svītas mugurkaulnieku fosiliju sakopojumiem;
- izmantojot tafonomisko analīzi, rekonstruēt tafocenožu veidošanās apstākļus;
- noskaidrot *Bothriolepis maxima* bruņu plātņu hidrodinamiskās īpatnības, izmantojot dažādu skeleta elementu modeļus.

Pētījuma gaitā iepazīti fosiliju saguluma apstākļi dažādu Baltijas devona svītu nogulumos. Mugurkaulnieku (bezzokļeņu, zivju un tetrapodu) atliekas ir sastopamas praktiski visā Baltijas devona griezumā, tās ir izmantotas stratigrāfisko vienību korelēšanai visā Galvenā devona lauka (Lukševičs, 1995; Lukševičs, Ivanov, 1996) un pat visā Austrumeiropas platformas teritorijā (Esin et al., 2000). Tomēr mugurkaulnieku fosilijas ir izplatītas nevienmērīgi un to atlieku sakopojumu veidošanās un saglabāšanās, acīmredzot notika īpašos apstākļos, jo tie ir izplatīti visai ierobežotos intervālos, salīdzinot ar kopējo devona slāņkopas biežumu. Atšķirībā no daudzajām mugurkaulnieku atlieku atrodnēm ārpus Galvenā devona lauka, piemēram, Dienvidu Timana Famenas stāva pamatnes mugurkaulnieku fosiliju sakopojumiem dolomitizētajos kaļķakmeņos (Lukševičs et al., 2010) vai pasaulslavenās Gogo atrodnes rietumu Austrālijā, kur zivju atliekas ir apglabātas konkrēcijās rifu kaļķakmeņos (Long, 1995), bet līdzīgi Skotijas „zivju iegulām” sarkanajos smilšakmeņos, Baltijas atrodnes ir saistītas ar pārsvarā klastiskajiem iežiem. Tafonomijas īpatnību pilnīgai un detalizētai izpētei ir nepieciešams atsegt fosilijas saturošo slāņu virsmu pēc iespējas lielākā laukumā, līdz ar to, nav iespējams tās pētīt urbumu materiālos.

Senākie devona nogulumu Baltijā, kas atsedzas zem kvartāra virsmas un satur samērā bagātīgas mugurkaulnieku atliekas, pieder vidusdevona apakšējai daļai – Pērnavas svītai. Latvijā senākie mugurkaulnieku atlieku sakopojumi ir sastopami Burtnieku svītas nogulumos (Lyarskaya, Lukševičs, 1992), tomēr tie līdz šim nav detalizēti pētīti. Gaujas un Amatas svītu fosiliju sakopojumu tafonomijai ir pievērsusies Ļ. Ļarska (1981), Lodes svītas mugurkaulnieku atlieku iegulām veltītas vairākas publikācijas (Kuršs et al., 1998; 1999; Upeniece, 1999; Zupiņš, 2003; Upeniece, 2011). Šo pētījumu rezultāti ir izmantoti darbā, lai raksturotu un analizētu Baltijas vidusdevona tafocenožu veidošanās apstākļus.

Pārsvarā karbonātiskajā augšdevona griezumā mugurkaulnieku sakopojumi ir saistīti ar klastiskās sedimentācijas laikposmiem. Šādiem laikposmiem atbilst Ogres, Amulas, Mūru, Tērvetes un Ketleru svītas intervāli. Pamatojoties uz iepriekšējo pētījumu datiem, promocijas darbā par tafonomiskās izpētes objektu ir izvēlēts intervāls, kas sevī iekļauj Gaujas, Lodes, Amatas, Ogres, Tērvetes un Ketleru svītas mugurkaulnieku sakopojumus Latvijas teritorijā kā Baltijas paleoģeogrāfiskās provinces tipiskajā daļā. Izrakumu laikā Ogres un Tērvetes svītas nogulumu atsegumos ir novērtēta fosiliju orientācija telpā, to koncentrācija slānī, saglabātības pakāpe, izmēri, šķirotības pakāpe, noapaļotība un citas pazīmes. Tādējādi iegūts priekšstats par tafocenožu veidošanās apstākļiem un sedimentācijas vidi attiecīgajā vietā un laikā. Iegūtie dati par Baltijas mugurkaulnieku sakopojumiem ir salīdzināti ar Dienvidu Timana Famenas stāva Sosnogorskas svītas mugurkaulnieku sakopojumu pētījuma datiem.

Aizstāvēšanai izvirzāmās tēzes

1. Devona mugurkaulnieku fosiliju sakopojumus Baltijā ir iespējams salīdzināt gan savā starpā, gan ar teritorijām ārpus Galvenā devona lauka, izmantojot ne tikai kvalitatīvus, bet arī kvantitatīvus parametrus.
2. Fosiliju tafonomisko īpašību analīze oriktocenozēs var palīdzēt rekonstruēt mugurkaulnieku atlieku apglabāšanas secību, novērtēt tafocenozes veidošanās ilgumu, dažādu šķirošanas faktoru (viļņošanās, straumju) lomu, spriest par sakopojuma autohtono vai alohtono raksturu.
3. Tādi tafonomiskie parametri kā kaulu šķirojums pēc izmēriem, orientācija, abrāzijas un korozijas pazīmes, ielikuma/izliekuma attiecība līdzās citiem indikatoriem droši var tikt izmantoti paleovides raksturojumiem; savukārt, skeleta elementu reprezentativitāte nevar kalpot par tādu indikatoru, jo vienas atrodnes ietvaros dažādu gadu izrakumu materiālā mainība ir lielāka, nekā dažādās atrodnēs iegūtajam materiālam.
4. Devona mugurkaulnieku kaulu dažas hidrodinamiskās īpašības var noskaidrot eksperimentāli, izmantojot šim nolūkam atbilstoša blīvuma mākslīgi izgatavotus kaulu modeļus.
5. Hidrodinamiski aktīvā vidē botriolepīdu izliektās plātnes ieņem stabilo pozīciju ar izliekumu uz augšu.
6. Botriolepīdu dažādas formas skeleta elementi tiek apglabāti pēc dažādiem modeļiem, vienādos hidrodinamiskos apstākļos tiem ir raksturīgas atšķirīgas iespējas tikt pārklātiem ar nogulām bez ievērojama pārvietojuma vai transportētiem, kā arī dažāds transportēšanas attālums un galīgai aprakšanai nepieciešams laiks.

Rezultātu aprobācija

Ziņojumi konferencēs

- Ivanov A., Lukševičs E., Zupiņš I., Vasiļkova J. 2008. Devonian vertebrates from the Andoma Hill and correlation of sequences in western and eastern parts of the Main Devonian field. The Seventh Baltic Stratigraphical Conference, Tallinn. Ziņojums konferencē.
- Vasiļkova J., Lukševičs E., Stinkulis Ģ. 2009. Taphonomy of the Upper Devonian vertebrate bonebeds at Langsēde Cliff, Latvia. 10th Anniversary Conference of the Czech, Polish and Slovak Paleontologists. Fossils. Darwin. Evolution. Stenda ziņojums kongresā.
- Vasiļkova J., Lukševičs E., Zupiņš I., Stinkulis Ģ. 2010. Taphonomy of the Upper Devonian vertebrate bone beds at Langsēde Cliff, Latvia. The Third International Palaeontological Congress, IPC3, London. Stenda ziņojums kongresā.
- Vasiļkova J., Lukševičs E., Zupiņš I., Stinkulis Ģ. 2011. Taphonomy of the Famennian vertebrate assemblage from the Tērvete Formation of Latvia. Palaeozoic Early Vertebrates. II International Obruchev Symposium dedicated to the 110th Anniversary of Dmitry Vladimirovich Obruchev, St. Petersburg – Luga. Ziņojums simpozijā.
- Vasiļkova J., Lukševičs E., Stinkulis Ģ., Zupiņš I. 2012. Upper Devonian vertebrate taphonomy and sedimentology from the Klunas fossil site, Tervete Formation, Latvia. European Geological Union General Assembly 2012, EGU 2012, Vienna. Stenda ziņojums.
- Vasiļkova J., Lukševičs E., Zupiņš I. 2009. Devona Ogres svītas mugurkaulnieku atlieku sakopojuma Langsēdes klintīs tafonomiskās analīzes sākotnējie rezultāti. Latvijas

Universitātes 67. Zinātniskā konference. Ģeogrāfija. Ģeoloģija. Vides zinātne. Latvijas Universitāte.

- Vasiļkova J., Lukševičs E., Zupiņš I. 2011. Tērvetes svītas mugurkaulnieku apglabāšanas īpatnības Skujaines oriktocenoze. Latvijas Universitātes 69. Zinātniskā konference. Ģeogrāfija. Ģeoloģija. Vides zinātne. Latvijas Universitāte.
- Vasiļkova J., Lukševičs E. 2012. Dienvidu Timana Sosnogorskas svītas mugurkaulnieku asociācijas tafonomijas īpatnības. Latvijas Universitātes 70. Zinātniskā konference. Ģeogrāfija. Ģeoloģija. Vides zinātne. Latvijas Universitāte.

Raksti

- Lukševičs, E., Ahlberg, P., Stinkulis, Ģ., Vasiļkova, J., Zupiņš, I., 2011. Frasnian Vertebrate Taphonomy and Sedimentology of Macrofossil Concentrations From the Langsēde Cliff, Latvia. *Lethaia* 45, 356-370.
- Vasiļkova, J., Lukševičs, E., Stinkulis, Ģ., Zupiņš, I., 2012. Taphonomy of the vertebrate bone beds from the Klūnas fossil site, Upper Devonian Tērvete Formation of Latvia. *Estonian Journal of Earth Sciences* 61(2), 105-119.
- Vasiļkova, J., 2012. Bruņuzivs *Bothriolepis maxima* bruņu plātņu hidrodinamika viļņu un straumju ietekmē: aktuopaleontoloģiskā pieeja un modelēšana. *Acta Universitatis Latviensis* 789, 87-104.

Pateicības. Šis darbs izstrādāts ar Eiropas Sociālā fonda atbalstu projektā «Atbalsts doktora studijām Latvijas Universitātē».

Gribētu pateikties darba zinātniskajam vadītājam Prof. E. Lukševičam, kurš vienmēr kalpojis par neatlaidības, izturības un nenogurdināmības piemēru, par interesantu pētījuma tēmas piedāvājumu, pretimnākšanu un atbalstu visos darba tapšanas posmos. Gribu pateikt paldies P. Beznosovam un O. Lebedevam, bez kuru palīdzības un laipnas uzņemšanas nebūtu iespējams darbs ar kolekcijām Krievijas Zinātņu akadēmijas Urālu nodaļas Komi Zinātniskā Centra ģeoloģijas muzejā Siktivkarā un Krievijas Zinātņu akadēmijas Paleontoloģijas institūtā Maskavā, Ģ. Stinkulim par vērtīgiem padomiem, I. Zupiņam par palīdzību darbā ar LDM kolekciju materiālu, I. Drullem par konsultācijām poliesteru modeļu izgatavošanā, K. Popovam un A. Kalvānam par palīdzību laboratorijas eksperimentos, konsultācijām un padomiem, kā arī daudziem citiem, bez kuru palīdzības un atbalsta šis darbs nebūtu tapis.

Raksturvārdi: Galvenais devona lauks, Baltijas province, mugurkaulnieku tafonomija, paleobiocenoze, aktuopaleontoloģija

Saīsinājumi

ADL – priekšējā muguras sānu plātne;
Ai – artikulācijas indekss;
AMD – priekšējā vidējā muguras plātne;
AVL – priekšējā vēdera sānu plātne;
Br Ps – psammosteīdu branhiālā plātne;
Cd – spuras centrālā dorsālā plātne;
Cv – spuras centrālā ventrālā plātne;
D Ps – psammosteīdu dorsālais vairogs;
Di – disartikulācijas indekss;
Dist. s. – spuras distālais segments;
Fi – fragmentācijas indekss;
k – ekscess;
KZA PIN – Krievijas Zinātņu akadēmijas Paleontoloģijas institūts;
KZA UN KZC ĢI – Krievijas Zinātņu akadēmijas Urālu nodaļas Komi Zinātniskā Centra ģeoloģijas institūts;
La – laterālais kauls galvas vairogā;
LDM – Latvijas Dabas muzejs;
LU ĢZZF – Latvijas Universitātes Ģeogrāfijas un Zemes zinātņu fakultāte
Md – mediāna, vidējais kaulu izmērs;
MDF – Galvenais devona lauks;
MI – spuras margināli laterālā plātne;
Mm – spuras margināli meziālā plātne;
MNI – minimālais īpatņu skaits;
MV – muguras vidējā plātne;
MxL – sānu jauktā plātne;
NISP – noteikto pāraugu kopskaits;
Nu – nuhālā plātne;
Pi – pineālā plātne;
PMD – aizmugurējā vidējā muguras plātne;
Pmg – postmarginālā plātne;
Pn – paranuhālā plātne;
Pp – postpineālā plātne;
Prm – premediālā plātne;
Prox. s. – spuras proksimālais segments.
PVL – aizmugurējā vēdera sānu plātne;
Sg Ps – psammosteīdu kores zvīņas;
Sk – asimetrijas koeficients;
So – škirotības koeficients;
T – spuras terminālā plātne;
V Ps – psammosteīdu ventrālais vairogs.

1. Tafonomijas pētījumu vēsture un pamatvirzieni

Terminu “tafonomija” (no grieķu *táphos* – kaps, apbedījums un *nómos* - likums) ieviesa krievu zinātnieks un rakstnieks Ivans Jefremovs 1940. gadā, ar to apzīmējot jaunu paleontoloģijas nozari, kuras uzdevums ir pētīt fosilo organismu atlieku apglabāšanas un to atrodņu veidošanās likumsakarības. 1950. gadā tika publicēts viņa raksts “Тафономия и геологическая летопись”, kurā iekļauti jaunākie Mongolijas mezozoja un kainozoja mugurkaulnieku apbedījumu pētījumi (Jefremov, 1950). Diemžēl, šis raksts, kas tika izdots visai nelielā eksemplāru skaitā, jau pavisam drīz pēc publicēšanas kļuva par bibliogrāfisku retumu. Vēl dažus gadu desmitus pēc I. Jefremova raksta publicēšanas gan Krievijā, gan citur pasaulē tafonomija kā zinātnes nozare ir attīstījusies lēnām.

Latviešu valodā uz doto brīdi nav literatūras, kas varētu sniegt labu priekšstatu par tafonomijas pētījumu būtību, tās metodiku un mērķiem. Daži tafonomisko pētījumu aspekti ir apskatīti Krievijā izdotajā literatūrā, piemēram, B. Jaņina monogrāfijā (Yaņin, 1983). Informācija par tafonomijas pētījumiem vēltītajiem publicētajiem un nepublicētajiem literatūras avotiem angļu valodā - monogrāfijām, rakstiem un rakstu krājumiem, uzziņu literatūru un interneta resursiem - ir apkopota ceļvedī “Taphonomy: A Resource Guide” (Smith, 2005). Sevišķi gribētos atzīmēt Ronalda Martina monogrāfiju “Taphonomy: A Process Approach” (Martin, 1999), kā arī mugurkaulnieku tafonomijas īpatnībām vēltītu izdevumu – “Vertebrate Taphonomy” (Lyman, 1994).

Devona zivju fosiliju iegulu tafonomijai vēltīto pētījumu skaits pasaulē ir krietni mazāks, nekā, piemēram, seno rūpuļu kaulu iegulu pētījumiem. Ārpus Galvenā devona lauka, tā tuvākajā apkārtnē „*Old Red*” fācijas mugurkaulnieku atrodņu pētījumi ir veikti Skotijā (skat., piemēram, Trewin, 1986; Ahlberg, 1991, 1998). Aktuopaleontoloģijas un eksperimentālās tafonomijas ietvaros ir plaši pētīta zīdītāju skeletu disartikulācijas secība, kaulu transportēšanas un apglabāšanas likumsakarības (Toots, 1965; Aslan, Behrensmeyer, 1996; Behrensmeyer, 1975, 1988, 1990; Voorhies, 1969). Dzīvo organismu skeleta daļu (molusku čaulu) sedimentācijas īpatnības ir pētījis A. Seilahers (Seilacher, 1973), savukārt devona mugurkaulnieku kaulu apglabāšanas likumsakarības praktiski nav pētītas.

Baltijā ir plaši izplatīti devonam raksturīgi nogulumi, tā saucamie “senie sarkanie smilšakmeņi” (angļu valodā – *Old Red Sandstone*), kas satur bagātīgas mugurkaulnieku atliekas. Pēc datiem, kurus apkopojuši Ļubova Ļarska un Ervīns Lukševičs (Lyarskaya, Lukševičs, 1992), kā arī Dmitrijs Jesins ar līdzautoriem (Esin et al., 2000), Latvijas devona nogulumos ir sastopamas vairāk nekā 250 mugurkaulnieku sugas (270 – Galvenā devona lauka teritorijā), starp tiem dažādvaierodži, telodonti, bruņuzivis (60 sugas), daivspurzivis (aptuveni 50 sugas), akantodes (vairāk nekā 50 sugas), divējādi elpojošas zivis, starspurzivis.

Kaut arī Baltijas devona mugurkaulnieku pētījumiem ir ilgstoša vēsture, tomēr Latvijā ir maz pētījumu, kuru mērķis būtu analizēt organismu apglabāšanas likumsakarības. Baltijas mugurkaulnieku fosiliju pētījumu pirmsākumi ir meklējami pirms aptuveni 200 gadiem, tie ir saistīti ar tādu pētnieku vārdiem, ka G.F. Parots (*Georg Friedrich Parrot* jeb *Georges-Frederic Parrot*), L. Agassi (*Louis Agassiz*), R. Trakvers (*Ramsay Traquair*), E. Eihvalds (*Eduard von Eichwald*), J.V. Rohons (*Josef Victor Rohon*), H. Trautšolds (*H. Trautschold*), I.A. Preobraženskis, A. Vudvards (*Arthur Smith Woodward*), Ē. Jarviks (*Anders Erik Vilhelm Jarvik*), V. Gross (*Walter Gross*), D. Obručevs, E. Marka (E. Kurika), Ļ. Ļarska, V. Karatajūte-Talimā, E. Vorobjova.

Gribētos īpaši atzīmēt dažus darbus, kas ir cieši saistīti ar Baltijas devona mugurkaulnieku sakopojumu specifiskiem jautājumiem. Vienu no pirmajiem Baltijas mugurkaulnieku apglabāšanās apstākļu pētījumiem ir veikusi Ļubova Ļarska; 1981. gadā izdotajā monogrāfijā (Lyarskaya, 1981) ir apkopots Baltijas teritorijas ģeoloģiskās

kartēšanas gaitā iegūtais materiāls un ir piedāvāta mugurkaulnieku fosiliju iegulu klasifikācija. Monogrāfijā ir precizēti apraksti desmit asterolepīdu sugām, izdalītas trīs jaunas sugas: *Asterolepis essica*, *A. syasiensis*, *A.? amulensis*; precizēts vidus- un augšdevona ihtiofaunas kompleksu sastāvs, veiktas asterolepīdu rekonstrukcijas, kuras lielā mērā balstās uz Lodes mālu karjerā iegūtā materiāla. Ir sniegtas ziņas arī par Baltijas asterolepīdu pētījumu vēsturi.

Savukārt 2001. gadā publicētajā E. Lukševiča rakstā, pamatojoties uz bagātīgu materiālu no 26 atradnēm Latvijā, Lietuvā, Ļeņingradas, Novgorodas un Pleskavas apgabalos, ir papildināti 15 sugu apraksti, aprakstīta viena jauna suga *Bothriolepis heckeri*, precizēta vidus- un augšdevona botriolepīdu stratigrāfiskā izplatība Galvenajā devona laukā, piedāvāts jauns mugurkaulnieku stratigrāfisko zonu variants un analizētas botriolepīdu savstarpējās radniecīgās saites; ir apskatīta arī Baltijas botriolepīdu pētījumu vēsture.

Pēdējos gados daivspurzivju pētījumiem Galvenā devona lauka teritorijā ir pievērsies I. Zupiņš (Zupiņš, 2003, 2008, 2009). Viņš ir revidējis osteolepiformu kārtas daivspurzivju taksonomisko sastāvu un stratigrāfisko izplatību, precizējis sugu diagnozes, aprakstījis jaunu tristihopterīdu sugu *Eusthenopteron kurshi* (2008), pievērsies arī daivspurzivju tafonomijas jautājumiem.

Pasaulē ir plaši pazīstami gan izcili saglabājušies bruņuzivju skeleti no Lodes mālu karjera (Kuršs et al., 1998, 1999; Upeniece, 1999, Zupiņš, 2003), gan četrkājis *Ventastega curonica* no Kurzemes (Ahlberg et al., 2008). Bez tam Latvijas vidus- un augšdevona nogulumos ir atrastas vairākas svarīgas sugas, kas iezīmē pāreju starp zivīm un četrkājjiem. To skaitā ir *Panderichthys* un *Livoniana* no vidusdevona augšējās daļas (Vorobyeva, 1962; Ahlberg, Clack, 1998; Ahlberg et al., 2000), *Obruchevichthys* no Ogres svītas nogulumiem (Vorobyeva, 1977; Ahlberg, Clack, 1998) un *Ventastega curonica* no Ketleru svītas (Ahlberg et al., 1994, 2008). Ja *Panderichthys* atradumi liecina par to, ka šim dzīvniekam bija pāra spuras (e.g. Vorobyeva, 1992; Boisvert et al., 2008), tad *Ventastega* morfoloģija gandrīz nepārprotami norāda uz ekstremitāšu esamību (Ahlberg et al., 2008). *Livoniana* un *Obruchevichthys* filoģenētiski ir ierindojami starp *Panderichthys* un *Ventastega*. Divi *Obruchevichthys gracilis* Vorobyeva apakšžokļa fragmenti (Vorobyeva, 1977; Ahlberg, Clack, 1998) ir ļoti līdzīgi *Elginerpeton pancheni* žokļiem no Skotijas, kas ir saistīti ar senākajiem zināmiem tetrapodu ekstremitāšu elementu atradumiem (Ahlberg, 1991, 1995, 1998; Ahlberg, Clack, 1998). No diviem zināmajiem *Obruchevichthys gracilis* atradumiem viens (holotips) nāk no Ogres svītas atseguma Abavas Velna Alā (Vorobyeva, 1977; Ahlberg, Clack, 1998).

Baltijas devonam raksturīgie mugurkaulnieku fosilijas saturošie ieži ir dolomītmerģeļi, karbonātiskie māli, māli, aleirolīti, mālaini smilšakmeņi, smilšakmeņi, konglomerāti (Lyarskaya, 1981) un dolomīti. 1972. gadā publicētajā rakstā (Lyarskaya, 1972) ir piedāvāta Baltijas devona mugurkaulnieku atrodņu klasifikācija. Galvenie parametri, kas, pēc Ļarskas domām, raksturo fosiliju mugurkaulnieku atrodnes, ir fosilijas ietverošie ieži, atrodņu izmēri, atrodņu ekoloģiskais (bioloģiskais?) sastāvs, taksonomiskā daudzveidība, atlieku saglabātība, noapaļotība un šķirotība pēc izmēra un formas, fosilijas veidojošo minerālu aizvietošanās ar citiem, atlieku krāsa, augu fosiliju klātbūtne, saglabātība, pēcsedimentācijas izmaiņu raksturs, atrodņu veidošanās ātrums (Lyarskaya, 1981). Saskaņā ar Ļarskas piedāvāto klasifikāciju, Baltijas devonam raksturīgie mugurkaulnieku fosilijas saturošo iežu tipi ir: IA – merģeļi; IB – karbonātiskie māli un aleirolīti; II – sīkdispersie māli; III – māli un mālainie smilšakmeņi; IV – smilšakmeņi un konglomerāti. (Lyarskaya, 1972; Lyarskaya, 1981). Katram no šiem iežu tipiem (apakštīpiem) atbilst viens mugurkaulnieku atrodņu tips (I-IV) vai apakštīps (IA, IB).

Pēc Ļubovas Ļarskas monogrāfijas (Lyarskaya, 1981) publicēšanas, turpinoties mālu ieguvei Lodes karjerā, tika atsegti jauni zivju atlieku sakopojumi. To pētījumus veica Latvijas Universitātes Ģeoloģijas institūta un Latvijas Dabas muzeja līdzstrādnieki, bet rezultāti tika apkopoti divos rakstos (Kuršs et al., 1998, 1999). Lodes mālu karjerā sastopamie fosiliju sakopojumi ir salīdzināti ar citu devona zivju atlieku sakopojumiem, turpināti tafocenožu veidošanās apstākļu pētījumi. Ļubovas Ļarskas izdalītajā II mugurkaulnieku fosiliju atrodņu tipā ir izšķirti vairāki apakštipi. Tika apskatīta fosiliju orientācija, pētītas asterolepīdu skeletu sairšanas likumsakarības, kas palīdzēja labāk izprast tafocenožu veidošanos procesus un to atkarību no apkārtējās vides apstākļiem (Kuršs et al., 1998, 1999; Upeniece, 1999, 2011). Daivspurzivju tafonomijas īpatnības Lodes mālu karjerā ir pētījis I. Zupiņš (Zupiņš, 2003). Šie pētījumi ir ļāvuši secināt, ka ķermeņu dezintegrācijas pakāpe ir bijusi atkarīga gan no sedimentācijas apstākļiem, tādiem, kā mālainā materiāla pieplūde un reducējošā vide, gan arī no zivju uzbūves (kaulu savienojuma) īpatnībām.

Nozīmīgs Latvijas devona mugurkaulnieku apglabāšanas apstākļu pētījums ir veikts Pavāru oriktocenoze (Lukševičs, Zupiņš, 2004). Vairāku gadu laikā tika iegūts 1000 mugurkaulnieku fosiliju paraugu, tika pētīta to izplatība, šķirotība, orientācija. Tika veikti 325 kaulu orientācijas mērījumi, 800 kaulu paraugiem noteikta to saglabātības un nodiluma pakāpe. Tika apskatīta Pavāru oriktocenozes taksonomiskā daudzveidība, bruņuzivju dažāda lieluma īpatņu proporcionālais sadalījums, skeleta elementu disartikulācija, skeleta elementu proporcionālais sadalījums ģints vai sugas ietvaros, kaulu orientācija, skeleta elementu saglabātība (nodilums, abrazija). Apkopojot iegūtos tafonomiskos un sedimentoloģiskos datus, raksta autori ir secinājuši, ka sedimentācija ir notikusi seklā jūrā, kurā straumju darbība dominē par viļņu darbību. Tika izdarīti secinājumi arī par Pavāru paleobiocenozei raksturīgajām īpatnībām – plūdmaiņu vāji ietekmētajā piekrastes zonā, kur starp sanešu veidotajām salām veidojās sekli kanāli, dzīvojušas plēsīgās daivspurzivis un tetrapodi, kas pārtikuši no turpat dzīvojošām bruņuzivīm (Lukševičs, Zupiņš, 2004).

I. Upeniece savā promocijas darbā (2011) ir pievērsusies Lodes māla karjera mugurkaulnieku tafonomijai un paleoekoloģijai, īpašu uzmanību veltot bruņuzivju ķermeņu dezintegrācijas īpatnībām, ka arī bruņuzivs *Asterolepis ornata* Eichwald un akantodes *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece ontogēzei un morfoloģijai.

Pētot fosiliju atrodnes ir svarīgi noteikt, vai tās elementi ir alohtoni vai autohtoni, tas ir, cik lielā mērā tie ir tikuši transportēti pirms apglabāšanas. Fosiliju atrodņu klasifikāciju pēc šīs pazīmes ir izstrādājis I. Jefremovs. Nedaudz pārveidotā veidā tā ir atrodama mācību līdzekļos, kas ir domāti paleontoloģijas studentiem (skat., piemēram, Kudryashova, 2002). Pēc analogijas ar **biocenozi**, kas ir **kopā dzīvojošo organismu sakopojums**, **kopā mirušo organismu sakopojumi** tiek saukti par **tanatocenoziem**. **Tafocenozes** ir **kopā apglabāto organismu sakopojumi**, bet **oriktocenoze** burtiskā nozīmē ir **“kopā atrakto”** vai **“kopā izrakto” organismu sakopojums**. Ar **atrodni** parasti saprot **dzīves vietu**, bet, ņemot vērā, ka biocenozes, tanatocenozes, tafocenozes un oriktocenozes ir cieši saistītas savā starpā, šajā darbā autore terminu izmanto nedaudz plašāka nozīmē, ar to saprotot vietu, kur oriktocenoze pārstāvētie organismi ir dzīvojuši, miruši un tika apglabāti.

No paleontoloģiskās informācijas saglabāšanās viedokļa tanatocenozes ir tuvākas biocenoziem, nekā tafocenozes, kuras, savukārt, sevī glabā vairāk informācijas, nekā oriktocenozes. Vēl I. Jefremovs ir raksturojis galvenos faktoros, kas izraisa organismu kompleksu lielāku nabadzīgumu tanatocenozēs, tafocenozēs un oriktocenozēs, salīdzinot ar biocenoziem.

Ne visiem skeleta elementiem un ne visiem taksoniem ir vienādas fosilizācijas potences. Skaitliski lielāku sugu pārstāvjiem ir lielākas izredzes saglabāties fosilā veidā,

nekā tiem, kas pārstāv mazskaitlīgas sugas. Fosilizācijas izredzes kādai grupai pieaug, ja noteiktajos apstākļos masveidā iet bojā un tiek apglabāti tās pārstāvji. Tie var pārstāvēt kādu ekoloģisku grupu, vienu taksonu, var būt pat vienas sugas noteikta vecuma indivīdi. Dažādu skeleta elementu vai dažādu taksonu reprezentativitāti atrodnē daļēji nosaka fosiliju saglabātības pakāpe, kā arī to destruktijas īpatnības. Pie faktoriem, kas nosaka tafocenozes nepilnību attiecībā pret biocenozi, pieder arī fosiliju šķirošana transportēšanas gaitā.

Paleontoloģiskajā hronikā saglabājušies tie taksoni un tie skeleta elementi, kuri ir ne tikai fosilizējušies, bet arī nav iznīcināti pēcsedimentācijas procesos, piemēram, šķīstot. Taksonu nepilnīga reprezentativitāte tafocenozēs var izveidot maldīgu priekšstatu par seno laiku biocenožu sastāvu, bet tajā pašā laikā informācija par fosiliju saglabātību var palīdzēt rekonstruēt atrodnes veidošanās apstākļus un vidi, ja tiek ņemtas vērā fosilizācijas likumsakarības (Zakharov et al., 1988).

Paleontologs, kurš veic izrakumus, saskaras ar oriktocenožēm, kuros tikai dažos gadījumos informācija var saglabāties tik labi, ka tās var tikt pielīdzinātas tafocenozēm vai pat tanatocenožēm. Dzīves pozīcijā organismi oriktocenožēs saglabājas ļoti retos gadījumos tāpēc, ka to apglabāšana dzīves pozīcijā notiek reti, parasti katastrofisku notikumu, piemēram, vulkāna izvirduma, rezultātā. Izņēmums ir bezmugurkaulnieku apglabāšana rīfos, kā arī infaunas apglabāšana nogulumos ārkārtīgi straujas sedimentācijas gadījumā. Bet, ja kādas biocenozes pārstāvji pēc nāves ir tikuši transportēti nelielā attālumā, to pārakmeņojumu atrašanās vieta vēl joprojām var sniegt diezgan labu priekšstatu par šiem organismiem raksturīgu biotopu.

Runājot par paleontoloģiskās informācijas saglabāšanos tafocenozēs un tās interpretāciju, ir svarīgi apzināties, ka arī pašā pētījuma procesā daļa informācijas var pazust neatgriezeniski. Līdzīgi arheologam, kurš izrakumu gaitā ir spiests pats iznīcināt sava pētījuma objektu (piemēram, norokot vēlāko laikmetu kultūrlāņus, lai tiktu klāt kādai senai apmetnei), arī paleontologs, pētot fosiliju sakopojumus un rūpīgi ievācot paraugus, pilnībā norok dzīvnieku apglabāšanas vietas, iznīcina tafocenozes pēdas.

Daļa informācija neatgriezeniski pazūd arī tāpēc, ka parasti uzmanības centrā atrodas atsevišķas organismu grupas, bet pārējo grupu pārstāvji var netikt pamanīti. Piemēram, mugurkaulnieku kaulu atrodņu pētījumos bieži vien netiek ņemtas vērā bezmugurkaulnieku un augu atliekas, bet, pētot makrofosilijas, tiek aizmirstas mikroskopiskās atliekas. Ļoti reti tiek meklētas baktēriju un sēņu atliekas, kaut baktērijas un sēnes arī ir svarīga organiskās pasaules sastāvdaļa un tām ir iespējas atstāt pēdas paleontoloģiskajā hronikā (Zakharov et al., 1988).

Pilnīgu un daudzpusēju atlieku analīzi ne vienmēr ir iespējams veikt tāpēc, ka tas prasa sarežģīta aprīkojuma, dārgu un laikietilpīgu metožu izmantošanu. Līdz ar to, uzsākot fosiliju sakopojumu pētījumus, ir jāatceras, ka jebkuras izolētas grupas pētījumi ir nepilnīgi, tie sniedz priekšstatu tikai par noteiktas izlases apglabāšanās īpatnībām, un ne vienmēr secinājumi, kas tiek izdarīti attiecībā uz šo izlasi, var tikt attiecināti arī uz visu paleobiocenozi. Piemēram, kādā atrodnē vienas organismu grupas pārstāvji var būt apglabāti tur, kur nomiruši un, iespējams, arī dzīvojuši, bet citas grupas pārstāvji pirms apglabāšanas, iespējams, ir tikuši transportēti diezgan lielā attālumā. Arī atrodņu tipi parasti tiek iedalīti, kā pamatu izmantojot izlasi, nevis visu fosiliju kopu.

2. Pētījuma teritorijas raksturojums

2.1. Pētītā intervāla nogulumu sastāvs un veidošanās apstākļi pēc iepriekš veikto pētījumu rezultātiem

Šajā nodaļā ir raksturota tā devona ģeoloģiskā griezuma daļa, kurā ir veikti mugurkaulnieku fosiliju sakopojumu pētījumi un kas ir saistīta ar epizodēm, kad dominēja klastiskā sedimentācija (2.1.1. attēls). Mugurkaulnieku atliekas Baltijā ir atrastas praktiski visā devona griezuma intervālā (Lyarskaya, Lukševičs, 1992), tomēr tafonomiskai izpētei pieejamās mugurkaulnieku fosilijas, kas veido sakopojumus, ir raksturīgas vidusdevona slāņkopas augšdaļai, kā arī augšdevona Franas un Famenas klastisko iežu intervāliem. Šīs griezuma daļas litoloģiskais sastāvs ir ļoti daudzveidīgs, tajā ir pārstāvēti visi galvenie Baltijas devonam raksturīgie iežu tipi, gan karbonātiskie, gan terīgēnie, gan jauktā sastāva ieži, kas liecina par daudzveidīgiem un mainīgiem sedimentācijas apstākļiem.

Pagājušā gadsimta otrajā pusē ģeologu vidū tika plaši apspriests jautājums par Baltijas devona klastiskās slāņkopas ģenēzi (Kuršs, 1975, 1992; Polivko, 1977; Lyarskaya, 1981; Narbutas, 1984). Plaša sedimentoloģisko un mineraloģisko datu analīze ir ļāvusi V. Kuršam (1992) secināt, ka agrajā un vidējā devonā, kā arī vēlā devona sākumā Galvenajā devona laukā ir pastāvējusi vienota terīgēnā materiāla plūsma no ziemeļiem uz dienvidiem, bet nogulumu ģenēze ir saistīta ar jūras baseinu seklūdēns zonu un lielo upju deltu zonām. Vidus- un vēlā devona baseins pēc V. Kurša domām ir līdzinājies mūsdienu Arafuru jūrai, kas atrodas humīdā apgabalā starp Austrālijas ziemeļu piekrasti un Jaungvinejas salu. Līdzīgi devona jūrai Baltijā, Arafuru jūras dienvidos ir novērojama izteikta klimata aridizācija, salīdzinot ar tās ziemeļu daļu, bet ūdens sāļums ir tuvs normālam pateicoties saldūdens pieplūdei, noneses apgabals – Jaungvinejas kalni – atrodas ziemeļos, bet lielākā daļa klastiskā materiāla tiek izgulsnēta pārpurvotā deltu līdzenumā.

Živetas stāvu mugurkaulnieku asociāciju pētījumos pārstāv Ērmaņu oriktocenoze Gaujas svītas nogulumos (Lyarskaya, 1981) un Lodes māla karjera mugurkaulnieku iegula Lodes svītas nogulumos (Kuršs et al., 1998, 1999; Upeniece, 1999, 2011). Gaujas svītas nogulumus veido divi galvenie iežu tipi, smilšakmeņi un aleirolīti. Smilšakmeņi ir vidēji- un smalkgraudaini, sarkanbrūni vai rūsas krāsā. Tiem ir raksturīgs muldveida slīpslāņojums, bet horizontāls slāņojums un sīks slīpslāņojums ir saistīti ar smalkgraudainiem paveidiem un ir sastopami reti. Smilšakmeņi ir cementēti ar mālainu materiālu, dzelzs hidroksīdiem un dolomītu, tajos ir daudz ieslēgumu - aleirīta saveltņu, kvarca oļu un fosforīta konkrēciju. Aleirolīti ir sarkani un raibi, ir sastopami arī karbonātus saturoši to paveidi. Gaujas svītas pamatnē iegul smilšakmeņi, augstāk parādās aleirolītu un mālu starpslāņi un lēcas, kas dominē svītas augšējā daļā, griezumiem kopumā ir raksturīga ritmiska uzbūve (Kuršs et al., 1981). Lodes svītas nogulumus Lodes māla karjerā veido sarkanu aleirolītu un pelēku smilšakmeņu slāņmija. Tiem uzguļ sarkani mālaini aleirolīti, kas satur zivju skeletus ar augstu saglabātības pakāpi. Aleirolītus, savukārt, pārsedz slīpslāņoti smilšakmeņi un pelēki māli, bet griezuma augšdaļā vietām atrodas pelēku sīkdisperso mālu bloki. Šie nogulumu ir interpretēti kā noslīdeņu depresiju aizpildījums deltas nogāzē (Kuršs, 1992; Kuršs et al., 1998, 1999).

Pēdējos gados ir veikti jauni pētījumi, kas skar vidusdevona klastisko slāņkopu un sniedz detalizētāku tās veidošanās apstākļu interpretāciju (Tovmasyan, 2004; Pontén, Plink-Björklund, 2007, 2009; Tānavsuo-Milkeviciene et al., 2009, Tānavsuo-Milkeviciene, Plink-Björklund, 2009). Saskaņā ar šo interpretāciju, Gaujas svītas nogulumu ir veidojušies plūdmaiņu ietekmētajā deltas līdzenumā, kas aizņēma visai plašu teritoriju no mūsdienu Igaunijas dienvidu daļas pāri lielākai daļai Latvijas teritorijas līdz Lietuvas ziemeļu daļai. Deltas līdzenums iesniedzās sauszemē līdz pat 250 km no tā laika krasta līnijas. Deltas

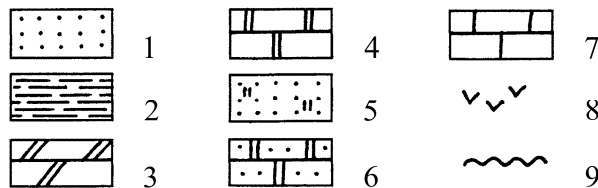
sistēma sāka veidoties vēl Narvas laikā, kad, pazeminoties jūras līmenim, klastiskā sedimentācija šajā apgabalā sāka dominēt pār karbonātu sedimentāciju (Tānavsuu-Milkeviciene et al., 2009; Tānavsuu-Milkeviciene, Plink-Björklund, 2009). Plūdmaiņu straumes ietekmēja nogulumu uzkrāšanos visā deltas līdzenumā, bet tās apakšējo daļu veidoja zemūdens plūdmaiņu sēres un plūdmaiņu ietekmēti deltas kanāli. Deltas līdzenuma augšējā daļā Gaujas laikā norisinājusies deltas kanālu progradācija. Īslaicīgi sedimentācijas pārtraukumi deltas līdzenuma augšējā daļā bija saistīti ar plūdmaiņu straumju darbību, ir bijušas arī epizodes, kad dominēja sedimentācija upes straumju ietekmē. Deltas līdzenuma apakšējā daļā plūdmaiņu straumes regulāri ietekmēja sedimentācijas gaitu, kaut arī kopumā šo gaitu kontrolēja upes straumes. Fāciju mainība Gaujas svītas griezumā ir izskaidrota ar lokālām ūdens līmeņa svārstībām baseinā, kā arī ar baseina ģeometrijas izmaiņām (Pontén, Plink-Björklund, 2007).

Gaujas svītas nogulumu ir veidojušies deltas maksimālās progradācijas laikā, savukārt, jau Gaujas laikposma beigās sākās deltas līdzenuma atkāpšanās sauszemes virzienā, deltas priekšējā daļa saruka (Pontén, Plink-Björklund, 2007). Noslīdeņu veidojumu un gravitācijas plūsmu pazīmju klātbūtne Lodes svītas nogulumos Latvijas teritorijā norāda uz nogulumu uzkrāšanos deltas nogāzē, pretstatā Igaunijā sastopamajiem analogiskā vecuma nogulumiem, kuru veidošanās, acīmredzot, ir norisinājusies deltas virsējās daļas apstākļos (Blāķe, 2012). Pēdēja laika izvērsti sedimentoloģiski pētījumi (Pontén, Plink-Björklund, 2009) ir parādījuši, ka Amatas svītas nogulumu ir veidojušies plūdmaiņu ietekmētajos estuāros, gan upes kanālos, gan plūdmaiņu ietekmētajos estuāra vaļņos jūrā. Estuāra kanālu veidotā sistēma turpinājusi atkāpties sauszemes virzienā.

20. gadsimta beigās un 21. gadsimta sākumā ir iegūti jauni un apkopoti iepriekš veikto pētījumu dati par vidējā un augšējā devona robežu un to korelāciju starp Baltijas paleobaseina nogulumiem un attiecīgo intervālu citur pasaulē. 2000. gadā ir publicēts šim jautājumam veltīts raksts (Esin et al., 2000). Austrumeiropas platformas malās (Dienvidurāli, Polijas dienvidu daļa) šajā laikā atradusies šelfa zona, kur dzīvojuši daudzveidīgi jūras organismi (goniatīti, konodonti un haizivis). Šīs platformas daļas stratigrāfiskās vienības ir viegli korelēt ar citām vietām pasaulē, izmantojot Standarta konodontu zonēšanu. Platformas vidusdaļā goniatīti un konodonti nav dzīvojuši. Šis fakts, kā arī ļoti strauja faciāla mainība laterālā virzienā stipri apgrūtina vidējā un augšējā devona robežu korelāciju Baltijā (Esin et al., 2000). Saskaņā ar Lodes svītas miosporu pētījuma rezultātiem (Mark-Kurik et al., 1999), Gaujas svītas nogulumus var korelēt ar Baltkrievijas un Maskavas baseina nogulumiem, kas satur līdzīgas mikroatliekas (Mark-Kurik et al., 1999), bet jaunākie miosporu pētījumu dati no Lodes mālu karjera (Jurina, Raskatova, 2012) parādījuši, ka robeža starp vidējo un augšējo devonu būtu jāvelk starp Gaujas un Amatas svītu.

Pretstatā vidusdevona klastiskajiem nogulumiem, augšdevonu Latvijā pārstāv Franas un Famenas stāva jauktā sastāva un karbonātiskie ieži. Šo iežu sastāvam, izplatībai, seno faunu sastāvam, kā arī dažādiem paleoģeogrāfijas aspektiem 20. gadsimta otrajā pusē ir pievērsušies V. Sorokin (Sorokin, 1967, 1978, 1981a,b u.c.), L. Savvaitova (1977) un citi pētnieki. Kaut arī karbonātu sedimentācija dominēja vēlajā devonā aptuveni 20 miljonus gadu, tomēr gan Franas, gan Famenas laikā bija vairākas klastiskās sedimentācijas epizodes. Sīkāk nekavējoties pie paleoģeogrāfiskās situācijas apraksta karbonātu sedimentācijas laikā, atzīmēsim, ka pēdējā laikā top augšdevona klastiskās slāņkopas veidošanās apstākļu detalizētāka interpretācija un agrāk iegūto datu pārinterpretācija (Lukševičs et al., 2011; Vasiļkova et al., 2012), saskaņā ar kuru nogulumu veidošanās norisinājusies plūdmaiņu ietekmētajos erozijas kanālos, kas ir interpretēti kā deltu vai estuāru veidojumi.

Sistēma	Nodaļa	Stāvs	Reģionālais stāvs	Svīta	Rida (rādītas nav visas)	Ģeoloģiskais griezumš		
						Latvijas-Lietuvas depres.	Latvijas sedliene	
devons	augšdevons	Famenas	Šķervela	Šķervela				
			Ketleru	Ketleru				
			Žagares	Žagares				
			Snīķeres	Snīķeres				
			Mūru	Tērvetes				
				Mūru				
			Akmenes	Akmenes				
			Kursas	Kursas				
			Jonišķu	Jonišķu				
		Elejas	Elejas					
		Frasnas	Amulas	Amulas				
			Stipinu	Stipinu	Bauskas r. Imulas r.			
			Pamūšas	Ogres				
			Katlešu	Katlešu				
			Daugavas	Daugavas				Kranciema rida Selgu rida Oliņkalna rida
				Dubņiku	Salaspils			
				Pļaviņu	Pļaviņu			
		Amatas	Amatas					
		D ₂	Žīvetas		Gaujas			Gaujas
					Lodes Sietiņu			



2.1.1. attēls. Žīvetas stāva augšdaļas, kā arī Franas un Famenas slāņkopas litoloģiskais sastāvs Latvijas-Lietuvas depresijā un Latvijas sedlienē (pēc Stinkulis 1998, ar autores izmaiņām)

1, smilšakmeņi; 2, māli un aleirolīti; 3, domerīti; 4, dolomīti; 5, dolomītiski smilšakmeņi; 6, smilšaini dolomīti; 7, kaļķakmeņi; 8, ģipšaini ieži; 9, pārtraukuma-izskalojuma virsma. Ar krāsu ir atzīmēti pētījumā apskatīti mugurkaulnieku atliekas saturošie intervāli

Figure 2.1.1. Lithological composition of the Upper Givetian, Frasnian and Famennian section at Latvia-Lithuania depression and Latvia saddle (after Stinkulis 1998, modified by the author)

1, sandstone; 2, clay and siltstone; 3, dolomitic marl; 4, dolomite; 5, dolomitic sandstone; 6, sandy dolomite; 7, limestone; 8, gypsum in the rocks; 9, unconformity surface. Observed intervals with vertebrate remains are coloured

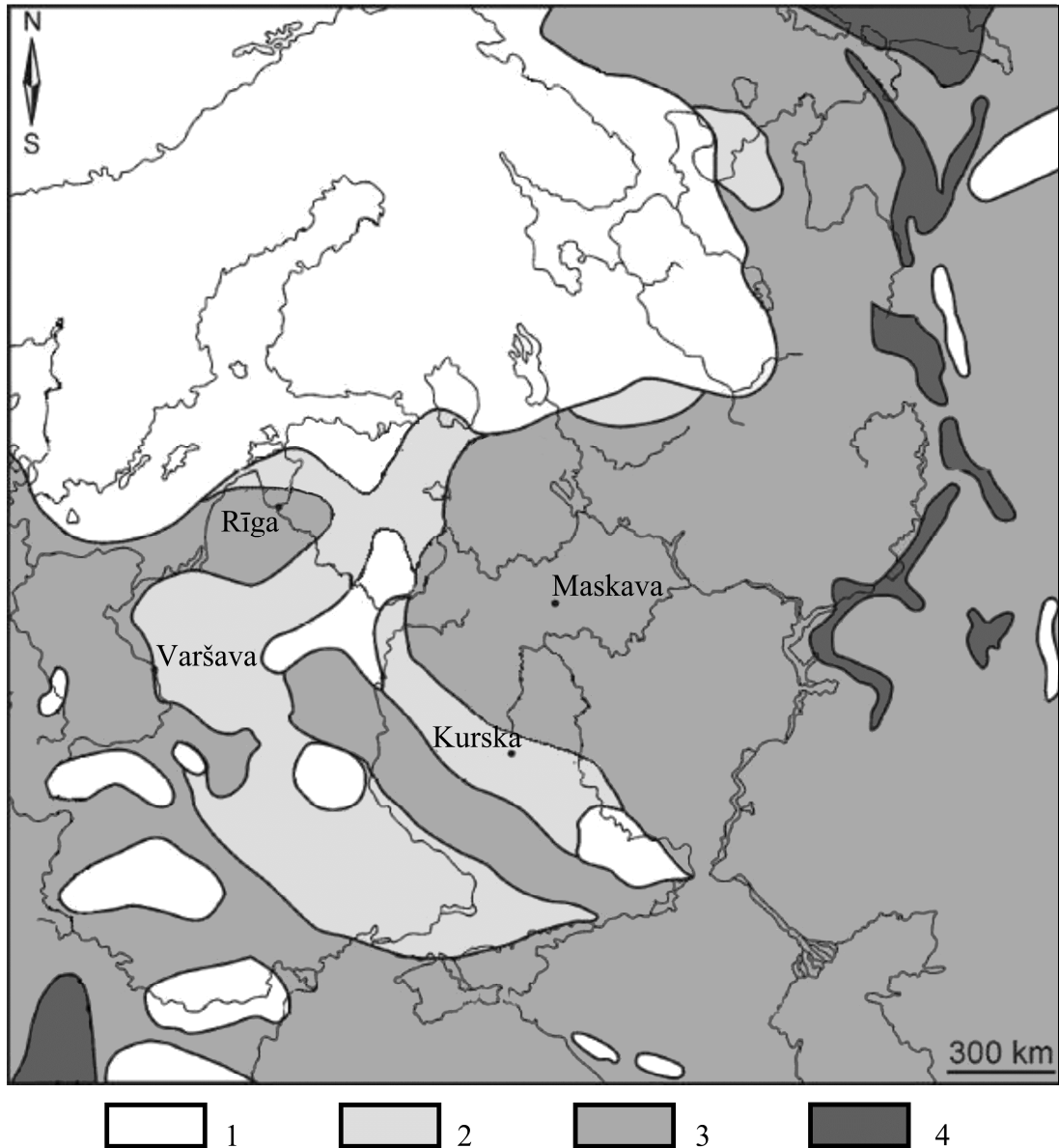
Franas stāva mugurkaulnieku asociāciju veiktajos pētījumos pārstāv Ķūķu un Pastamuižas oriktocenoze Amatas svītas nogulumos (Lyarskaya, 1981), kā arī Langsēdes oriktocenoze Ogres svītas nogulumos. Amatas svītas apakšējo daļu veido smilšakmeņi, kuriem uzguļ aleirolīti. Smilšakmeņi ir dzeltenīgi un gaiši pelēki, bieži arī sarkanbrūni, ar muldveida slīpslāņojumu, reti ar horizontālu slāņojumu. Smilšakmeņos ir ieslēgumi – aleirīta saveltņi, kvarca oļi un mugurkaulnieku fosilijas. Aleirolīti ir sarkani un raibi, karbonātiski (Kuršs et al., 1981). Pļaviņu, Salaspils, Daugavas un daļēji arī Katlešu laikā Baltijas teritorijā dominēja karbonātu sedimentācija (Sorokin, 1981a), kas ir norisinājusies gan seklas, gan dziļākas jūras apstākļos (2.1.2. attēls), bet teritorijas ziemeļos ir valdījuši sauszemes apstākļi. Pļaviņu svītas ieži Latvijas sedlienē ir dolomīti, mālaini dolomīti un dolomītmerģeļi, Latvijas-Lietuvas depresijā – dolomītmerģeļi un dolomīti. Salaspils laika sākumā ir uzkrājušies mālaini karbonātiski nogulumi, bet vēlāk arī ģipši. Daugavas svītai raksturīgi ieži Latvijas sedlienē ir dolomīti, Latvijas-Lietuvas depresijā arī mālaini karbonātiski ieži un ģipši. Katlešu svītu veido jauktā sastāva ieži – māli un dolomītmerģeļi ar aleirolītu, dolomītu un smilšakmeņu starpslāņiem.

Franas laikmeta beigās sedimentācijas baseins atradās Latvijas-Lietuvas depresijā. Ogres laikposms iezīmē klastiskās sedimentācijas epizodi Baltijas teritorijā. Ogres svīta sastāv no smilšakmeņiem, aleirolītiem, domerītiem, dolomītiem un ģipšdolomītiem. Tās sastāvā tiek izdalīta Lielvārdes, Rembates un Suntažu rida. Lielvārdes rida sastāv no smilšakmeņiem, māliem, domerītiem, aleirolītiem, dolomītiem un ģipšdolomītiem. Te sastopamās mugurkaulnieku atliekas veido sakopojumus, tā saucamās „zivju brekčijas”. Rembates rida sastāv no slīpslāņotiem kvarca-laukšpatu smilšakmeņiem ar augstu vizlas saturu un kalcīta cementu, kas ritmiski mijas ar māliem, aleirolītiem un domerītiem. Latvijas dienvidrietumos smilšakmeņus vietām nomaina smilšainie dolomīti. Suntažu ridas nogulumos veido māli un domerīti ar aleirolītu un smilšakmeņu starpkārtām (Sorokin, 1981). Ogres svītai raksturīgas mugurkaulnieku fosilijas pieder *Psammosteus falcatus* un *Bothriolepis maxima* biozonai, kas atbilst *rhenana* konodontu zonai Austrumeiropas platformas malās (Esin et al., 2000). Ogres svītas nogulumos ir atrasti arī reti lingulīdu brahiopodi un konhostraki (Sorokin, 1981c). Saskaņā ar raksturojumu, kuru ir sniedzis V. Sorokins (Sorokin, 1978; Sorokins, 1997), Ogres svītas nogulumi ir visai plaši interpretēti kā uzkrājušies seklūdens zonā zemūdens deltās un lagūnās ar pazeminātu ūdens sāļumu.

Stipinu svītas nogulumi ir izplatīti galvenokārt Latvijas rietumu daļā, tos veido karbonātiski jūras nogulumi - dolomīti, domerīti ar smilšakmeņu, aleirolītu, mālu un ģipšu starpkārtām. Svīta tiek iedalīta divās ridās, tās apakšējo daļu, Imulas ridu, veido dolomītu, mālainu dolomītu un domerītu, bet dažviet arī mālu, slāņmija. Svītas augšdaļa, kuru veido Bauskas rida, sastāv no dolomītiem ar retiem domerītu starpslāņiem. Stipinu svītas mālainajos un smilšaini karbonātiskajos nogulumos ir sastopamas ostrakodu, lingulīdu un zivju atliekas, kas gan sakopojumus neveido (Sorokin, 1981d). Amulas svītas izplatības laukums ir ierobežots ar Latvijas dienvidrietumu daļu. Starp nogulumiem dominē smilšakmeņi, aleirolīti, māli, dolomīti un domerīti ar ģipša lēcām un starpkārtām. Amulas svītai ir raksturīgs bagātīgs sporu komplekss. Bez mugurkaulnieku faunu pārstāv lingulīdu brahiopodi, ir atrastas arī samērā retas mugurkaulnieku (zivju) atliekas (Sorokin, 1981e).

Famenas laikmetā, tāpat, kā Franas laikmeta beigās, sedimentācijas baseins atradās Latvijas-Lietuvas depresijā. Elejas, Jonišķu, Kursas un Akmenes laikā Baltijā dominēja karbonātu sedimentācija, savukārt Mūru laikā uzkrājās smilšaini nogulumi, mālaini aleirolīti un māli (Savvaitova, 1977). Famenas stāva mugurkaulnieku sakopojumi, kas ir veidojušies terīgēnajos nogulumos, ir pārstāvēti Tērvetes un Ketleru svītas atrodnēs. Tērvetes svītas stratigrāfiskā pozīcija, izplatība un vecums Baltijā ir diskusiju objekts. Tērvetes svītu ir nodalījusi L.Savvaitova 1967. gadā (Savvaitova, 1977), tajā iekļaujot

Svētes svītas apakšējās daļas smilšainos nogulumus. Svētes svītu starp Mūru svītas smilšakmeņiem un Žagares svītas dolomītiem ir nodalījis P. Liepiņš (1959).



2.1.2. . attēls. Paleogeogrāfiskā situācija Austrumeiropas platformā Franas laikmeta beigās (pēc Lebedev et al., 2010, Lukševičs et al., 2011)

1 – sauszeme; 2 – seklas jūras apstākļi; 3 – dziļākas jūras apstākļi; 4 - okeāns

Figure 2.1.2. . Palaeogeographic situation at the East-European platform at the end of the Frasnian (after Lebedev et al., 2010, Lukševičs et al., 2011)

1 – ancient landmass; 2 – shallow sea; 3 – deeper sea; 4 - ocean

Vēlāk atlikusī Svētes svītas augšējā daļa tika nosaukta par Sniķeres svītu sakarā ar to, ka nosaukums „Svētes svīta” izrādījās aizņemts (Savvaitova, 1981). Famenas stāva vidusdaļas galvenokārt klastisko nogulumu specifiskais sastāvs un uzbūve ir bijuši par pamatu tam, lai Mūru svītai piešķirtu reģionālā stāva statusu (Savvaitova, 1977, 1981); Tērvete svīta tika uzskatīta par atbilstošu Tērvetes reģionālajam stāvam (Savvaitova, 1977), apvienota ar Sniķeres svītu, veidojot Švētes reģionālo stāvu (Savvaitova, 1981), vai apvienota ar Mūru svītu, veidojot paplašinātu Mūru reģionālo stāvu (Gailīte et al., 2000). Tērvetes un Sniķeres svītas Latvijā atbilst Švētes svītai Lietuvā (Žeiba, 1981). Līdzīgs mugurkaulnieku asociācijas sastāvs un ierobežota tipisko Tērvetes svītas nogulumu

izplatība, līdzīgs Mūru un Tērvetes svītas smilšaino nogulumu sastāvs un cikliska griezuma uzbūve ļauj secināt, ka L. Savvaitovai bija taisnība un šīs divas litostratigrāfiskās vienības būtu jāapvieno vienā reģionālajā stāvā. Sakarā ar to, ka apzīmējums „Mūru reģionālais stāvs” jau ir aizņemts un stratigrāfiski atbilst Mūru svītas apjomam, L. Savvaitova ir piedāvājusi izmantot nosaukumu „Spārnenes reģionālais stāvs” (Lukševičs et al., 1999) un nodalīt to apjomā, kas atbilst Mūru un Tērvetes svītām un Švētes svītas apakšējai daļai. Tikai ierobežota konodontu asociācija no Švētes svītas nogulumiem Lietuvā ļauj korelēt Sņiķeres svītu ar *postera* zonu (vidējā – apakšējā *styriacus* zona; Žeiba, Valiukevičius, 1972). Pēc urbumu datiem (Savvaitova, 1981) Tērvetes svītā var izdalīt trīs litoloģiski atšķirīgas slāņkopas. Apakšējo un augšējo slāņkopu veido dzeltenīgi un zaļganpelēki nevienmērīgi cementēti smilšakmeņi ar kalcīta un dolomīta cementu un ar smilšaini aleirītiskām un smilšaini mālainām starpkārtām, kuras satur mugurkaulnieku kaulu fragmentus, lielas horizontālas un sīkas vertikālas organismu ejas; savukārt svītas vidusdaļā šādu smilšaini mālainu un smilšaini aleirītisku fosilijas saturošu starpkārtu nav. Stratotipiskā griezuma rajonā atsedzas ritmiska smilšakmeņu, dolomītmerģeļu un aleirolītu slāņmija. Smilšakmeņi ir balti un iesārti, ļoti smalkgraudaini un smalkgraudaini ar izteiktām slīpslāņotām sērijām. Tērvetes svītas nogulumos ir atrastas mieturaļģu atliekas un retas pēdu fosilijas, kuras N. Delle (1937) ir noteicis kā *Rhizocorallium devonicum*. Tradicionāli uzskatīts, ka Tērvetes laikā sedimentācija ir norisinājusies seklā ierobežotā baseinā (jūrā) ar pazeminātu ūdens sāļumu (Savvaitova, 1998). Tomēr ziņas par jebkādiem tiešiem pazemināta sāļuma indikatoriem nav sniegtas. Jaunākie pētījumi liecina par to, ka mieturaļģes nevar uzskatīt par tādu indikatoru, jo devona sugas spēja dzīvot plašāka ūdens sāļuma diapazonā salīdzinot ar mūsdienu sugām (Georgescu, Braun, 2006). *Rhizocorallium* pēdu fosilijas, kā tas izriet no pētījuma apakšējā triasa nogulumos Špicbergenā, parasti ir saistītas ar vētru veidotiem aleirolītu un smilšakmeņu slāņiem piekrastes zonā (Worsley, Mørk, 2001).

Sņiķeres un Žagares laikā Baltijā dominēja karbonātu sedimentācija, kas nesekmēja mugurkaulnieku fosiliju sakopojumu veidošanos. Ketleru laikā baseins regresēja, un nekur Baltijā vairs neuzkrājās normāla sāļuma jūras karbonātiskās nogulas. Ketleru svītu veido smilšakmeņi, māli un dolomītmerģeļi, kas uzguļ Žagares svītas karbonātiskiem nogulumiem; tās sastāvā ir trīs ridas – Nīgrandes, Pavāru un Varkaļu rida, kuras savā starpā ir atdalītas ar erozijas virsmām (Lyarskaya, Savvaitova, 1974). Nīgrandes ridu veido malaini karbonātiski nogulumi, zaļgani pelēki un brūngani dolomītmerģeļi ar nelielu aleirītu saturu un ar plānām dolomīta un māla starpkārtām, tiem uzguļ Pavāru ridas vāji konsolidēti smilšakmeņi, kuros ir atrastas bagātīgas zivju un tetrapodu atliekas; ridas augšdaļā ir vērojama mālu, mālainu aleirolītu, dolomītmerģeļu un kvarcītisku smilšakmeņu slāņmija. Varkaļu ridas apakšējo daļu veido gaiši zaļganpelēki ļoti smalkgraudaini un smalkgraudaini vāji konsolidēti smilšakmeņi, vietām ar palielinātu vizlas saturu. Tiem uzguļ Šķerveļa svītas smilšainie, karbonātiskie un mālainie nogulumi, kas veidojušies gan norobežotā baseina, gan tuksnesim līdzīgos apstākļos (Savvaitova, 1977, Stinkulis, 2004).

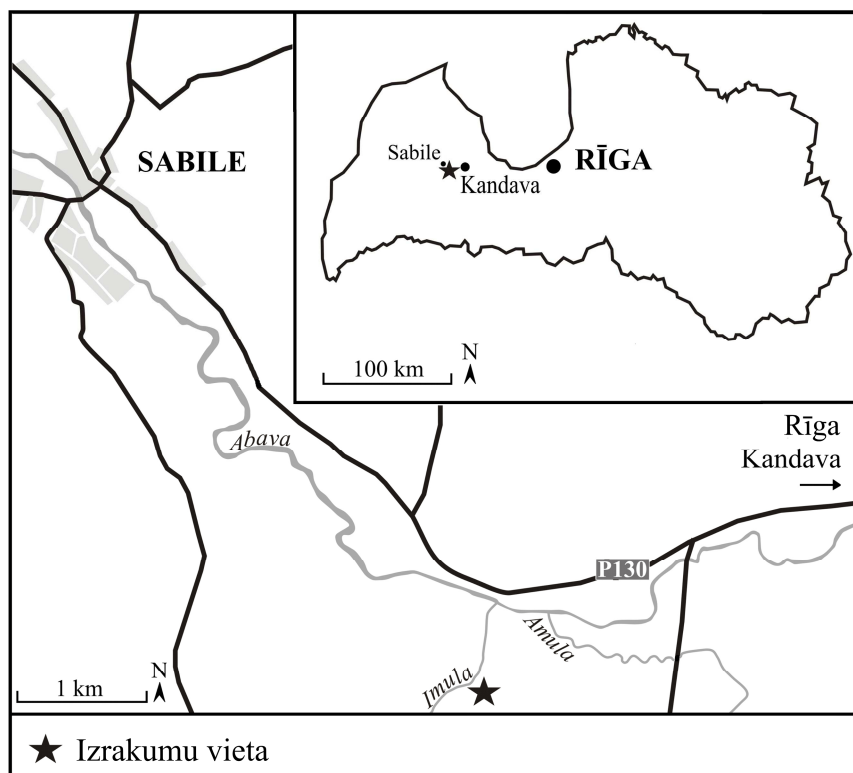
Ārpus Baltijas teritorijas, mūsdienu Dienvidu Timana teritorijā sedimentācijas apstākļi devona periodā ir bijuši visai atšķirīgi. Vēlajā Franā un agrajā Famenā nogulumu uzkrāšanās te ir saistīta ar barjeru rifa pastāvēšanu. Dienvidu Timans ietilpst Timana grēdā un veido daļu no Pečoras tektoniskās plātnes, kas atrodas Eiropas platformas ziemeļaustrumos. Sosnogorskā svītas karbonātiskajos nogulumos ir atrodamas bagātīgas mugurkaulnieku fosilijas, kas veido sakopojumus un kuru apglabāšanās īpatnības ir salīdzinātas ar Baltijas teritorijai raksturīgām mugurkaulnieku fosiliju apglabāšanās un sakopojumu veidošanās īpatnībām.

Sosnogorskā svītu Dienvidu Timana Famenas ģeoloģiskajā griezumā ir piedāvājis nodalīt P. Beznosovs 2009. gadā Ižmas svītas apakšējās pasvītas apjomā

(Beznosov, 2009), pamatojot šo nepieciešamību ar nogulumu faciālās piederības atšķirībām. Svītas stratotipiskais griezumā atrodas Ižmas upes labā krasta atsegumā Nr. 20, pretī Sosnogorskas pilsētai, tās vecums ir noteikts pēc gliemeņvēžu kompleksiem un pēc miosporām, un atbilst Volgogradas reģionālajam stāvam Centrālajā devona laukā (Rzhonsnitskaya, Kulikova, 1990). Galvenā devona lauka teritorijā šie nogulumu būtu jākorēlē ar Elejas reģionālā stāva nogulumiem, un, iespējams, ar Amulas RS augšējo daļu. Svītas nogulumus veido kaļķakmeņi, dolomitizēti kaļķakmeņi un dolomīti, kas mijas ar merģeļiem un māliem. Svītai ir lēcveida forma, tās izplatības apgabals no austrumiem ir ierobežots ar Franas laikmeta beigās izveidojušos rifa zonu.

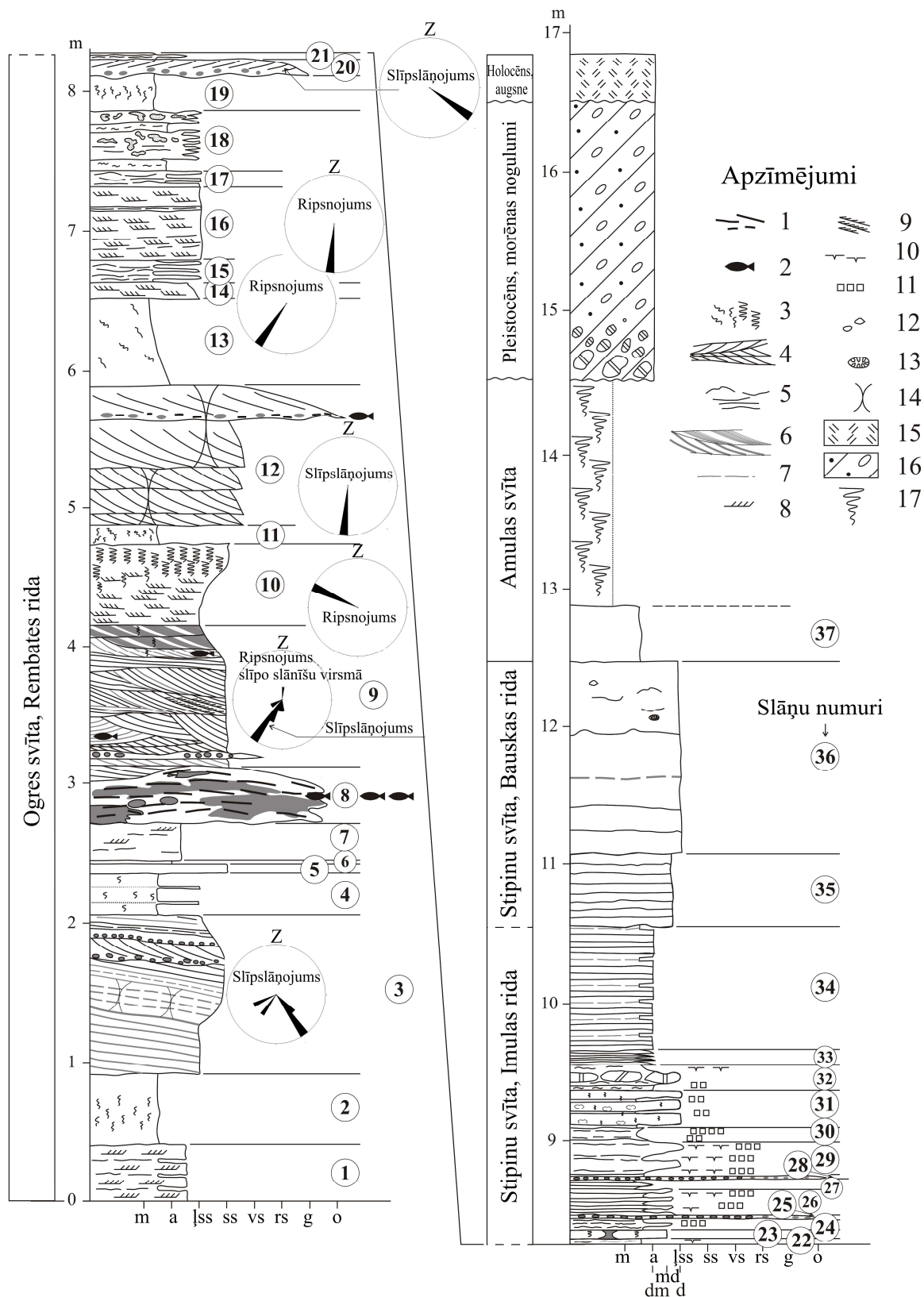
2.2. Pētījuma objektu vispārējs raksturojums, ģeoloģiskais griezumā un tā interpretācija

Langsēdes atsegums atrodas Imulas labajā krastā 640 m augšpus tās ietekai Abavā (2.2.1. attēls), tikai dažus kilometrus uz rietumiem no Velna alas, kur ir atrasts tetrapoda *Obruchevichthys* holotips (Vorobyeva, 1977). Langsēdes klintīs, kurām ir piešķirts ģeoloģiskā un ģeomorfoloģiskā dabas pieminekļa statuss, atsedzas Ogres, Stipinu un Amulas svītas nogulumu. Kaut arī mugurkaulnieku atliekas Langsēdes atsegumā ir atrastas četros smilšakmens slāņos, detalizēti pētīts tikai viens no tiem, 8. slānis (2.2.2. attēls), kura ietvaros arī ir norisinājušies izrakumi.



2.2.1. attēls. Izrakumu norises vieta Ogres, Stipinu un Amulas svītas atsegumā Imulas labajā krastā Langsēdes klintīs (pēc Lukševičs et al., 2011)

Figure 2.2.1. Excavation area at the outcrop of the Ogre, Stipinai and Amula formations at the right bank of Imula river, Langsēde cliff (after Lukševičs et al., 2011)



2.2.2. attēls. Ogres, Stipinu un Amulas svītu ģeoloģiskais griezumā Langsēdes atsegumā (pēc Lukševičs et al., 2011)

Klastisko nogulumu graudu izmēri: m, māls; a, aleirīts; ļss, ļoti smalkgraudaina smiltis; ss, smalkgraudaina smiltis; vs, vidējgraudaina smiltis; rs, rupjgraudaina smiltis; g, grants; o, oļi. Mālaini karbonātisko nogulumiežu tipi: dm, dolomītmerģelis; md, mālainis dolomīts; d, dolomīts. Numuri: 1, mugurkaulnieku atliekas un to izvietojums; 2, ģeoloģiskā griezumā intervāli, kur ir mugurkaulnieku atliekas; 3, organismu ejas un to

orientācija; 4, slīpslāņojums; 5, dažādas tekstūras; 6, māla un vizlas kārtiņas uz slīpajiem slāņiem; 7, māla starpkārtas; 8, straumju ripsnojums; 9, ripsnojums uz slīpajiem slāņiem; 10, žūšanas plaisas; 11, halīta gliptomorfozes un pseidomorfozes; 12, tukšas kavernas; 13, ar sekundāro calcītu aizpildītas kavernas; 14, karbonātu cements smilšakmeņos; 15, augsne; 16, morēnas nogulumi; 17, nobirums.

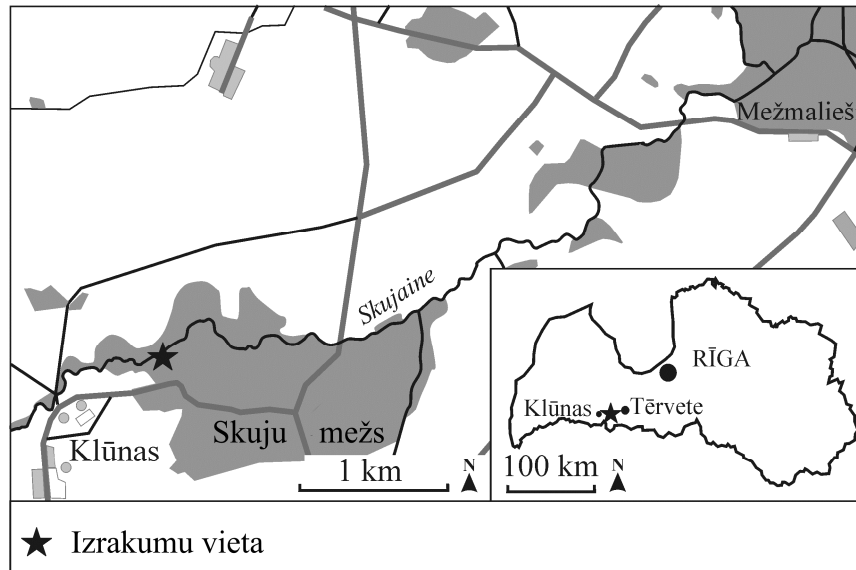
Figure 2.2.2. Lithological section of the Ogre, Stipinai and Amula formations at the Langsēde outcrop (after Lukševičs et al., 2011)

Grain-size of siliciclastics: c, clay; s, silt; vfs, very fine sand; fs, fine sand; ms, medium-grained sand; cs, coarse sand; g, gravel; p, pebbles. Types of clayey-carbonate deposits: dm, dolo-mitic marl; cd, clayey dolomite; d, dolomite. Numbers: 1, vertebrate fossils and their location; 2, intervals of geological sequence where vertebrates are present; 3, burrows and their orientation; 4, cross-stratification; 5, various structures; 6, clay and mica drapes on cross-laminae; 7, clay interlayers; 8, current ripples; 9, ripples on cross-laminae; 10, carbonate cement in the sandstones; 11, halite pseudomorphs and glyptomorphs; 12, empty vugs; 13, vugs filled with secondary calcite; 14, carbonate cement in sandstones; 15, soil; 16, till deposits; 17, scree.

Saskaņā ar sedimentoloģiskās analīzes datiem, kas ir iegūti, izmantojot 2009. gada izrakumu materiālu (Lukševičs et al., 2011), Ogres laikā apskatītajā teritorijā smilšainie nogulumi uzkrājušies ūdens straumju ietekmē, bet mālaino un aleirītisko daļiņu izgulsnēšanās norisinājusies mierīga ūdens epizodēs. Slīpslāņojuma elementu mērījumu rezultāti klastiskajā slāņkopā (n=24) rāda, ka dominējošās straumes ir plūdušas uz DDR. Liecības, kas sniedz detalizētāku priekšstatu par paleovides raksturu, ir atrodamas Ogres svītas griezuma vidusdaļā (8.-10. slānis, slāņu numerāciju skat. 2.2.2. attēlā), kas tika interpretēta kā plūdmaiņu ietekmēts erozijas kanāls.

Mugurkaulnieku atliekas saturošais 8. slānis ieguļ kanāla pamatnē, bet uzguloša slīpslāņoto smilšakmeņu sērija, acīmredzot, ir izveidojusies, šim kanālam pakāpeniski aizpildoties. Slīpslāņoto sēriju biezums samazinās virzienā uz augšu, kas norāda uz to, ka kanāls ir pakāpeniski kļuvis seklāks. Kāpjošs ripsnojums slīpo slānīšu virsmā krīt ziemeļu virzienā, pretēji slīpslāņojuma krituma virzienam. Šī pazīme kopā ar māla kārtiņām uz slīpo slānīšu virsmas liecina par plūdmaiņu ietekmi uz sedimentāciju. Tas papildina iepriekšējo pētījumu datus, kuros ir pierādīta plūdmaiņu ietekme uz sedimentāciju Baltijas paleobasēnā vidusdevonā un pārejas posmā starp vidējo un vēlo devonu. (Pontén, Plink-Björklund, 2007; Tānavsuu-Milkeviciene, Plink-Björklund, 2009). Precīzāka Ogres svītas nogulumu veidošanos ietekmējošo procesu interpretācija prasa detalizētāku fāciju analīzi, izmantojot secību stratigrāfijas metodes un piesaistot datus no citiem apgabaliem.

Klūnu atsegums ir augšdevona Famenas stāva Tērvetes svītas stratotips. Tas atrodas Skujaines upes labajā krastā, lejpus Klūnām (2.2.3. attēls). Dažus simtus metru lejpus tā izrakumi ir veikti 1983.-1998. gados, kā arī 2009. un 2010. gada vasarā (Lukševičs, 1986, 1992a; Zupiņš et al., 2010, Vasiļkova et al., 2012). Mugurkaulnieku atliekas Klūnu atrodnē veido trīs pēc tafonomiskām pazīmēm atšķirīgus sakopojumus. Tērvetes svītas ģeoloģiskajā griezumā ir izdalīti četri slāņi (2.2.4. attēls; Vasiļkova et al., 2012), bet mugurkaulnieku fosiliju sakopojumi ir atrasti tikai pirmajā un otrajā slānī. Pirmais slānis ir 0,5-1,4 m biezs, to veido smalkgraudaini vāji cementēti slīpslāņoti smilšakmeņi ar māla kārtiņām uz slīpo slānīšu virsmas. Atseguma dienvidu daļā pirmajā slānī iekļauts mugurkaulnieku atliekas saturošs konglomerāts, kura robežās ir izdalīta pirmā oriktocenoze (skat. 2.2.4. attēlu). Fosilijas pirmajā oriktocenozē ieguļ kompakti, tās ir lielas plātnes, artikulētas skeleta daļas un daivspurzivju zvīņu sakopojumi, kā arī plātņu fragmenti. Spriežot pēc iepriekšējo gadu izrakumu datiem (Vasiļkova et al., 2012), pirmā oriktocenoze ir atrodama lielā lēcā, kuras maksimālais biezums ir ap 15 cm atseguma ziemeļu daļā, bet dienvidu virzienā tas samazinās līdz dažiem centimetriem. Konglomerāta slānī ir redzamas izteiktas pēcsedimentācijas deformāciju pazīmes, atsegumu dienvidu daļā fosilijas ir izvietotas paralēli deformāciju tekstūrām, vietām pat subvertikāli (Vasiļkova et al., 2012).



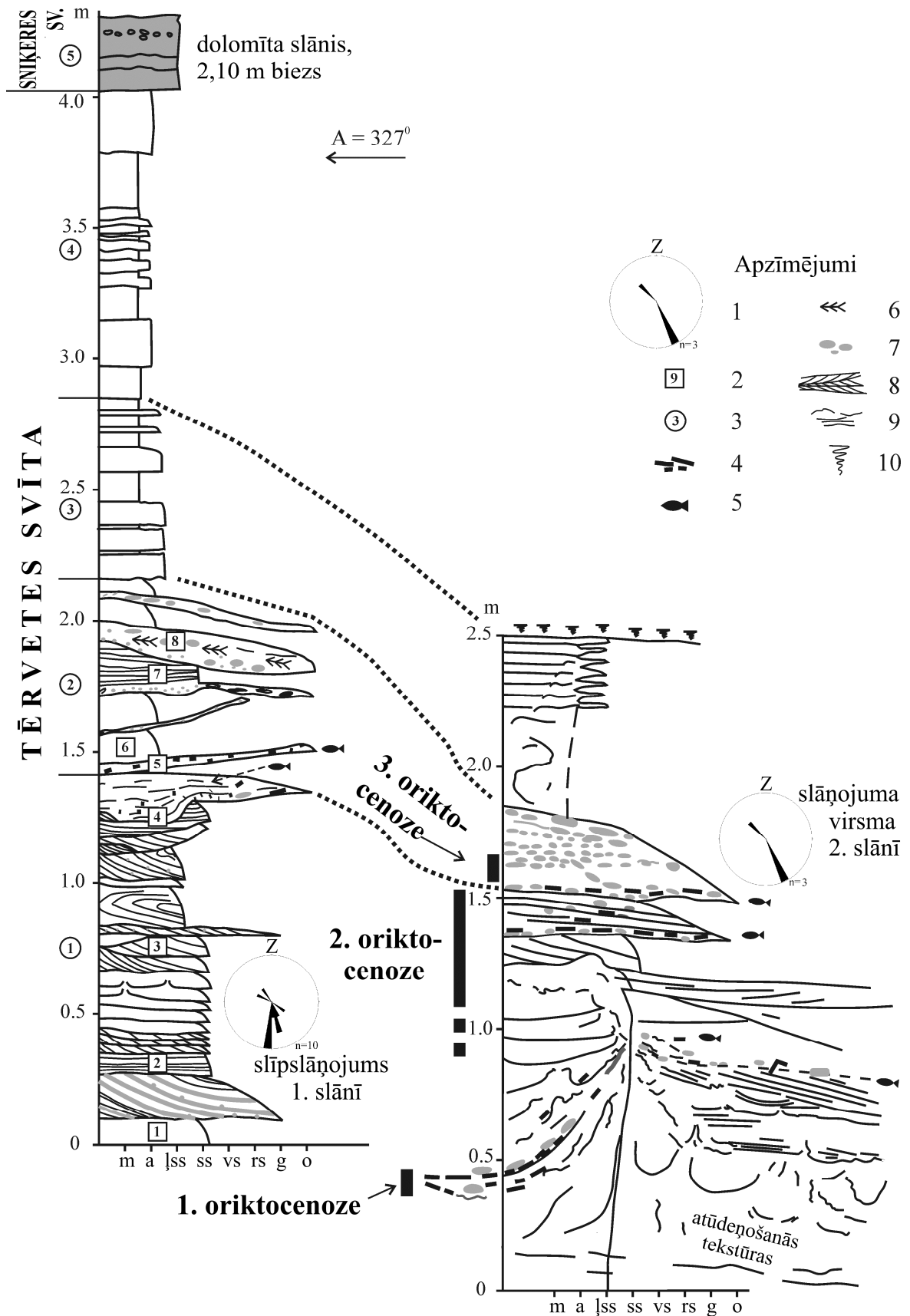
2.2.3. attēls. Izrakumu norises vieta Tērvetes svītas atsegumā Skujaines upes labajā krastā lejpus Klūnām (pēc Vasiļkova et al., 2012)

Figure 2.2.3. Excavation area at the outcrop of the Tērvete Formation at the right bank of Skujaine river downstream the Klūnas hamlet (after Vasiļkova et al., 2012)

Mugurkaulnieku fosilijas ir atrastas arī virs konglomerāta, praktiski visā slāņa augšējās daļas biežumā, bet to koncentrācija atkal ievērojami pieaug slāņa augšējās robežas tiešā tuvumā. Šeit fosilijas ir iekļautas slīpslāņotajos smilšakmeņos ar māla saveltņiem. Šīs fosiliju kopas ietvaros ir izdalīta otrā oriktocenoze (skat. 2.2.4. attēlu), kas satur nelielas plātnes, zvīņas un to fragmentus. Otrās oriktocenozes mugurkaulnieku atliekas neveido kompakts sakopojumus, tās pārsvarā iegūļ paralēli slīpo slānīšu virsmi, kas norāda uz kaulu aprakšanu zemūdens grēdu veidošanās procesā.

Trešās oriktocenozes mugurkaulnieku atliekas ir atrodamas otrā slāņa apakšējā daļā (skat. 2.2.4. attēlu). Slāņa uzbūve ir visai sarežģīta, atseguma ziemeļu daļā to veido konglomerāta un aleirolītu slāņmija, bet dienvidu daļā – gandrīz tīrs smalkraudains smilšakmens ar māla saveltņiem un mugurkaulnieku atliekām. Trešā oriktocenoze ietilpst otrā slāņa pamatnē esošajā iekšformācijas konglomerātā un ietver sevī vidēji lielas plātnes un skeleta elementu fragmentus.

Tērvetes svītas ģeoloģiskā griezumā sedimentoloģiskā analīze Klūnu atsegumā (Vasiļkova et al., 2012) rāda, ka nogulumi ir veidojušies fluviālo un plūdmaiņu procesu ietekmē. Pirmā slāņa (slāņu numerāciju skat. šajā darbā 2.2.4. attēlā) veidošanās laikā smiltis uzkrājās zemūdens grēdās, kuras migrēja uz leju pa straumi dienvidu virzienā. Erozijs kanāli, kurus iezīmē konglomerāts ar māla saveltņiem un mugurkaulnieku atliekām, attīstījās vismaz divās epizodēs. Otrā slāņa konglomerāts arī satur māla saveltņus un mugurkaulnieku atliekas un iezīmē lielākā erozijs kanāla pamatni. Šis erozijs kanāls, visticamāk, ir aizpildīts ar mālainu materiālu, kas nāk no trešā slāņa. Pirmā slāņa veidošanās laikā aprēķinātais ūdens dziļums (pēc slīpslāņoto sēriju biežumiem) ir ap 2,5-4 m. Par plūdmaiņu procesu ietekmi liecina māla un vizlu kārtiņas uz smilšakmeņu slīpo slānīšu virsmas pirmajā slānī, kā arī smiltis un aleirīta starpkārtas trešā slāņa mālainajos nogulumos.



2.2.4. attēls. Tērvetes svītas ģeoloģiskais griezumā Klūnu atsegumā (pēc Vasiļkova et al., 2012)

Klastisko nogulumu graudu izmēri: m, māls; a, aleirīts; ļss, ļoti smalkgraudaina smiltis; ss, smalkgraudaina smiltis; vs, vidējgraudaina smiltis; rs, rupjgraudaina smiltis; g, grants; o, oļi. 1, rozēs diagrammas, kas rāda

slīpslāņojuma krituma azimutu 1. slānī (n=10) un slāņojuma virsmas krituma azimutu 2. slānī (n=3); 2, paraugu ņemšanas vietas; 3, slāņu numuri; mugurkaulnieku atliekas un to izvietojums; 5, ģeoloģiskā griezumā intervāli, kur ir atrastas mugurkaulnieku atliekas; 6, augu atliekas; 7, māla saveltņi; 8, slīpslāņojums; 9, dažādas sedimentogēnās tekstūras un pēcsedimentācijas deformācijas; 10, nobiras

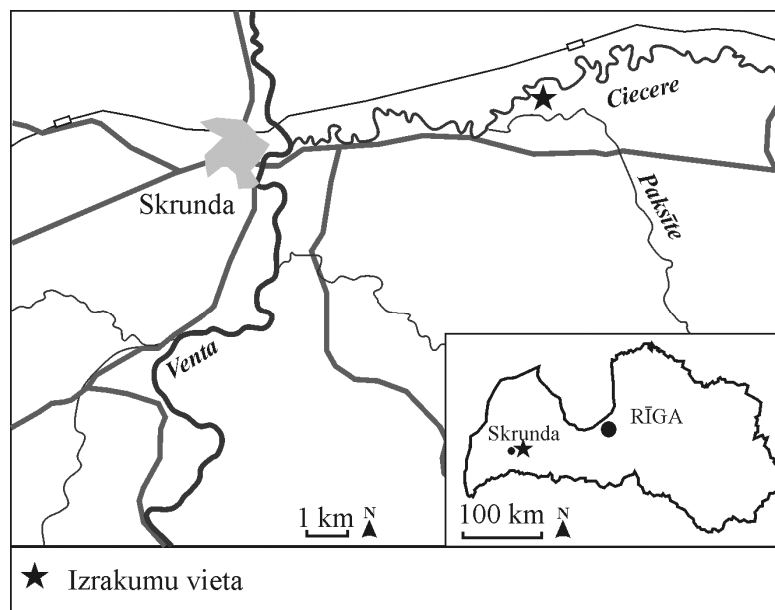
Figure 2.2.4. Geological section of the Klūnas outcrop, the Tērvete Formation (after Vasiļkova et al., 2012)

Grain size of siliciclastics: c, clay; s, silt; vfs, very fine-grained sand; fs, fine-grained sand; ms, medium-grained sand; cs, coarse-grained sand; g, gravel; p, pebbles. 1, roze diagrams, showing the cross-stratification dip azimuth for bed 1 (n=10) and bedding surface dip azimuth for bed 2 (n=3); 2, sampling site; 3, bed number; 4, vertebrate remains and their position; 5, intervals of the geological section, where vertebrate remains have been found; 6, plant remains; 7, clay clasts; 8, cross-stratification; 9, various sedimentary structures, and post-depositional deformations; 10, talus

Sauszemes augu (iespējams, trimerofītu) atliekas, kuriem, domājams, bija salīdzinoši neliels blīvums un laba peldētspēja, visticamāk baseinā ir ienestas ar upes straumi un tādējādi ir transportētas lielākā attālumā, nekā zivju atliekas. Augu audi iegrimst ūdenī tikai tad, kad piesūcas ar ūdeni. Vētru ietekmē šis process var norisināties daudz straujāk (Nichols, 1999). Tas fakts, ka augu makroatliekas ir atrastas vienā slānī ar pēdu fosilijām, arī norāda uz iespējamu vētru ietekmi uz augu atlieku sakopojumu veidošanos seklūdēns zonā, bet, lai labāk izprastu augu detrita apglabāšanas un transportēšanas likumsakarības, būtu nepieciešams veikt detalizētus pētījumus. Plūdmaiņu procesu pazīmes norāda uz to, ka nogulumi ir veidojušies deltas vai estuāra apstākļos. Ar šo pieņēmumu nav pretrunā arī augu makroatlieku, mieturaļģu oogoniju un pēdu fosiliju klātbūtne iežos. Detalizētāku Tērvetes svītas nogulumu uzkrāšanās interpretāciju Klūnu atsegumā apgrūtina pēcsedimentācijas deformācijas.

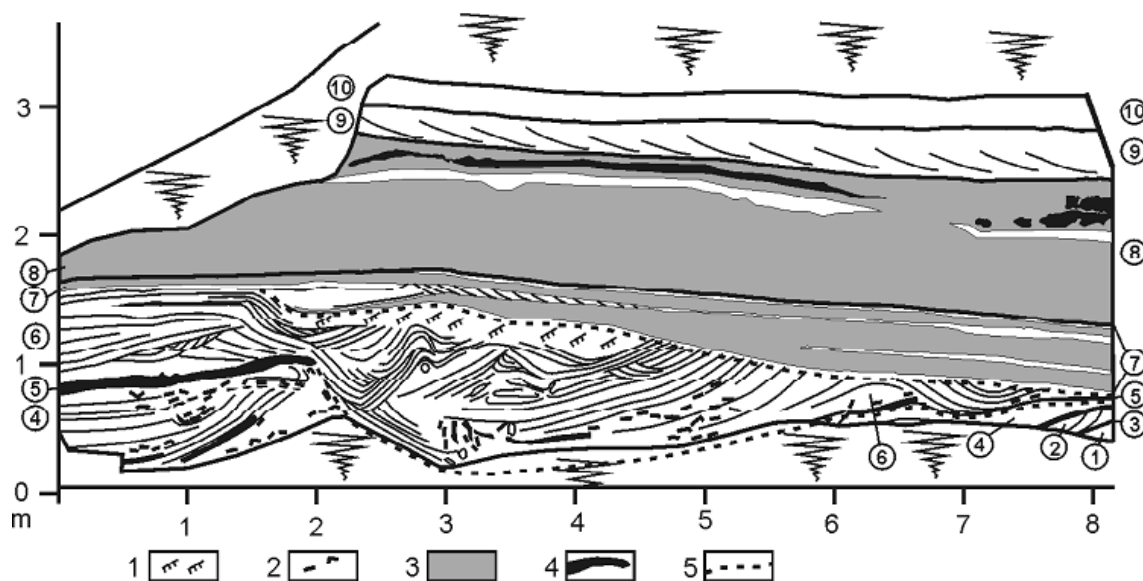
Cieceres (Pavāru) oriktocenoze Ketleru svītas Pavāru ridas nogulumos atrodas Skujaines upes kreisajā krastā, pretī bijušajām Pavāru mājām (2.2.5. attēls). Pavāru ridas nogulumu detalizēta sedimentoloģiskā izpēte Cieceres fosiliju atrodnē (Lukševičs, Zupiņš, 2004) rāda, ka griezumā dominē ļoti smalkgraudaini līdz smalkgraudaini gandrīz nekonsolidēti kvarca smilšakmeņi. Griezumā apakšējā daļā ir atrodami smalkgraudaini smilšakmeņi (1., 2., 4. slāņi, 2.2.6. attēls), bet zem 6. slāņa ir izsekota erozijas virsma, kas ir interpretēta kā aptuveni 0,5 m dziļa un vismaz 8 m plata erozijas kanāla pamatne. Saskaņā ar slīpslāņojuma elementu mērījumu datiem, šo kanālu izveidojušās straumes ir plūdušas no ZZA uz DDR. Granulometriskās analīzes rezultāti liecina par to, ka erozijas kanāla apakšējā daļa (6. slānis) ir aizpildīta ar labi šķīrotām smalkgraudainām smiltīm, bet tā augšdaļā aizpildošais materiāls ir aleirītisks un ne tik labi šķīrots. Mugurkaulnieku fosilijas nogulumos ir izplatītas nevienmērīgi, tās veido sakopojumus galvenokārt erozijas kanāla pamatnē, kā arī zem plāna māla slāņa (5. slānis), kas paguļ erozijas virsmai. Slīpslāņojuma elementu mērījumi erozijas kanāla aizpildījumā rāda orientāciju, kas ir gandrīz perpendikulāra erozijas kanāla asij, kas parasti tiek izskaidrots ar plūdmaiņu strauņu ietekmi uz sedimentāciju (Reineck, Singh, 1980).

Vēl viena erozijas virsma (zem 7. slāņa), kas, acīmredzot, norāda uz cita erozijas kanāla pastāvēšanu, griezumā atrodas virs mugurkaulnieku atliekas saturošas slāņkopas. Saskaņā ar granulometriskās analīzes rezultātiem, nogulumi, kas veido 7. un 8. slāni - zaļgani mālaini aleirolīti, ļoti smalkgraudaini smilšakmeņi un smilšaini mālaini aleirolīti - ir uzkrājušies mierīga ūdens apstākļos, bet tiem uzgulošie balti vidēji labi šķīroti smalkgraudaini un ļoti smalkgraudaini smilšakmeņi, kas veido griezumā augšējo daļu (9. un 10. slāni) varētu būt izgulsnējušies vāju ūdens strauņu darbības rezultātā (Lukševičs, Zupiņš, 2004).



2.2.5. attēls. Izrakumu norises vieta Ketleru svītas atsegumā Cieceres upes kreisajā krastā pretī bijušajām Pavāru mājām (pēc Lukševičs, Zupiņš, 2004)

Figure 2.2.5. Excavation area at the outcrop of the Ketleri Formation at the left bank of Ciecere river opposite the former Pavāri hamlet (after Lukševičs, Zupiņš, 2004)



2.2.6. attēls. Ketleru svītas Pavāru ridas atseguma sienas shematiskais zīmējums Cieceres upes kreisā krasta atsegumā pretī bijušajām Pavāru mājām (pēc Lukševičs, Zupiņš, 2004)

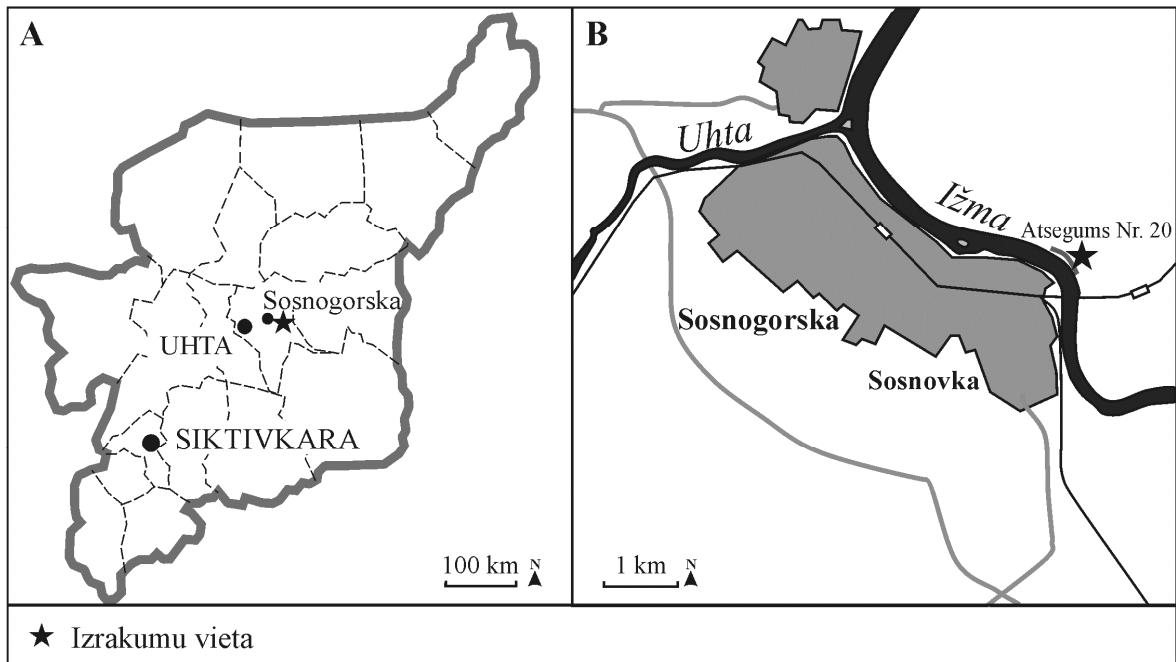
Apļos iekļauti numuri attiecas uz slāņu numuriem tekstā. 1, ripsnojums, 2, fosilijas; 3, aleirīts; 4, māla saveltņi vai slāņi; 5, iespējamā erozijas kanāla erozijas virsma

Figure 2.2.6. Schematic plan of the outcrop wall, the Ketleri Formation, Pavāri Member at the Ciecere river left bank outcrop opposite the former Pavāri hamlet (after Lukševičs, Zupiņš, 2004)

Numbers in circles refer to the numbers of layers mentioned in the text. 1, ripple marks; 2, fossil remains; 3, aleirīts; 4, clay pebbles or layers; 5, erosional surface of supposed erosional channel

Dienvidu Timana teritorijā pētījumi ir veikti Ižmas oriktocenožē, Ižmas upes labā krasta 20. atsegumā, kas atrodas pretī Sosnogorskas pilsētai (2.2.7. attēls). Sosnogorskas

svītas nogulumus veido kaļķakmeņi, dolomitizēti kaļķakmeņi un dolomīti, kas mijas ar mergēļiem un māliem (2.2.8. attēls). Svītai ir lēcveida forma, tās izplatības apgabals no austrumiem ir ierobežots ar Franas laikmeta beigās izveidojušos rifa zonu. Saskaņā ar veikto pētījumu datiem un to interpretāciju (Beznosov, 2009), šo nogulumu veidošanās ir norisinājusies ļoti seklas lagūnas apstākļos. Pētītie iežu bloki nāk no bagātīgas mugurkaulnieku atliekas saturošā 40. slāņa, kas ir 40-60 cm biezs un sastāv no mehāniski ļoti izturīga dolomitizēta kaļķakmens (slāņu numerāciju skat. 2.2.8. attēlā). Slāņa iekšpusē ir atrasti zaļāļģu oogoniji un ar kalcītu aizpildītas vertikālas “ejas”, bet tā pamatnē ir tempestīts ar karbonātu matricu un māla saveltņiem. Slānis uzguļ sīkslāņotiem māliem, kuros ir atrodamas gan žūšanas plaisas gan lietus lāšu pēdas, bet virs tā iegūļ masīvs sīkkristālisks dolomīts.

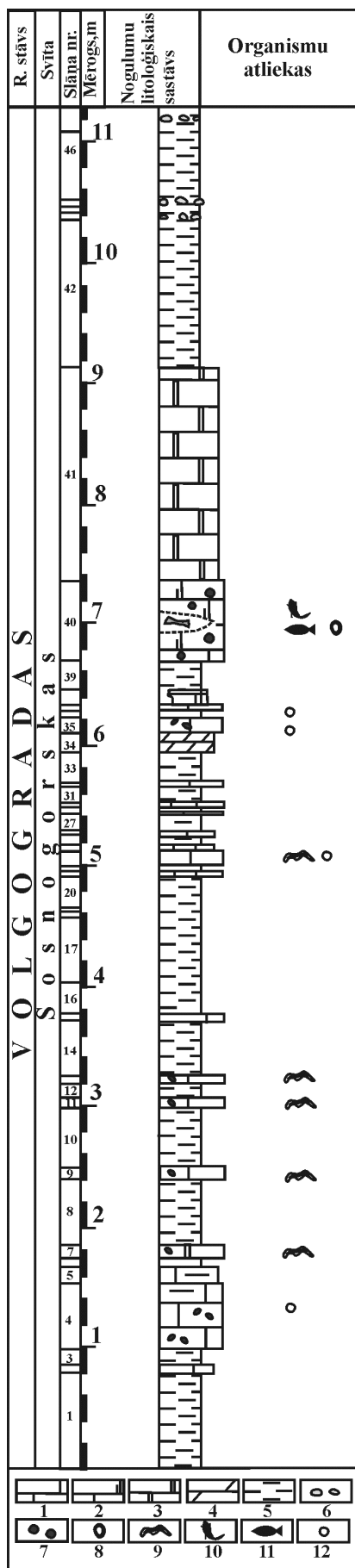


2.2.7. attēls. Izrakumu norises vieta Sosnogorskas svītas atsegumā Nr. 20 Ižmas upes labajā krastā

A - Komi republikā; B - Sosnogorskas pilsētas apkārtnē

Figure 2.2.7. Excavation area at the outcrop Nr. 20 of the Sosnogorsk Formation at the right bank of the River Izhma

A – In the Republic of Komi; B – in the vicinities of Sosnogorsk city



2.2.8. attēls. Dienvidu Timana Sosnogorskas un Ižmas svītas ģeoloģiskais griezumā Ižmas upes labā krasta 20. atsegumā (pēc Beznosov, 2009, autores vienkāršots)

1, kaļķakmens; 2, dolomitizēts kaļķakmens; 3, dolomīts; 4, merģelis; 5, māls; 6, intraklasti, litoklasti; 7, ooiīdi; 8, mieturaļģes; 9, baktēriju segu veidojumi; 10, tetrapoda atliekas; 11, zivju atliekas; 12, foraminīferas

Figure 2.2.8. Geological section of the Sosnogorsk and Izhma formations at the right bank outcrop No. 20 of the River Izhma, South Timan (after Beznosov, 2009, simplified by the author)

1, limestone; 2, incompletely dolomitized limestone; 3, dolomite; 4, marl; 5, clay; 6, intraclasts, lithoclasts; 7, ooids; 8, charophytes; 9, microbial mat; 10, tetrapod remains; 11, fish remains; 12, foraminiferas

3. Materiāls un metodes

Pētījumā ir apskatītas septiņas atrodnes Baltijas (Latvijas) teritorijā un viena atrodne Dienvidu Timanā. Lai iegūtu pēc iespējas pilnīgu priekšstatu par mugurkaulnieku fosiliju sakopojumiem, ir veikti lauka darbi Langsēdes un Klūnu atsegumā, kur iegūts bagātīgs paleontoloģiskais materiāls. E. Lukševiča vadītajos izrakumos Klūnu un Langsēdes fosiliju atrodnēs ir piedalījušies LU ĢZZF Ģeoloģijas nodaļas un Latvijas Dabas muzeja pārstāvji, bet Langsēdes tafocenozes pētījumos iesaistījušies arī Upsalas Universitātes pārstāvji. Izrakumu norises laikā ir veikta atsegumu dokumentēšana, sastādīti atsegtas slāņkopas detalizēti ģeoloģiskie griezumī, veikti slāņojuma elementu mērījumi (Lukševičs et al., 2011, Vasiļkova et al., 2012).

Langsēdes klintīs 2008. gada izrakumu laikā ir atsegta 8,1 m² plata horizontāla virsma, ir sastādīts Ogres un Stipinu svītu atsegtās daļas detalizēts ģeoloģiskais griezumī, bet mugurkaulnieku fosiliju sakopojumi ir atrasti četros Ogres svītas smilšakmens slāņos. Materiāls, kuru 1981. ir ievākusi Ļ. Ļarskas vadītā paleontologu grupa, visdrīzāk, nāk no tā paša līmeņa; šis materiāls pašlaik tiek glabāts Latvijas Dabas muzejā (kolekcijas numurs LDM Ģ 99).

Kad tika atsegta mugurkaulnieku fosilijas saturošas slāņkopas virsma, sākumā ar nažu un pēc tam ar otiņu palīdzību attīrīta fosiliju virsma. Kad kaulu virsma attīrīta tik tālu, lai varētu redzēt to formu un ir iespējams noteikt taksonomisko piederību, fosilijas iezīmētas tafonomiskajā plānā. Lai atvieglotu tafonomiskā plāna uzzīmēšanu, izrakumu lauks ticis sadalīts kvadrantos, kuriem piešķirti numuri, plāna uzzīmēšanai izmantots milimetrpapīrs. Fosilijas numurētas un reģistrētas lauka žurnālā. Vairāk kā 650 mugurkaulnieku fosilijas ir reģistrētas un 550 paraugi ir noteikti līdz ģints vai sugas līmenim.

Pēc fosiliju attīrīšanas vērtīgākie paraugi tika sagatavoti ievākšanai. Parasti smilšainajos nogulumos atrodami kauli ir ļoti trausli, tāpēc tie jāievāc kopā ar ieža monolītu. Monolīta viengabalainības saglabāšanai transportēšanas laikā izmantota ar ģipsi piesūcināta bandāža. Lai izveidotu monolītu, ap paraugu tika izrakta vadziņa, kas pakāpeniski padziļināta. Kad monolīta biezums (vadziņas dziļums) ir 7-10 cm (lielākiem kauliem var būt arī lielāks monolīta biezums), bandāža tiek piesūcināta ar ģipsi un aplikta apkārt monolītam, pa perimetru. Pēc tam, kad ģipsis sacietē, monolīts uzmanīgi jāizkustina no vietas, tā apakša jānostiprina līdzīgi kā tas izdarīts ar malām. Var gadīties, ka atliekas (sevišķi, plakanie, nedaudz izliektie skeleta elementi) slānī iegūļ ļoti blīvi, cieši klāt viena otrai. Šādā gadījumā ļoti grūti iegūt veselus paraugus no slāņa augšdaļas, nesabojājot apakšā esošas fosilijas, jo, izkustinot monolītu no vietas, tā pamatnē esošie kauli parasti nesaglabājas. Monolīti ir tikuši nodoti Latvijas Dabas muzejam un pievienoti Ogres svītas fosiliju kolekcijai (LDM Ģ 99).

Tika dokumentēti tādi tafonomiskie parametri, kā kaulu šķirotība pēc izmēra, artikulācijas un fragmentācijas pakāpe, labo un kreiso skeleta elementu attiecība, veikti iegareno kaulu linearitātes mērījumi, aprēķināta izliekuma/ieliekuma attiecība (*concavity ratio*, ar izliekumu uz augšu vai uz leju novietoto kaulu īpatsvars), skeleta elementu saglabātība un abraziņas pakāpe (kaulu malu noapaļotība). Visi tafonomiskie parametri, izņemot kaulu malu noapaļotību, ir noteikti izrakumu laukumā uzreiz pēc kaulu atsegšanas. Visi tafonomiskie parametri, izņemot kaulu malu noapaļotību, ir veikti izrakumu laukumā uzreiz pēc kaulu atsegšanas. Ir noteikts sugu skaits un to proporcionālais sadalījums, kā arī kaulu izmērs. Iegareno kaulu un daivspurzivju zobu linearitātes mērījumu rezultāti ir salīdzināti ar slīpslāņojuma elementu mērījumu rezultātiem.

Klūnu atsegumā 2009. un 2010. gadā ir sastādīts Tērvetes svītas atsegtās daļas detalizēts ģeoloģiskais griezumī atseguma ziemeļos un dienvidos un ir aprakstīti

mugurkaulnieku atliekas saturošie slāņi. Ir veikti slīpslāņojuma elementu mērījumi un sastādītas rozēs diagrammas. Mērījumu nelielais skaits (tikai 13) ir saistīts ar atseguma salīdzinoši nelielo platību un pēcsedimentācijas izmaiņām nogulumos. Ir ievākti 13 nogulumu paraugi, veikta to granulometriskā analīze, noteikts vidējais graudu izmērs un drupu materiāla šķirotība. Iespējamais ūdens dziļums baseinā ir aprēķināts, izmantojot slīpslāņoto sēriju biežumus (Vasiļkova et al., 2012; Leclair, Bridge, 2001).

Mugurkaulnieku atliekas Klūnu atrodnē veido trīs pēc tafonomiskām pazīmēm atšķirīgus sakopojumus, kas pirmo reizi ir apskatīti kā patstāvīgas oriktocenozes 2010. gadā. 2009. gadā ir atrastas gandrīz 1500 mugurkaulnieku fosilijas, bet 2010. gadā no vairāk nekā 970 fosilijām 722 paraugi ir noteikti līdz ģints vai sugas līmenim. Izrakumu laukuma horizontālie plāni, kuros ir parādīts katra reģistrētā kaula izvietojums, ir izveidoti 1990. un 2010. gada izrakumu laikā. Iepriekšējo, 1983.-1998., 2009. gadu materiāls nāk galvenokārt no pirmās oriktocenozes līmeņa. Iegūtais materiāls atrodas Latvijas dabas muzejā (kolekcijas numurs LDM Ģ 100).

Ir dokumentēti atsevišķi tafonomiskie parametri, tādi, kā kaulu izmērs, artikulācijas pakāpe un skeletu saglabātība, fragmentācijas pakāpe, kaulu orientācija un izliekuma/ieliekuma attiecība. Visi mērījumi iespēju robežās ir veikti izrakumu laukā, kaulam atrodoties tādā pozīcijā, kādā tas ir atsegts. Ir noteikts sugu skaits un to īpatsvars, kā arī kaulu garums. Iegareno kaulu un daivspurzivju zobu linearitātes mērījumu ir salīdzināti ar slīpslāņojuma elementu mērījumu rezultātiem. Izliekuma/ieliekuma attiecība ir noteikta tādiem stipri izliektiem kauliem kā bruņuzivju muguras un vēdera sānu plātnes. Šai pazīmei ir pievērsta īpaša uzmanība – kā sedimentācijas vides hidrodinamiska režīma indikatoram.

Ir noteikta bruņuzivju *Bothriolepis ornata* un *B. jani* dažādu skeleta elementu reprezentativitāte, bet, lai raksturotu atlieku šķirotību, ir noteikts skeleta elementu sadalījums pa izmēra klasēm. Lauka apstākļos tika reģistrētas fosilijas, kas ir lielākas par 5 mm, ka arī atsevišķas *Cryptolepis* sp. zvīņas, kuru izmērs ir 3-4 mm. Sīkāka izmēra fosilijas pārsvarā ir kaulu fragmenti, kuru taksonomisku piederību ir visai grūti noteikt.

Darbā ir izmantots materiāls no Pavāru oriktocenozes, kur Ketleru svītas nogulumos izrakumi ir norisinājušies 1970., 1973., 1988., 1991., 1995. (Lukševičs, Zupiņš, 2004) un 2011. gadā un kuros autore nav piedalījusi, bet ir apkopojusi iegūtos datus, salīdzinājusi 1970.-1995. un 2011. gada izrakumu datus, veikusi to analīzi un salīdzinājumu ar citām oriktocenožēm. Ir analizēts mugurkaulnieku asociācijas taksonomiskais sastāvs un struktūra, skeleta elementu sadalījums pa izmēru klasēm, skeletu disartikulācijas, kaulu fragmentācijas un abrazijas īpatnības, bruņuzivju, daivspurzivju un tetrapoda dažādu skeleta elementu reprezentativitāte, kā arī skeleta elementu orientācija.

Ļubovas Ļarskas (Lyarskaya, 1981) iegūtie un apkopotie dati par Gaujas un Amatas mugurkaulnieku fosiliju atrodnēm, kas ir izmantoti Baltijas mugurkaulnieku tafocenožu veidošanās apstākļu analīzē, ir prasījuši papildus apstrādi, lai tos būtu iespējams salīdzināt ar datiem no citām tafocenožēm. Ķūķu atrodne, saskaņā ar Ļ. Ļarskas piedāvāto klasifikāciju, pārstāv IA tafocenožu apakštipu (Lyarskaya, 1981). Šīs tafocenozes raksturojumam monogrāfijā ir veltītas trīs rindkopas, bet tafonomisko īpatnību apraksts, kas sevī iekļauj ziņas gan par fosiliju saguluma īpatnībām, gan mugurkaulnieku asociācijas taksonomisko sastāvu, gan kaulu izmēru, šķirotību un orientāciju, gan skeleta elementu reprezentativitāti un saglabātību, ietilpst tikai vienā rindkopā. Visi šie parametri, izņemot taksonomisko sastāvu un kaulu krituma leņķi, ir raksturoti kvalitatīvi, nevis kvantitatīvi. Izejas dati, kas ir kalpojuši par pamatu šim aprakstam, nav pieejami un, visticamāk, nav saglabājušies. 2007. gada vasarā, maģistra darba izstrādes gaitā, iepriekš saskaņojot ar Gaujas Nacionālā parka administrāciju, autore ir veikusi lauka darbus Ķūķu

atsegumā ar mērķi ievākt paleontoloģisku informāciju, saskaņā ar parka administrācijas norādījumiem attīrot 1-2 m platu joslu atseguma sienā. Mugurkaulnieku fosilijas attīrītajā atseguma daļā nav izdevies atrast, izņemot dažas 3-4 mm lielas daivspurzivju zvīņas. Diemžēl, aizsargājamajā objektā nav bijis iespējams lauka darbus turpināt, paplašinot atseguma attīrīto daļu. Līdz ar to, papildus tafonomiskos datus nav izdevies iegūt. Tomēr, Ķūķu tafocenozes aprakstam monogrāfijā ir pievienots izrakumu laukuma horizontālais plāns (Lyarskaya, 1981, 7. attēls), kas ir ļāvis rekonstruēt vismaz daļu no tafonomiskās informācijas un iegūt salīdzināmus kvantitatīvus datus.

Pastamuižas tafocenoze Pastamuižas atseguma 7. slānī (slāņu numerācija pēc: Lyarskaya, 1981, 8. attēls), kas pārstāv III tafocenožu tipu, un Ērmaņu tafocenoze, kas pārstāv IV tafocenožu tipu, monogrāfijā ir raksturotas vēl pieticīgāk. Daugavas kreisā krasta Amatas svītas smilšaini mālaino iežu atsegums pretī Pastamuižai ir appludināts un pašlaik pētījumiem nav pieejams. Faktiski, visa kvantitatīva informācija, kas šajā darbā ir izmantota tafonomiskajā analizē, ir iegūta no izrakumu laukumu horizontālajiem plāniem (Lyarskaya, 1981, 7., 15. un 18. attēls). Tāpēc nodaļā „Rezultāti” 4.5., 4.6. un 4.7. apakšnodaļā ir ievietots īss šo rezultātu apkopojums, kā arī izvērtēta iespēja tos izmantot tafonomiskajā analizē.

Baltijas tafocenožu veidošanās apstākļi ir salīdzināti ar apstākļiem, kas ir valdījuši Dienvidu Timanā Sosnogorskas svītas mugurkaulnieku iegulu veidošanās laikā. Mugurkaulnieku atliekas saturošie iežu bloki ir iegūti Ižmas upes labā krasta 20. atsegumā, kas atrodas pretī Sosnogorskas pilsētai (skat. 2.2.7. attēlu), 2009. gadā Krievijas Zinātņu akadēmijas Urālu nodaļas Komi zinātniskā centra Ģeoloģijas institūta (KZC ĢI) organizētajā starptautiskajā ekspedīcijā, kurā ir piedalījušies arī ģeologi no Latvijas. Pētījumu rezultāti ir prezentēti Latvijas Universitātes 68. zinātniskajā konferencē: viens no šiem pētījumiem ir veltīts *Bothriolepis jeremejevi* morfoloģijai (Lukševičs, Stūris, 2010), bet otrajā ir plaši apskatīta Sosnogorskas tafocenozes veidošanās (Lukševičs et al., 2010). Tomēr, daļa no materiāla, kas atrodas KZC ĢI muzeja kolekcijās (IG KNC 71. un 155. kolekcija) un sastāv no 1997.-2009. gada vākumiem, šajā tafonomisko apstākļu analizē netika izmantota. Līdz ar to, lai iegūtu vēl plašāku priekšstatu par tafocenozes veidošanās īpatnībām, autore ir aprakstījusi septiņus 50-80 cm lielus “zivju dolomīta” blokus no šīm kolekcijām, kā arī lielu skaitu mazāku (10-30 cm) paraugu, ir noteikusi mugurkaulnieku kaulu taksonomisko piederību, garumu, orientāciju, saglabātību - disartikulācijas un destrukcijas pakāpi un noapaļotību. Lielākiem blokiem ir uzzīmēti kaulu izvietojuma horizontālie plāni. Turpmākiem pētījumiem plānslīpējumos ir paņemti mugurkaulnieku atliekas saturoša 40. slāņa dolomitizēta kaļķakmens paraugi.

Tafonomiskajā analizē oriktocenozes ir raksturotas un salīdzinātas savā starpā izmantojot tādus kvantitatīvus rādītājus, kā izliekuma koeficients, artikulācijas, disartikulācijas un fragmentācijas indekss, minimālais īpatņu skaits un noteikto paraugu kopskaits. Izliekuma koeficients ir ar izliekumu uz augšu novietoto bruņu plātņu īpatsvars oriktocenoze. Artikulācijas indekss A_i ir aprēķināts kā attiecība starp visiem artikulētiem skeleta elementiem un minimālo īpatņu skaitu. Minimālais īpatņu skaits (MNI, *minimum number of individuals*) ir noteikts pēc maksimāla vienai sugai piederošo makroskopisko identisko skeleta elementu skaita. Ja skeleta elementi ir bilaterāli simetriski, tad vērā tiek ņemti attiecīgi tikai “labie” un “kreisie”, tos nesusummējot. Ja organismam ir bijuši vairāki attiecīgie skeleta elementi (piemēram, zobi vai zvīņas), tad, lai iegūtu minimālo īpatņu skaitu, kopējais konkrētai sugai piederošo šo elementu skaits ir jāsadala ar to skaitu vienam īpatnim. Tātad, var tikt izmantoti tikai tie skeleta elementi, kuru skaits vienam īpatnim ir zināms. Ja atrasto skeleta elementu skaits ir mazāks, nekā to ir vienam īpatnim, MNI ir 1. Noteikto paraugu kopskaits tiek apzīmēts kā NISP (*number of identified specimens*). Disartikulācijas indekss D_i , pretēji artikulācijas indeksam, raksturo disartikulācijas pakāpi

un tiek iegūts sekojoši: $D_i = 1 - A_i$. Fragmentācijas indekss F_i ir aprēķināts kā attiecība starp veselīem skeleta elementiem un fragmentiem. Lai raksturotu atlieku šķirotību pēc formas, ir noteikta botriolepīdu bruņuzivju (atsevišķos gadījumos arī citu zivju un četrkājaino) skeleta elementu reprezentativitāte kā attiecība starp sagaidāmo un atrasto attiecīgā skeleta elementa skaitu. Fosiliju šķirotība pēc izmēra ir raksturota, pielāgojot šim mērķim Traska metodiku drupu graudu šķirotības pakāpes noteikšanai (Reineck, Singh 1980, 114.-115. lpp.), kā galvenos parametrus, kas raksturo fosiliju šķirošanās pakāpi izmantojot mediānu (M_d), šķirotības koeficientu (S_o), asimetrijas koeficients (S_k) un ekscesu (k). Dažāda izmēra skeleta elementu sadalījums ir analizēts, izmantojot Stjūdenta kritēriju (skat., piemēram, McDonald 2009, 118.-122. lpp.), lai novērtētu, vai līdzība starp oritocenožēm ir statistiski nozīmīga. Iegareno kaulu un daivspurzivju zobu linearitātes mērījumu rezultāti ir salīdzināti ar slīpslāņojuma elementu mērījumu rezultātiem.

Darba eksperimentālajā daļā ir noteiktas dažādu kaulu hidrodinamiskās īpatnības, izmantojot kaulu modeļus, kas izgatavoti no kaulam pēc blīvuma atbilstoša materiāla, atveidojot fosiliju formu un izmērus. Lai izgatavotu atbilstoša blīvuma modeļus, ir noteikts *Bothriolepis maxima* dermālo kaulu īpatnējais blīvums. Jāpiezīmē, ka šis uzdevums ir visai sarežģīts, jo bruņuzivis pārstāv sen izmirušo organismu grupu un starp mūsdienās dzīvojošiem organismiem tām ir grūti piemeklēt analogus.

Autore ir pieņēmusi, ka bruņuzivju poraino un blīvo kaulaudu uzbūve un sastāvs, organiskās vielas daudzums tajos, asinsvadu izvietojums un citas īpatnības nav bijušas principiāli atšķirīgas no tām, kas piemīt mūsdienās dzīvojošo organismu kaulaudiem. Aprēķinot masas un tilpuma attiecību, noteikts fosilizējušos *Bothriolepis maxima* kaulu blīvums ($\rho = 2,35 \text{ g cm}^{-3}$, 3.1. tabula). Ir pieņemts, ka: a) svaigs, nefosilizējis kauls, kuram porās ir gāze un/vai daļēji sadalījusies organiskā viela, nebija blīvāks par mineralizējušos kaulu, kuram poras ir aizpildītas ar kalcīta kristāliem un b) *Bothriolepis maxima* dermālo kaulu, kuras veido bazālais, spongiozais jeb porainais un blīvais trabekulārais kaulaudu slāņi (Gross, 1931), kopējais blīvums nebija mazāks par mūsdienās dzīvojošo organismu poraino kaulaudu blīvumu (skat. 1. tabulu) un nebija lielāks par šo organismu blīvo kaulaudu blīvumu. Izejot no šiem pieņēmumiem, *Bothriolepis maxima* dermālo kaulu blīvums atrodas intervālā starp 1,2 un 1,8 g cm^{-3} . Ja pieņemtu, ka bruņuzivju spongiozie kaulaudi pēc blīvuma atbilst mūsdienu organismu porainajiem kauliem, bet bazālo un trabekulāro kaulaudu blīvums ir attiecīgi bijis tuvs blīvo kaulaudu blīvumam, varētu izvēlēties šaurāku intervālu – starp 1,25 un 1,5 g cm^{-3} .

Ir izveidoti *Bothriolepis maxima* bruņu plātņu fragmentu plānslīpējumi, kuros noteiktas kaula un poru tilpuma attiecības. Šiem kaulu fragmentiem čaganais kauls veido ap 2/3 no kaula plātnes biezuma. Aprēķinātais svaiga kaula blīvums ir 1,51 g cm^{-3} , bet reālajam blīvumam vajadzētu būt mazākam, jo, pirmkārt, kaulaudu sastāvā bez hidroksilapatīta ietilpst organiskās vielas, otrkārt, pastāv mikroskopiskās poras, kuru kopējo tilpumu ar šādas metodes palīdzību nevar novērtēt, tāpēc tās netika ņemtas vērā, šo aprēķinu veicot.

Ņemot vērā iepriekš aprakstītus nosacījumus, no sintētiskajiem materiāliem ar atšķirīgu blīvumu robežās starp 1,25 un 1,5 g cm^{-3} tika izveidoti bruņuzivju un psammosteīdu atsevišķu bruņu plātņu modeļi, kā arī daivspurzivju kaulu atveidojumi.

Poliestera plātņu izgatavošanas tehnoloģija ir sekojoša. Muzeja paraugi tika ietīti polietilēna plēvē, tad pārklāti ar foliju un tiem apkārt ir aplikts ar ģipsi piesūcināts audums. Tā tika iegūta plātnes forma. Pēc tam, šo formu aizpildot ar ģipsi, ir iegūts plātnes ģipša atveidojums. Šim plātnes atveidojumam virsū ir uzklāti vairāki silikona slāņi, šādā veidā ir iegūta plātnes silikona forma. Pēc tam tika iegūts ģipša plātņu nospiedums ģipsī. Šī forma kalpo par cietu pamatni silikona formai. Lai iegūtu poliestera plātņi, silikona forma no iekšpuses tika pārklāta ar foliju un ievietota cietajā ģipša formā. Stikla šķiedras strēmeles

piesūcinātas ar poliestera sveķiem, kuriem ir pievienots cietinātājs, un ieklātas silikona formā. Šādā veidā izgatavoti plātņu modeļi ir pietiekami izturīgi un to biezums atbilst kaulu plātņu biezumam. Tomēr atsevišķas plātņu reljefa nianšes, tādas, kā virsmas ornamenti un izaugumi plātnes iekšējā (pret dzīvnieka ķermeni vērstajā) virsmā, netika atspoguļotas.

3.1. tabula

Izejas dati *Bothriolepis maxima* dermālo kaulu blīvuma noteikšanai

Table 3.1.

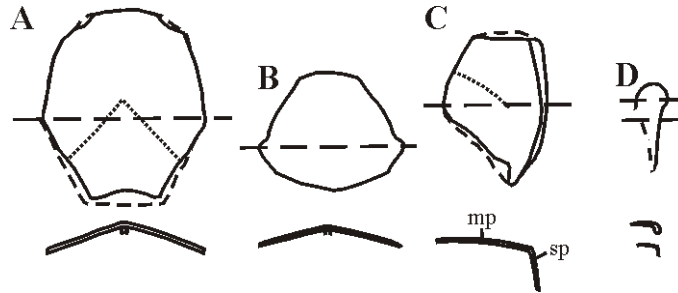
Data applied for determining of the dermal bone density of *Bothriolepis maxima*

Kaula tips/viola	Blīvums, ρ (g cm^{-3})	Avots
Hidroksilapatīts $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH})$	3,16	Anthony et al., 2000
Pilnīgi mineralizējie kauls	2,35	Robinson, 1960; Parfitt, 1998.
Porainais kauls dažādu grupu organismiem	1,08-1,20	Parfitt, 1998; Junqueira, Carneiro, 2003; Blanton, Biggs, 2005.
Blīvais kauls dažādu grupu organismiem	1,60-2,10	Junqueira, Carneiro, 2003; Blanton, Biggs, 2005; Stevens et al., 2005.
Fosilizējie <i>Bothriolepis maxima</i> kauls	2,35-2,45	Masas un tilpuma attiecības aprēķins
Svaigs, nefosilizējie <i>Bothriolepis maxima</i> kauls	1,51	Kaula vielas un poru tilpuma attiecības aprēķins

No poliestera sveķiem ar stikla šķiedras karkasu tika izveidoti vairāki *Bothriolepis maxima* priekšējo vidējo muguras plātņu (*anterior medio-dorsale*, AMD) plātņu modeļi ar nedaudz atšķirīgu blīvumu. Atšķirīgs blīvums ir panākts, mainot stikla šķiedras un poliestera sveķu proporcijas. Eksperimentos no šiem plātņu modeļiem ir izmantoti trīs – ar blīvumu $\rho = 1,23 \text{ g cm}^{-3}$, $\rho = 1,34 \text{ g cm}^{-3}$ un $\rho = 1,5 \text{ g cm}^{-3}$. Visas šīs plātnes ir izveidotas pēc viena parauga – *Bothriolepis maxima* AMD plātnes, kas atrodas Krievijas Zinātņu akadēmijas Paleontoloģijas institūta kolekcijā (PIN 1737/64).

No poliestera sveķiem ir izveidoti arī *Bothriolepis maxima* aizmugurējās vidējās muguras plātnes (*posterior medio-dorsale*, PMD), sānu jauktās plātnes (*mixilaterale*, MxL), spuras centrālo dorsālo un ventrālo (Cd,Cv) plātņu modeļi. PMD, MxL un Cd/Cv plātņu (3.1. attēls) modeļu izveidošanai ir izmantotas LDM kolekcijā esošās *B. maxima* plātnes (LDM Ģ 99/28, 99/74, 99/69), kas ir iegūtas 1981. gadā Langsēdes atsegumā. PMD plātnes poliestera modeļa eksperimentāli noteiktais blīvums ir $\rho = 1,35 \text{ g cm}^{-3}$, bet MxL un Cd/Cv plātnēm tas ir $1,3 \text{ g cm}^{-3}$.

Devona mugurkaulnieku bruņu plātņu transportēšanas un apglabāšanas īpatnības ir pētītas, izmantojot izgatavotus poliestera modeļus un LU ĢZZF Iežu pētījumu laboratorijas rīcībā esošu iekārtu, kas ir paredzēta sedimentācijas procesu modelēšanai jeb sedimentācijas procesu fizikālo modeli. Modelis (3.2. attēls) ir noslēgts baseins – caurule ar ārējo perimetru 2,6 m, platumu 0,12 m un dziļumu 0,4 m, taisnas malas (stikla sienas) garumu 0,75 m. Ūdens kustība tiek nodrošināta ar sūkni. Iekārta ļauj regulēt ūdens plūsmas ātrumu un dziļumu, novērot zemūdens reljefa formu veidošanos. Eksperimenta gaitā ir noteikts straumes ātrums, kas ir vajadzīgs konkrēta blīvuma un formas objektu pārvietošanai, kā arī tā atkarība no kaula pozīcijas (ar izliekumu uz augšu vai uz leju).

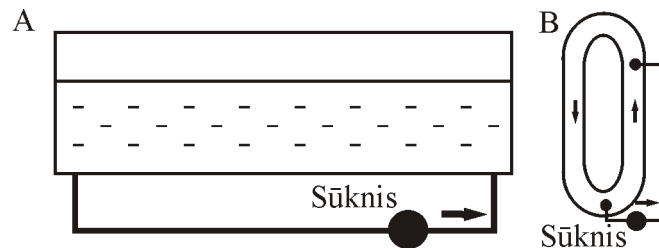


3.1. attēls. *Bothriolepis maxima* AMD (A), PMD (B), MxL (C) un Cd/Cv (D) plātnes plānā un šķērs griezumā (pēc Vasiļkova, 2012)

mp – muguras plakne, sp – sānu plakne

Figure 3.1. AMD (A), PMD (B), MxL (C) un Cd/Cv (D) plates of *Bothriolepis maxima*, plan view and cross-section (after Vasiļkova, 2012)

mp – dorsal plane, sp – side plane



3.2. attēls. Sedimentācijas procesu fizikālais modelis (shēma), kas ir izmantots *Bothriolepis maxima* bruņu plātņu poliestera modeļu hidrodinamisko īpašību noskaidrošanai (pēc Vasiļkova, 2012)

A - skats no sāniem; B - skats plānā

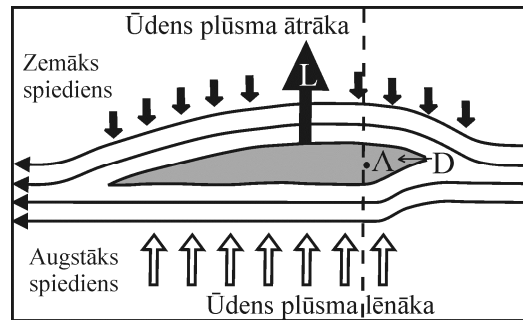
Figure 3.2. Physical model of sedimentation processes (scheme), which is used to determine the hydrodynamic peculiarities of polyester models of *Bothriolepis maxima* armour plates (after Vasiļkova, 2012)

A – side view; B – plan view

Bothriolepis maxima dažu plātņu hidrodinamisko īpatnību noskaidrošana LU ĢZZF Iežu pētījumu laboratorijā ir norisinājusies sekojoši. Iekārtā ir iepildīts ūdens līdz atzīmei 0,1 un 0,2 m. Eksperimentā izmantots 20-25°C silts saldūdens (sāļu koncentrācija <math><500 \text{ mg l}^{-1}</math>), kura blīvums ir

Lai raksturotu spēkus, kas iedarbojas uz gultnē novietoto plātņi ūdens plūsmā, izmantojot klasiskās aerodinamikas un šķidrums dinamikas pamatus (skat., piemēram,

Milne-Thomson, 1968; Smith, 1992), jāapskata *B. maxima* AMD plātnes piemērs. Ja plātne gultnē ir novietota ar izliekumu uz augšu (3.3. attēls), līdz punktam A ūdens plūsmas šķērsriezums samazinās, palielinās ātrums un, saskaņā ar Bernulli likumu, statiskais spiediens samazinās. Savukārt pēc punkta A plūsmas šķērsriezums palielinās, samazinās ātrums un statiskais spiediens palielinās. Eksperimentu gaita tika filmēta un straumes ātrums ir aprēķināts pēc hronometrāžas.



3.3. attēls. Hidrodinamisko spēku iedarbība uz *Bothriolepis maxima* AMD plātņi, kas gultnē novietota ar izliekumu uz augšu, vienmērīgajā ūdens plūsmā. Izstrādājusi autore (2012), izmantojot: Smith, 1992

A – plātnes spiediena centrs; L – cēlējspēks; D – pieres pretestība

Figure 3.3. Hydrodynamic forces acting on *Bothriolepis maxima* AMD plate, placed on substrate convex side up, in a laminar flow. Created by author (2012), using: Smith, 1992
A – hydrodynamic force center of a plate; L – lift; D - drag

Pateicoties tās izliektai formai (skat. 3.1. attēlu), plātne nepieguļ gultnei pilnībā. Uz plātnes augšējās virsmas spiediens attiecībā pret spiedienu plūsmā ir pazemināts, bet spiediens plātnes apakšā attiecībā pret spiedienu plūsmā ir lielāks. Rezultātā rodas pretestības spēks R, kas pielikts plātnes spiediena centrā un vērsts pazeminātā spiediena virzienā. Cēlējspēks L (skat. 3.3. attēlu) ir vienmēr perpendikulārs plūsmas ātruma vektoram un vērsts uz pazeminātā spiediena pusi, tas rodas tāpēc, ka pastāv starpība starp spiedienu zem un spiedienu virs plātnes. Pieres pretestība D vērsta paralēli plūsmas ātruma vektoram, bet uz pretējo pusi (skat. 3.3. attēlu). Lai raksturotu pieres pretestību, un līdz ar to arī spēku, kas ir nepieciešams, lai noteiktas formas ķermeņi izkustinātu no vietas, operē ar pretestības koeficientiem. Plātnes pieres pretestības koeficients ir atkarīgs no plātnes profila relatīvā biezuma, kas ir maksimālais profila biezums attiecībā pret hordu (līniju, kas savieno plātnes profila priekšējo un aizmugurējo punktu).

Eksperimenta gaitā pakāpeniski palielinot straumes ātrumu, ir noteikts mazākais ātrums (v_1), kas ir nepieciešams, lai plātne izkustētos no vietas un sāktu pārvietoties. Šāds ātrums ir noteikts, pagriežot plātņi ar dažādām malām pret straumi, tādējādi mainot plātnes pieres pretestību. Straumes ātrums tika palielināts tad, ja vismaz 5 minūtes plātnes modelis nav pārvietojies vai nav sācis svārstīties. Augšējās plūsmas režīmā, kad tika novērota plātņu aprakšana, novērojumu laiks ir bijis vismaz 20 minūtes, vai arī turpinājās tik ilgi, kamēr plātne netika apglabāta pilnībā. Eksperimentāli ātrums v_1 laboratorijas apstākļos ir noteikts *Bothriolepis maxima* PMD ($\rho = 1,35 \text{ g cm}^{-3}$), MxL ($\rho = 1,3 \text{ g cm}^{-3}$) un Cd/Cv ($\rho = 1,3 \text{ g cm}^{-3}$) plātnes poliestera modeļiem, kā arī citu grupu mugurkaulnieku atsevišķu kaulu modeļiem – *Psammosteus* cf. *falcatius* branhiālajai plātnei, daivspurzivju zobiem un zvīņām ($\rho = 1,3 \text{ g cm}^{-3}$).

Sakarā ar to, ka laboratorijas iekārta neļauj atveidot viļņu darbību un, kā jau minēts, šauras caurules malas bremsē plātņu kustību un neļauj eksperimentā izmantot plātnes, kas ir platākas par 0,12 m, eksperimenti ir veikti arī dabā – Saulkrastu smilšainajā

pludmalē Pēterupes un Ķīšupes ietekās (erozijas kanālos) un Vikmestes upē. Eksperimentos ir izmantoti *Bothriolepis maxima* AMD plātnes poliestera modeļi ar garumu $L = 196$ mm, platumu $W = 184$ mm un īpatnējo blīvumu $\rho = 1,23$ g cm⁻³, $\rho = 1,34$ g cm⁻³ un $\rho = 1,5$ g cm⁻³, kā arī citu plātņu modeļi: PMD ($\rho = 1,35$ g cm⁻³), MxL ($\rho = 1,3$ g cm⁻³), Cd/Cv ($\rho = 1,3$ g cm⁻³), galvas vairogs ($\rho = 1,28$ g cm⁻³) un tā atsevišķi kauli ($\rho = 1,28$ g cm⁻³).

Viens eksperimenta posms Saulkrastu pludmalē notika ar Pēterupi savienotā lagūnā, kuras dziļums nepārsniedza 0,05 m. Reģistrētais upes straumes ātrums šajā posmā bija mazāks par 0,01 m s⁻¹, bet lagūnā ir izpaudusies divu veidu viļņu ietekme. Jūras viļņi periodiski ieplūda daļēji norobežotajā baseinā pāri smilšu strēlei, kas lagūnu atdala no jūras. Šai kustībai bija pulsāciju raksturs, intervāli starp uzplūdiem nav bijuši vienmērīgi, jo ne katrs vilnis sasniedza lagūnu. Otrs viļņu veids bija saistīts ar ripsnojumu, kas parādījās lagūnas ūdens virsmā tiešā vēja ietekmē. Viļņa garums nepārsniedza 0,15 m, bet bijis lielāks par 0,05 m, tāpēc arī šie viļņi ietekmēja baseinu visā tā dziļumā.

Mugurkaulnieku bruņu plātņu hidrodinamisko īpašību noskaidrošanai straumes ietekmē ir izvēlēti divi taisni posmi Vikmestes upē, kur ūdens dziļums sasniedza 0,2-0,3 m un mērītais straumes ātrums eksperimenta laikā bija 0,3-0,4 un 0,6-0,8 m s⁻¹. Pirmajā gadījumā gultni veidoja smalkgraudaina smilts, bet gultnes reljefu straumes ripsnojums, kura grēdu augstums nepārsniedza 0,5-1,0 cm. Plātņu modeļi tika novietoti gultnē ar izliekumu uz augšu un uz leju upes vidusdaļā, kur straumes ātrums ir vislielākais.

Autores izstrādāti ir 2.2.1., 2.2.3., 2.2.5. un 2.2.7. attēli darba 2. nodaļā, 3.1., 3.2. un 3.3. attēli 3. nodaļā, 4.1.2 un 4.1.4. attēli 4.1. apakšnodaļā, 4.2.2 un 4.2.4. attēli 4.2. apakšnodaļā, 4.3.1., 4.3.2., attēli 4.3. apakšnodaļā, 4.4.2., 4.4.3., 4.4.5., 4.4.6. attēli 4.4. apakšnodaļā, 4.6.2. attēls 4.6. apakšnodaļā, 4.8.1., 4.8.2., 4.8.3., 4.8.4. attēli 4.8. apakšnodaļā un 5.1., 5.2., 5.3., 5.4 5. nodaļā. Par pamatu 2.2.1., 2.2.3., 2.2.5. un 2.2.7. attēliem ir kalpojušas LR Valsts Zemes dienesta kartogrāfijas pārvaldes izstrādātas „Latvijas satelītkartes CD”, 4.2.4. attēls ir izstrādāts, izmantojot 1990. gadā sastādīto izrakumu laukuma tafonomisko plānu. Ir veiktas sekojošas izmaiņas aizgūtajos attēlos: 2.1.1. attēlā Gaujas svīta ir attiecināta uz Živetas stāvu; 2.2.8. attēlā ir atspoguļots tikai Sosnogorskas svītai atbilstoša griezumā daļas litoloģiskais sastāvs un organismu atliekas, neatspoguļojot nogulumu tekstūru.

4. Rezultāti

4.1. Langsēdes oriktocenoze

Taksonomiskais sastāvs

Lauka apstākļos materiālā ir identificētas četras ģintis, kuras pieder četrām lielākām grupām – dažādvairodžiem, bruņuzivīm, akantodēm un daivspurzivīm (4.1.1. tabula). Tetrapoda *Obruchevichthys* atliekas netika atrastas. Akantožu un psammosteīdu makroskopiskas atliekas ir retas, bet ir konstatēts liels daudzums mikroskopiska materiāla - akantožu zvīņu un psammosteīdu dermālo pauguriņu. Šīs mikroatliekas te sīkāk netiks apskatītas.

Salīdzinot ar Pamūšas reģionālā stāva mugurkaulnieku asociācijas sastāvu Galvenā devona lauka teritorijā, faunas daudzveidība Langsēdes oriktocenoze ir nedaudz pieticīgāka (4.1.1. tabula). Bruņuzivis *Bothriolepis maxima*, *B. evaldi*, *Asterolepis? amulensis* parādās iepriekšējo gadu atradumos no Langsēdes, bet 2008. gadā no tām ir atrastas tikai *B. maxima* fosilijas. No Galvenā devona lauka teritorijas ir zināmas piecas šai grupai piederošas sugas – *B. maxima*, *B. evaldi*, *Asterolepis? amulensis*, *Grossilepis spinosa* un *Walterilepis speciosa* (Esin et al., 2000).

Ārpus pētījuma teritorijas *B. maxima* atliekas ir plaši izplatītas vairāku svītu devona klastiskajos nogulumos Latvijā, Lietuvā un Krievijas ziemeļrietumos (Lukševičs, 2001). *B. evaldi* atliekas ir zināmas no divām atrodnēm Kurzemē un Vidzemē. *Asterolepis? amulensis* un *G. spinosa* fosilijas ir zināmas tikai no Ogres svītas nogulumiem, kas atsedzas ļoti ierobežotā laukumā Langsēdes atrodnes apkārtnē (Lyarskaya, Lukševičs, 1992), bet *W. speciosa* atliekas ir atrastas Ogres svītas Daugavas krastu atsegumos un Vidzemē (Gross, 1933).

Starp daivspurzivju ģintīm Galvenā devona lauka teritorijā ir pieminētas (Esin et al., 2000): *Holoptychius*, *Platycephalichthys*, *Eusthenodon* un „*Dipterus*”, bet *Eusthenodon* šajā sarakstā tika iekļauts kļūdaini. Langsēdes oriktocenoze daivspurzivis pārstāv divas ģintis, *Holoptychius* un *Platycephalichthys* (4.1.1. tabula), ka arī viena divējādi elpojošā zivs, kuras taksonomisku piederību precīzāk nav izdevies noteikt. Viens no agrīniem tetrapodiem, *Obruchevichthys* (Ahlberg et al., 1994) ir zināms no atradumiem Franā stāva nogulumos Krievijas rietumos, ka arī no Ogres svītas nogulumiem Velna alā Latvijā. 2008. gada izrakumos Langsēdes oriktocenoze *Obruchevichthys* atliekas nav atrastas.

Minimālais īpatņu skaits (MNI) ir aprēķināts, izmantojot makroskopiskās atliekas, ieskaitot akantožu dzelkšņus (4.1.2. tabula). Pēc MNI oriktocenoze izteikti dominē *Bothriolepis maxima* (89%), otrā vietā ierindojas *Psammosteus* ģints pārstāvji (5%), un daivspurzivis (5%), bet akantodes pēc minimālā indivīdu skaita veido tikai 1%.

Skeleta elementu sadalījums pa izmēru klasēm

Dažāda izmēra skeleta elementu sadalījumā ir trīs acīmredzami maksimumi (4.1.2.A attēls). Pirmais no tiem ir saistīts ar skeleta elementiem, kuru izmērs ir 3-4 cm un starp kuriem dominē daivspurzivju zvīņas; otrais un trešais (10-13 cm un 16-17 cm), savukārt, ir saistīti ar bruņuzivju atliekām. *Bothriolepis maxima* AMD maksimālais garums (4.1.2.B attēls) sasniedz 26 cm un 72% visu šo plātņu ir garumā no 17 līdz 26 cm (mērījumu skaits, n=39). Ņemot vērā, ka līdz šim kā lielākā tika aprakstīta 21,6 cm gara plātne (Lukševičs, 2001), šis, iespējams, ir lielākās zināmas *Bothriolepis* AMD. PMD garums ir 8-19 cm un 81% šo plātņu ir 13-19 cm garas (skat. 4.1.2.C attēlu). Šāds dažāda

izmēra skeleta elementu sadalījums varētu norādīt, ka *B. maxima* pārstāv pārsvarā pieaugušie īpatņi, bet lielākie kauli, domājams, norāda uz vecāku indivīdu klātbūtni. Maksimālais fosiliju garums oriktocenoze ir 320 mm (*Psammosteus* ventrālais vairogs), 25% visu kaulu ir 1-55 mm intervālā, 50% fosiliju ir 1-115 mm, bet 75% 1-165 mm garas.

4.1.1. tabula

Galvenā devona lauka (MDF) Pamūšas reģionālā stāva mugurkaulnieku fosiliju saraksts (pēc Esin et al., 2000) un Langsēdes atrodnē identificētas sugas

Table 4.1.1.

List of vertebrates from the Pamūšis Regional Stage of the Main Devonian Field (MDF; after Esin et al., 2000) and identified taxa from the Langsēde site

Grupa	Ģints/suga	Langsēdes atrodne		MDF
		LDM Ģ 99	2008. gada materiāls	
Heterostraco- morpha	<i>Psammosteus falcatus</i> Gross	+	+	+
	<i>P. tenuis</i> Obruchev	-	-	+
	<i>Psammosteus</i> sp.	+	+	-
	<i>Obruchevia heckeri</i> (Obruchev)	-	-	+
Placodermi	<i>Bothriolepis maxima</i> Gross	+	+	+
	<i>B. evaldi</i> Lyarskaja	+	-	+
	<i>Asterolepis ? amulensis</i> Lyarskaja	+	-	+
	<i>Grossilepis spinosa</i> (Gross)	-	-	+
	<i>Walterilepis speciosa</i> (Gross)	-	-	+
Acanthodii	<i>Devononchus laevis</i> Gross	+	+	+
	<i>Acanthodii</i> gen. et sp. indet.	+	+	-
Sarcopterygii	<i>Holoptychius</i> cf. <i>nobilissimus</i> Ag.	+	+	+
	<i>Platycephalichthys byschoffi</i> Vorobyeva	+	+	+
	" <i>Dipterus</i> " cf. <i>marginalis</i> Agassiz	-	-	+
	<i>Dipteriformes</i> gen. et sp. indet.	-	+	-
	<i>Obruchevichthys gracilis</i> Vorobyeva	-	-	+

Skeletu disartikulācija

Langsēdes oriktocenoze mugurkaulnieku atliekas ir pārstāvētas galvenokārt ar pilnīgi disartikulētām *Bothriolepis maxima* bruņu plātnēm un to fragmentiem, atsevišķām psammosteīdu bruņu plātnēm, daivspurzivju zvīņām un zobiem. Atliekas ir labi saglabātas un veseli kauli ir atrodami biežāk, nekā to fragmenti, tomēr artikulēti elementi ir reti. Ir atrasts viens artikulēts *Bothriolepis maxima* galvas vairogs (4.1.3. attēls), kurā nav saglabājušies Prm, Pmg un labais La kauli, divi dažādas saglabātības pakāpes daivspurzivju apakšžokļi, no kuriem viens ir ar preartikulāro kaulu, kā arī vairāki bruņuzivju spuru distālie segmenti.

Artikulētas psammosteīdu atliekas vispār ir ļoti retas. Arī Langsēdes oriktocenoze šī grupa ir pārstāvēta ar disartikulētām plātnēm, pārsvarā branhiālajām, bet ir atrasta arī viena ventrālā plātne. Branhiālo plātņu virsmā ornaments nav saglabājies, bet ventrālajā

plātnē ir redzami gan atsevišķi dermālie pauguriņi, gan teseras. Akantodes pārstāv tikai atsevišķi dzelkšņi un zvīņas.

4.1.2. tabula

Noteikto skeleta elementu skaits (NISP), to īpatsvars (NISP,%), minimālais īpatņu skaits (MNI) un īpatsvars (MNI,%) Langsēdes atrodnē

Table 4.1.2.

Number of identified skeletal elements (NISP), their percentage (NISP,%), minimum number of individuals (MNI) and their percentage (MNI,%) from the Langsēde site

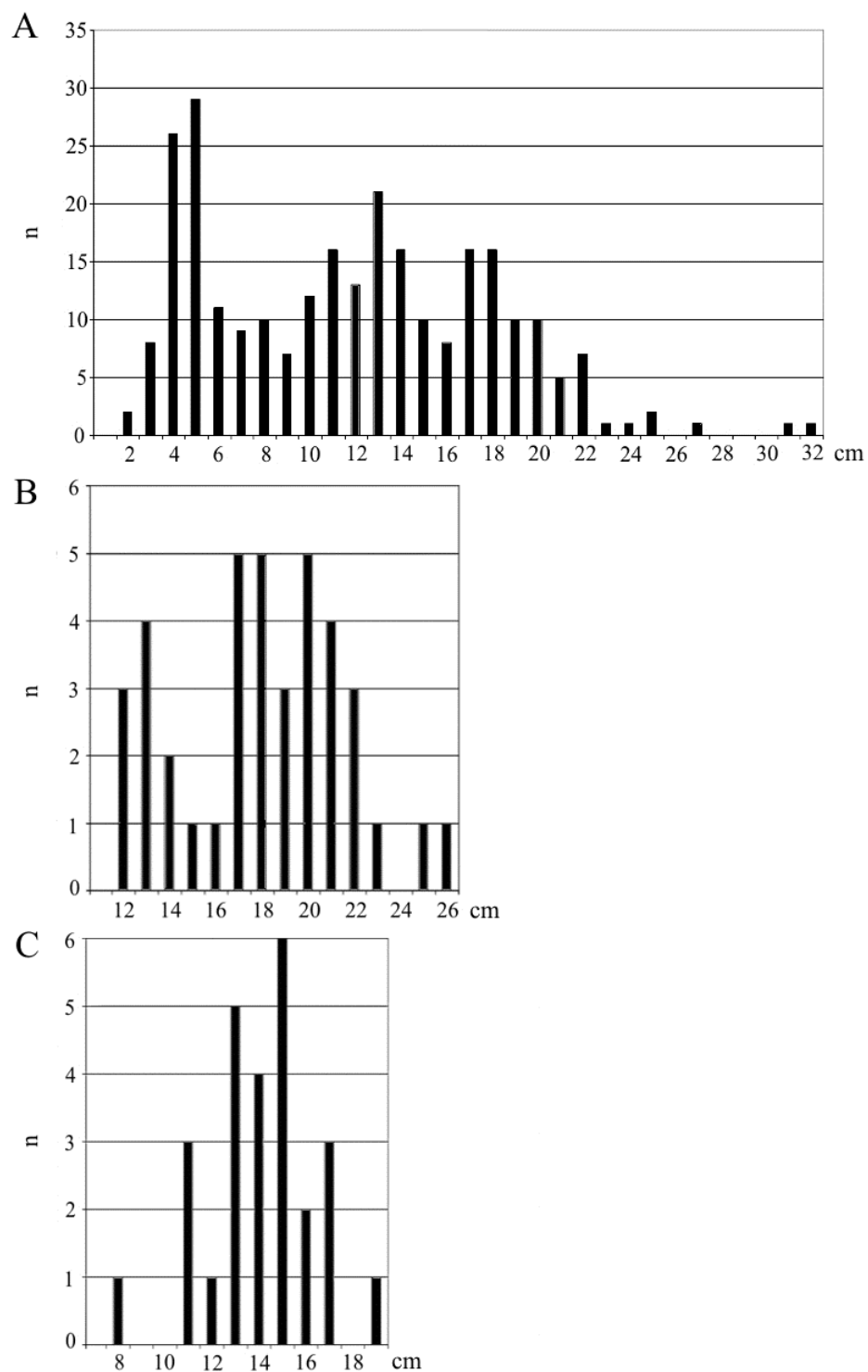
Taksons	NISP	NISP, %	MNI	MNI, %
<i>Bothriolepis maxima</i>	339	67,1	74	89,2
<i>Holoptychius</i> sp.	136	26,9	3	3,6
<i>Platycephalichthys bischoffi</i>	19	3,8	1	1,2
<i>Psammosteus</i> sp., <i>Ps. falcatus</i>	8	1,6	4	4,8
<i>Devononchus laevis</i>	3	0,6	1	1,2
Kopā	505	100,0	83	100,0

Artikulācijas indekss visām makroskopiskajām atliekām (neskaitot akantožu dzelkšņus), ir ļoti zems un sasniedz tikai 1,2%, tas pats indekss *B. maxima* galvas vairogiem ir tikai nedaudz lielāks – 1,4%, bet vislielākā artikulācijas pakāpe ir *B. maxima* spuru distālajiem segmentiem, tiem artikulācijas indekss sasniedz 5,4%. Domājams, tas norāda uz to, ka šis elements, salīdzinot ar citiem, bija noturīgāks pret disartikulāciju, un, pateicoties īpašiem savienojumiem starp tiem, distālo segmentu kaulu plātnes varēja palikt vienkopus ilgi pēc rumpja plātņu dezintegrācijas, līdzīgi kā tas ir parādīts *Asterolepis ornata* plātnēm (Upeniece, 2005).

Skeleta elementu reprezentatīvitate

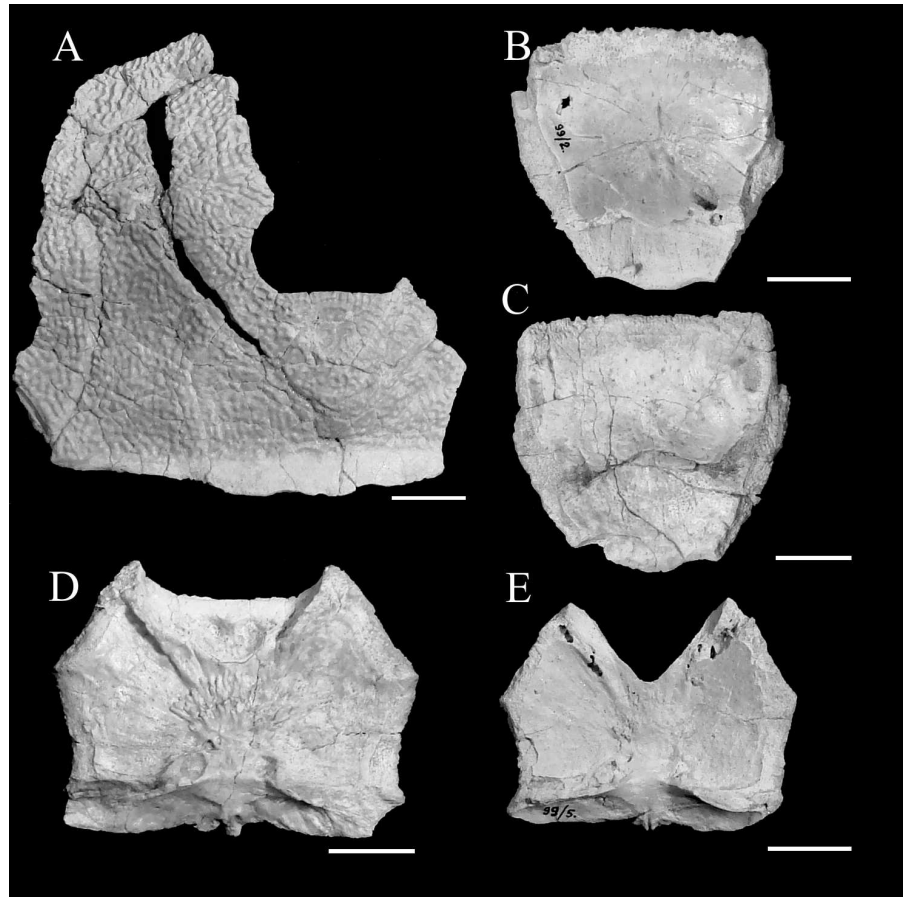
Starp *Bothriolepis maxima* skeleta elementiem priekšējās vidējās muguras plātnes (*anterior medio-dorsale*, AMD) ir izmantotas, lai noteiktu minimālo īpatņu skaitu. Tie ir nepāra skeleta elementi, un to skaits sakrīt ar minimālo īpatņu skaitu (n=74). Pārējiem skeleta elementiem ir aprēķināts to sagaidāmais skaits, izejot no MNI vai AMD plātņu skaita (4.1.3. tabula). Aizmugurējās vidējās muguras plātnes (*posterior medio-dorsale*, PMD) ir pārstāvētas jau jūtami sliktāk par AMD plātnēm - 62% no sagaidāmā skaita, bet aizmugurējās vēdera sānu plātnes (*posterior ventro-laterale*, PVL) – vēl ievērojami sliktāk (24% no sagaidāmā skaita).

Daivspurzivis pārstāv galvenokārt zvīņas un zobi, kuri ir noteikti kā piederoši *Holoptychius* sp. un *Platycephalichthys* sp. Lai arī atrasto zvīņu un zobu skaits ir visai liels, minimālais *Holoptychius* cf. *nobilissimus* īpatņu skaits ir trīs, bet *Platycephalichthys bischoffi* tikai viens īpatnis. *Holoptychius* ģintij pieder arī viens preoperkulārais kauls, viens atslēgas kauls un viens kleitrus. Ņemot vērā nelielu minimālo īpatņu skaitu, katrs no šiem elementi ir attiecīgi 1/3 no to sagaidāmā skaita. Starp ievāktajiem paraugiem ir arī viens gandrīz vesels *Platycephalichthys* apakšžoklis ar tam piestiprināto preartikulāro kaulu, kā arī fragmentēts apakšžoklis, kas, iespējams, pieder *Holoptychius*.



4.1.2. attēls. Visu skeleta elementu (A), *Bothriolepis maxima* AMD (B) un PMD (C) plātņu sadalījums pa izmēru klasēm Langsēdes oriktocenozē.

Figure 4.1.2. Size-specific distribution of all the skeletal elements (A), *Bothriolepis maxima* AMD (B) and PMD (C) plates at the Langsēde oryctocoenosis.



4.1.3. attēls. *Bothriolepis maxima* Gross, Langsēdes atsegums, Ogres svīta (pēc Lukševičs et al., 2011)

A, galvas vairogs LDM Ģ 99/68 skatā no mugurpuses, ar abradētām un noapaļotām malām. B, premediālā plātne LDM Ģ 99/2, ar abradētām un noapaļotām malām. C, premediālā plātne LDM Ģ 99/72, ar abradētām un noapaļotām malām. D, artikulētas nuhālā un postpineālā plātne LDM Ģ 99/73, ar abradētām un noapaļotām malām. E, nuhālā plātne LDM Ģ 99/5

Figure 4.1.3. *Bothriolepis maxima* Gross, Langsēde site, Ogre Formation (after Lukševičs et al., 2011)

A, head shield LDM G 99/68 in dorsal view, with abraded and rounded margins. B, premedian plate LDM G 99/2, with abraded and rounded margins. C, premedian plate LDM G 99/72, with abraded and rounded margins. D, articulated nuchal and postpineal plates LDM G 99/73, with abraded and rounded margins. E, nuchal plate LDM G 99/5

Pārējie skeleta elementi ir pārstāvēti vēl sliktāk (1-19% no sagaidāmā skaita). Starp tiem ir atsevišķi galvas vairoga kauli, tādi kā laterālais (La; n=9), premediālais (Prm; n=5), postpineālais (Pp, n=2), nuhālais (Nu; n=2) un pineālais (Pi, n=1). Psammosteīdu makroskopiskās atliekas pārstāv septiņas branhiālās plātnes un viena vesela ventrālā plātne. Branhiālās plātnes ir izmantotas, nosakot minimālo indivīdu skaitu (n=4) un ir noteiktas kā piederošas *Psammosteus* sp. un *Psammosteus* cf. *falcatus*. Līdz šim *Ps. falcatus* ventrālās plātnes netika atrastas.

Kaulu fragmentācija un abrāzija

Kaut daudzas plātnes ir gandrīz nevainojami pilnīgas (skat. 4.1.3. attēlu), tomēr starp fosilijām ir arī grūti nosakāmi fragmenti. Starp *Bothriolepis maxima* kauliem tādu ir

20%, savukārt starp daivspurzivju zvīnām un zobiem ir gan veseli, gan fragmentēti eksemplāri. Pārējās daivspurzivju atliekas ir pārsvarā saglabājušas labi. Kaula virsma vienā *Platycephalichthys* apakšzokļa malā ir viegli abradēta. Preartikulārais kauls ir nepilnīgs, jo iztrūkst tā proksimālais gals, bet citādi šis kauls ir tikai nenozīmīgi abradēts. Lielākai daļai psammosteīdu branhiālo plātņu ornamenti nav saglabāties, bet ventrālās plātnes virsmā ir atrodami labi saglabājušies atsevišķi pauguriņi un teseras.

4.1.3. tabula

Dažu *Bothriolepis maxima* skeleta elementu reprezentativitāte Langsēdes fosiliju atrodnē
Table 4.1.3.

The representation of some skeletal elements belonging to *Bothriolepis maxima* at the
Langsēde site

Plātne	Paraugu skaits		Plātņu repre- zentativitāte (%)
	Kopā	Sagaidāmais skaits	
AMD	74	74	100,0
PMD	46	74	62,1
PVL	36	148	24,3
AVL	28	148	18,9
MV	12	74	16,2
MxL	18	148	12,1
Cv ₁	18	148	12,1
ADL	16	148	10,8

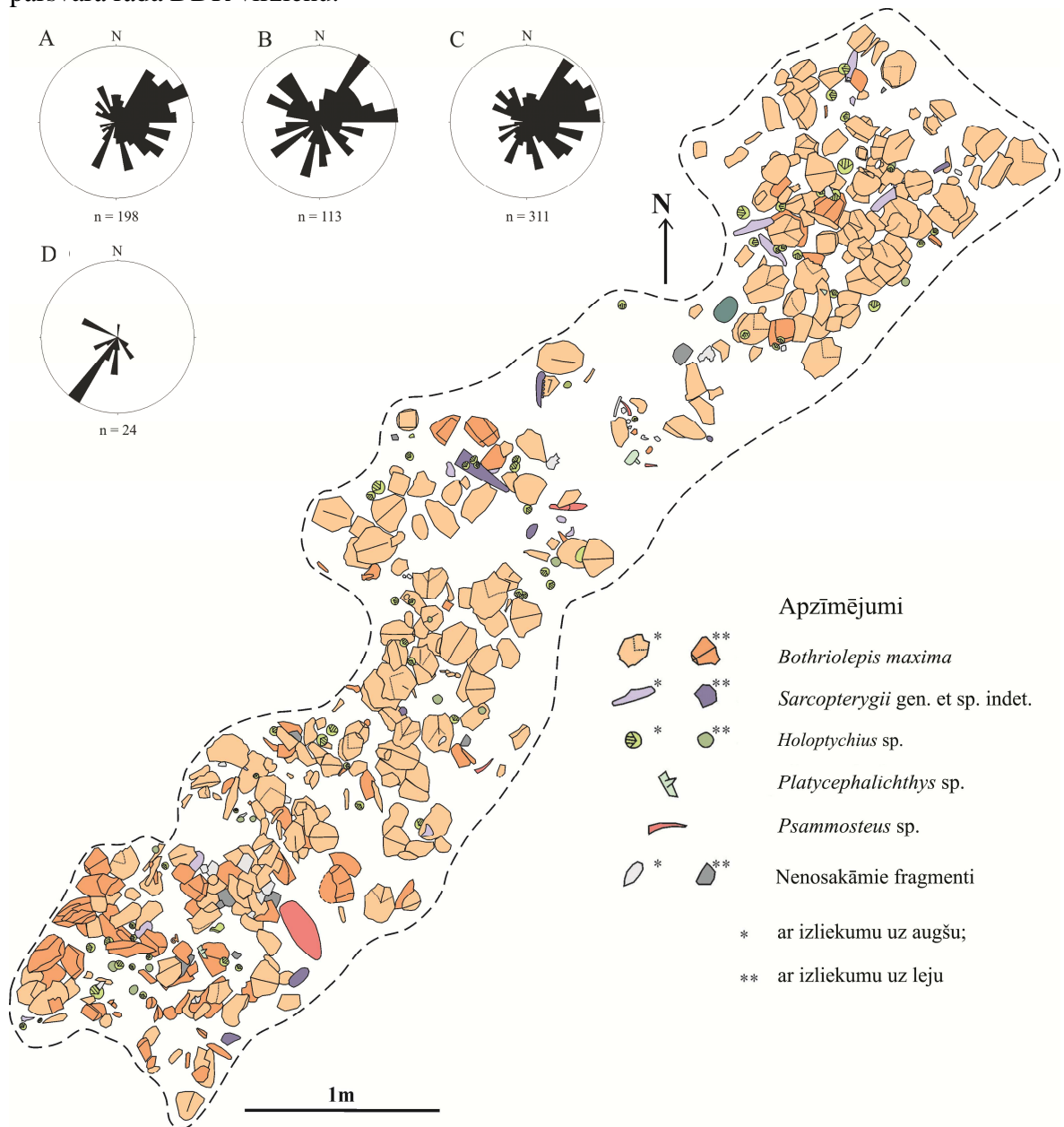
Kaula nodiluma pazīmes, kas, domājams, ir radušās zivju dzīves laikā, ir redzamas gar botriolepīdu spuru laterālajām malām. Citiem bruņuzivju kaulu abrazijs, visticamāk, ir notikusi jau pēc dzīvnieku nāves. Psammosteīdu ventrālās plātnes vidū ir redzamas izteiktas nodiluma pēdas – pazīme, kas ir raksturīga šīs grupas ventrālajām plātnēm (Obruchev, Mark-Kurik, 1965). Daudzām psammosteīdu branhiālajām plātnēm ornamenti ir abradēti praktiski pilnībā, domājams, jau pēc dzīvnieku nāves. Tikai dažu branhiālo plātņu virsmā ornamenti ir saglabāties atsevišķu dermālo pauguriņu veidā.

Dažiem botriolepīdu galvas vairoga (nuhāliem un premediāliem) kauliem ir abradētas (noapaļotas) malas (skat. 4.1.3. attēlu). Arī aizmugurējām vidējām muguras (PMD) plātnēm ir abrazijs pēdas rajonā, kas, domājams, ir iezīmējis plātnes smaguma centru, tai atrodoties pozīcijā ar izliekumu uz leju. Daudziem kaulu fragmentiem ir noapaļotas malas. Kaut arī šī pazīme varētu norādīt uz ievērojamu transportēšanas attālumu, tomēr citas sedimentoloģiskās un tafonomiskās pazīmes runā par labu kaulu izskalošanai un atkārtotai apglabāšanai. Uz to, piemēram, norāda fakts, ka kauli kopā ar mālu saveltņiem ir atrodami erozijas kanāla apakšējā daļā.

Skeleta elementu orientācija

Kaulu horizontālais izvietojums nav vienmērīgs, tajā ir izsekojamas gareniski izstieptas zonas ar augstu fosiliju blīvumu. Šīs zonas ir orientētas gandrīz perpendikulāri dominējošam slīpo slānīšu krituma azimutam mugurkaulnieku atliekas saturošajā slānī (4.1.4. attēls). Oriktocenozē dominē fosilijas, kas ir novietotas pozīcijā ar izliekumu uz augšu (76%), bet to sadalījums ir nevienmērīgs. Izrakumu laukuma ziemeļu daļā plātnes

ieguļ pārsvarā ar izliekumu uz augšu, ar izliekumu uz leju novietoto plātņu īpatsvars ir tikai 11%, bet dienvidu virzienā tas pieaug, sasniedzot 51% (4.1.4. attēls). Iegareno fosiliju orientācijā dominē DRR-ZAA virziens, bet slīpslāņojuma krituma azimutu mērījumi pārsvarā rāda DDR virzienu.



4.1.4. attēls. Horizontālais plāns un rozes diagrammas, kas parāda fosiliju orientāciju Langsēdes oriktocenozē un slīpslāņojuma krituma azimutu Ogres svītā (pēc Lukševiĉs et al., 2011)

A, visu kaulu orientācija (n=198). B, daivpurzivju zobu un akantožu dzelkšņu orientācija (n=113). C, kaulu, zobu un dzelkšņu orientācija kopā (n=311). D, slīpslāņojuma krituma virzieni Ogres svītā (n=24)

Figure 4.1.4. Horizontal plan and rose diagrams illustrating orientation of fossils from the Langsēde oryctocoenosis and dip azimuth of the cross-stratification of the Ogre Formation (after Lukševiĉs et al., 2011)

A, azimuthal orientation of all the bones measured (n= 198). B, azimuthal orientation of sarcopterygian teeth and acanthodian spines (n= 113). C, azimuthal orientation of bones, teeth and spines altogether (n= 311). D, dip azimuth of the cross-stratification of the Ogre Formation (n= 24)

4.2. Klūnu oriktocenoze

Taksonomiskais sastāvs

Klūnu fosiliju atrodnē ir atrasti visi Spārnenes reģionālā stāva (Mūru RS pēc Esin et al., 2000) mugurkaulnieku kompleksa pārstāvji. Arī visās trijās oriktocenozēs taksonomiskais sastāvs ir līdzīgs, tās sevī iekļauj bruņuzivis *Bothriolepis ornata* Eichwald, *B. jani* Lukševičs, *Phyllolepis tolli* Vasiliauskas, *Dunkleosteus* sp. un *Chelyophorus* sp., akantodes *Devononchus tenuispinus* Gross un *Homacanthus sveteensis* Gross (netika atrastas 2009. un 2010. gada izrakumos), daivspurzivis *Holoptychius* cf. *nobilissimus* Agassiz, *Platycephalichthys skuenicus* Vorobyeva, *Cryptolepis* sp., *Glyptopomus* ? sp., *Glyptolepis* ? *dellei* (Gross), *Conchodus* sp. un Dipnoi gen. et sp. indet., ka arī starspurzivis Cheirolepididae gen. indet. *Conchodus* sp. zobu plātnes ir zināmas tikai no pirmās un trešās oriktocenozes, bet Dipnoi gen. et sp. indet. atliekas – tikai no otrās un trešās oriktocenozes.

Minimālais īpatņu skaits visās trijās oriktocenozēs pēc 2009. un 2010. gada izrakumu datiem ir 126, neskatoties uz iespaidīgu skaitu reģistrēto paraugu (4.2.1. tabula).

4.2.1. tabula

Tafonomiskie pamatdati, kas ir iegūti 2009. un 2010. gadā Klūnu atrodnē. NISP, identificēto paraugu skaits; MNI, minimālais īpatņu skaits

Table 4.2.1.

Basic taphonomical data gained in the 2009 and 2010 at the Klūnas site. NISP, number of identified specimens; MNI, minimum number of individuals

Tafonomiskie pamatdati	2009. gadā	2010. gadā		
	Klūnu oriktocenoze*	1. oriktocenoze	2. oriktocenoze	3. oriktocenoze
Taksonu skaits	12	10	12	10
NISP	1416	337	327	168
MNI	89	18	19	16
Izliekuma koeficients, %	72,0	54,7	71,3	83,7
Abrāzija, %	nav noteikts	32,1	29,4	29,8
Disartikulācija, %	91	56	100	94

* 2009. gadā trīs atsevišķas oriktocenozes netika izdalītas

Šo faktu var izskaidrot ar to, ka lielāko daļu atlieku veido daivspurzivju zvīņas un zobi vai kaulu fragmenti. Apkopojot 2009. un 2010. gada datus, *Holoptychius* cf. *nobilissimus* atliekas atrodnē dominē, veidojot aptuveni trešdaļu no visām identificētajām atliekām (4.2.2., 4.2.3. tabula), bet bruņuzivju *Bothriolepis jani*, *B. ornata* un akantožu *Devononchus tenuispinus* fosilijas dominē pēc minimālā īpatņu skaita.

Bothriolepis ornata dominē pirmajā un trešajā oriktocenozē (35,3% un 31,3% no īpatņu kopskaita), bet otrajā oriktocenozē dominē *B. jani* (21,1%). *Phyllolepis tolli* un *Devononchus tenuispinus* MNI (4.2.2., 4.2.3. tabula) ir tikai nedaudz mazāks, nekā antiarhu (*Bothriolepis*). Kaut arī gan *Dunkleosteus*, gan *Chelyophorus*, gan daivspurzivis pārstāv tikai atsevišķi īpatņi, reģistrētais atlieku skaits šīm grupām ir stipri atšķirīgs – no vienīgā *Dunkleosteus* sp. atraduma līdz 745 elementiem, kas pieder *Holoptychius* cf. *nobilissimus*. Klūnu oriktocenozē kopumā dominē *H. cf. nobilissimus* atliekas, pārsvarā zvīņas un zobi. Salīdzinot trīs oriktocenozes pēc identificēto paraugu skaita (NISP), redzam, ka pirmajā dominē *H. cf. nobilissimus*, *B. ornata* un *Ph. tolli* atliekas, kuras

kopsummā veido 86,8% no NISP; otrajā oriktocenozē *H. cf. nobilissimus*, *B. ornata* un *D. tenuispinus* veido 74% no NISP. Trešajā oriktocenozē, līdzīgi pirmajai, dominē *B. ornata*, *H. cf. nobilissimus* un *Ph. tolli*, bet to kopsumma ir mazāka – tikai 66% no NISP. *Chelyophorus* atliekas ir atrastas tikai otrajā oriktocenozē; otrā oriktocenoze atšķiras no pirmās un trešās arī ar mazāku *Platycephalichthys skuenicus* īpatsvaru (4.2.2., 4.2.3. tabula) un lielāku skaitu *D. tenuispinus* dzelkšņu un *Cryptolepis* sp. zvīņu un kaulu. Pirmā un trešā oriktocenoze ir līdzīgas arī ar lielu *B. ornata* un *P. skuenicus* fosiliju īpatsvaru un salīdzinoši mazāku skaitu *Cryptolepis* sp. un *Glyptopomus* ? sp. atlieku.

4.2.2. tabula

Klūnu oriktocenožu salīdzinājums pēc identificēto paraugu skaita, NISP, un pēc minimālā īpatņu skaita, MNI, saskaņā ar 2009. un 2010. gada izrakumu datiem

Table 4.2.2.

Comparison of the Klūnas oryctocenoses by the number of identified specimens, NISP, and the minimum number of individuals, MNI, according to 2009 and 2010 data

Taksons	2009. gada materiāls		2010. gada materiāls						2009. un 2010. gadā kopā	
			1. orikto-cenoze		2. orikto-cenoze		3. orikto-cenoze			
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI
<i>Bothriolepis ornata</i>	288	21	103	6	93	3	75	5	559	28
<i>Bothriolepis jani</i>	216	35	6	1	19	4	9	2	250	41
<i>Phyllolepis tolli</i>	51	2	46	2	22	1	12	2	131	3
<i>Dunkleosteus</i> sp.	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Chelyophorus</i> sp.	3	1	0	0	1	1	0	0	4	2
<i>Devononchus tenuispinus</i> (dzelkšņi)	176	18	11	2	27	3	4	1	218	24
<i>Holoptychius</i> cf. <i>nobilissimus</i>	458	2	141	1	122	1	24	1	745	5
<i>Platycephalichthys skuenicus</i>	11	1	7	1	3	1	7	1	28	3
<i>Cryptolepis</i> sp.	131	1	13	1	26	1	33	1	203	4
<i>Glyptopomus</i> ? sp.	18	1	4	1	9	1	2	1	33	3
<i>Glyptolepis</i> ? <i>dellei</i>	14	1	2	1	1	1	0	0	17	3
“ <i>Conchodus</i> ” sp.	0	0	1	1	1	1	1	1	3	3
Dipnoi indet.	45	3	0	0	3	1	1	1	49	5
Cheirolepididae indet.	4	1	0	0	0	0	0	0	4	1
Kopā	1416	88	334	17	327	19	168	16	2245	126

Tomēr, starp šīm divām oriktocenozēm ir arī atšķirības – pirmajā oriktocenozē ir mazāks *B. jani* plātņu īpatsvars, bet trešajā oriktocenozē mazāks skaits *Ph. tolli* atlieku. Nozīmīgākā īpatnība, kas atspoguļo atšķirības starp oriktocenozēm, ir NISP *B. ornata*/NISP *B. jani* attiecība, kas ir 17,1 pirmajā oriktocenozē, 8,2 trešajā un 4,9 otrajā oriktocenozē. Attiecība starp šīm divām sugām, kas ir aprēķināta pēc MNI (MNI *B. ornata*/MNI *B. jani*), otrajā oriktocenozē ir 0,74, trešajā 2,5 un pirmajā 6,0. Šīs atšķirības ir acīmredzami saistītas ar šo divu sugu skeleta elementu atšķirīgiem izmēriem: *B. ornata* ir salīdzinoši liela zivs, bet *B. jani* ir viens no mazākiem šīs ģints pārstāvjiem.

4.2.3. tabula

Klūnu oriktocenožu salīdzinājums pēc identificēto paraugu skaita, NISP (%), un pēc minimālā īpatņu skaita, MNI (%), saskaņā ar 2009. un 2010. gada izrakumu datiem

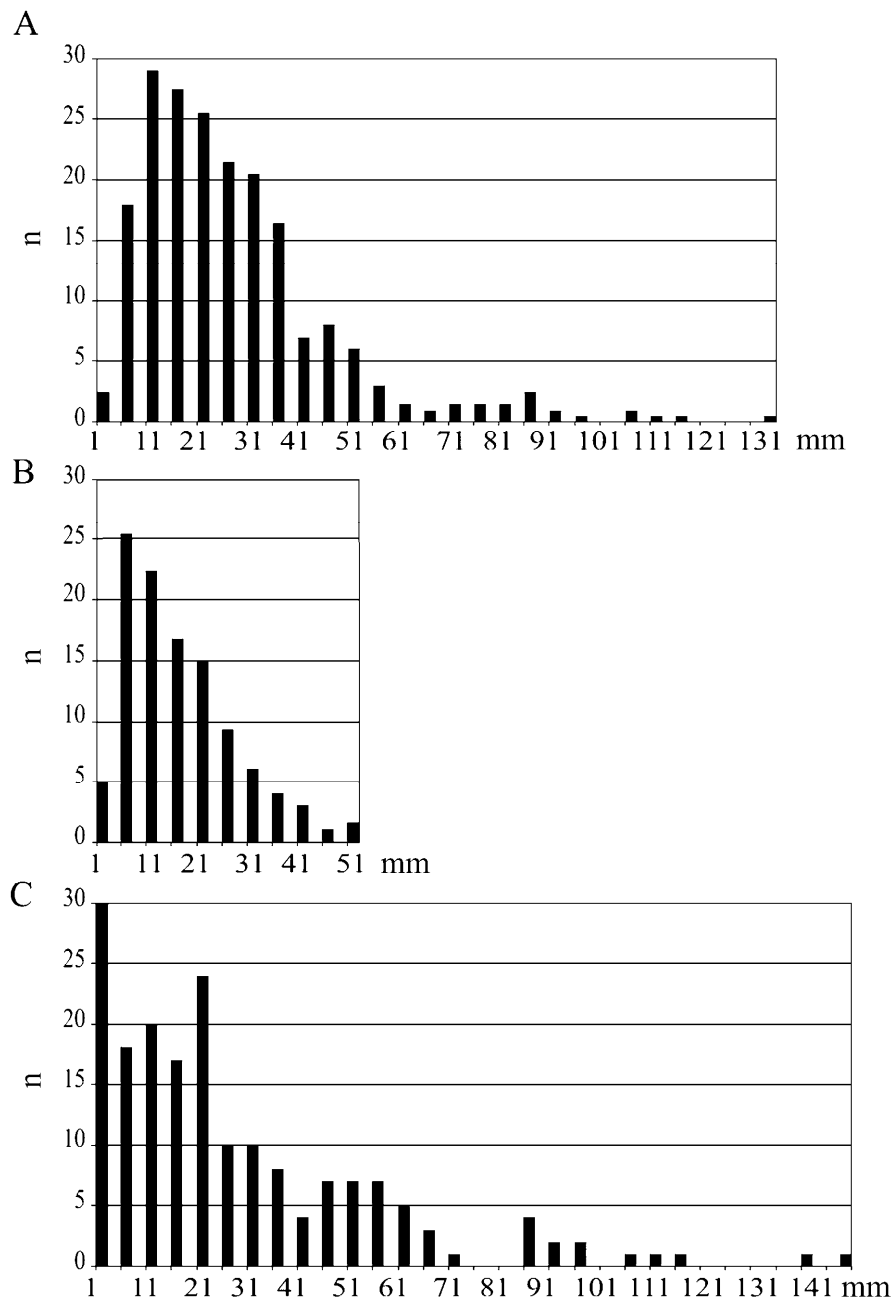
Table 4.2.3.

Comparison of the Klūnas oryctocoenoses by the number of identified specimens, NISP (%) and the minimum number of individuals, MNI (%), according to 2009 and 2010 data

Taksons	2009. gada materiāls		2010. gada materiāls						2009. un 2010. gadā kopā	
			1. orikto-cenoze		2. orikto-cenoze		3. orikto-cenoze			
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI
<i>Bothriolepis ornata</i>	20,3	23,9	30,8	35,3	28,4	15,8	44,6	31,3	24,9	22,2
<i>Bothriolepis jani</i>	15,3	39,8	1,8	5,9	5,8	21,1	5,4	12,5	11,1	32,5
<i>Phyllolepis tolli</i>	3,6	2,3	13,8	11,8	6,7	5,3	7,1	12,5	5,8	2,4
<i>Dunkleosteus</i> sp.	0,1	1,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,8
<i>Chelyophorus</i> sp.	0,2	1,1	0,0	0,0	0,3	5,3	0,0	0,0	0,2	1,6
<i>Devononchus tenuispinus</i> (dzelkšņi)	12,4	20,5	3,3	11,8	8,3	15,8	2,4	6,3	9,7	19,0
<i>Holoptychius</i> cf. <i>nobilissimus</i>	32,3	2,3	42,2	5,9	37,3	5,3	14,3	6,3	33,2	4,0
<i>Platycephalichthys skuenicus</i>	0,8	1,1	2,1	5,9	0,9	5,3	4,2	6,3	1,2	2,4
<i>Cryptolepis</i> sp.	9,3	1,1	3,9	5,9	8,0	5,3	2,0	6,3	9,0	3,2
<i>Glyptopomus</i> ? sp.	1,3	1,1	1,2	5,9	2,8	5,3	1,2	6,3	1,5	2,4
<i>Glyptolepis</i> ? <i>dellei</i>	1,0	1,1	0,6	5,9	0,3	5,3	0	0	0,8	2,4
“ <i>Conchodus</i> ” sp.	0,0	0	0,3	5,9	0,3	5,3	0,6	6,3	0,1	2,4
Dipnoi indet.	3,2	3,4	0,0	0,0	0,9	5,3	0,6	6,3	2,2	4,0
Cheirolepididae indet.	0,3	1,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,8

Skeleta elementu sadalījums pa izmēru klasēm

Skeleta elementu sadalījums pa izmēru klasēm ir noteikts tikai 2010. gada materiālam (4.2.2. attēls) Garākais kauls no Klūnu oriktocenozes pēc 2010. gada datiem ir *B. ornata* PVL (154 mm). Pēc izmēra vislabāk šķirotas ir otrās oriktocenozes fosilijas, te maksimālais kaulu garums ir tikai 56 mm un 75% visu kaulu atrodas intervālā starp 1 un 24 mm. Pirmajā oriktocenoze atlieku šķirotība ir nedaudz sliktāka, 75% kaulu atrodas 1-36 mm intervālā, bet maksimālais garums sasniedz 138 mm. Trešajā oriktocenoze 75% kauliem garums ir no 1 līdz 39 mm, bet lielākajam garums sasniedz 154 mm. Skeleta elementu sadalījums pa izmēru klasēm ir analizēts, izmantojot Stjūdenta kritēriju. Analīzes rezultāti rāda, ka starp pirmo un otro un starp otro un trešo oriktocenozi pastāv būtiskas atšķirības, bet atšķirība starp pirmo un trešo oriktocenozi ir statistiski nebūtiska.



4.2.2. attēls. Mugurkaulnieku fosiliju sadalījums pa izmēru klasēm Klūnu atrodnē pēc 2010. gada izrakumu datiem. A, pirmajā oryctocenoze; B, otrajā oryctocenoze; C, trešajā oryctocenoze; n, paraugu skaits (pēc Vasiļkova et al., 2012)

Figure 4.2.2. Size-specific distribution of the vertebrate fossils from the Klūnas site, according to data of excavations of the 2010. A, the 1st oryctocoenosis; B, the 2nd oryctocoenosis; C, the 3rd oryctocoenosis; n, number of specimens (after Vasiļkova et al., 2012)

Skeletu disartikulācija

Mugurkaulnieku atliekas Klūnu oriktocenoze ir pārstāvētas pārsvarā ar pilnīgi disartikulētām bruņuzivju plātnēm un plātņu fragmentiem, daivspurzivju zvīņām un zobiem, reti galvas un plecu joslas kauliem, kā arī akantožu dzelkšņiem un zvīņām. No pirmās un trešās oriktocenozes ir zināmi daži artikulēti bruņuzivju skeleta elementi, divi daļēji artikulēti *Holoptychius* zvīņojuma paraugi, kā arī artikulēti *Holoptychius* un *Platycephalichthys* apakšžokļi. Otrajā oriktocenoze ir zināmi tikai atsevišķi, neartikulēti kauli.

Bruņuzivju atlieku vidū ir daži artikulēti spuru distālie segmenti, nepilnīgs *B. ornata* galvas vairogs, kā arī daļa no *B. ornata* rumpja, kas sastāv no AMD, PMD un abām miksilaterālajām plātnēm. Disartikulācijas indekss Klūnu oriktocenoze kopumā ir ļoti augsts, tas pārsniedz 90%. Augstākais artikulācijas indekss – 44% - ir pirmajā oriktocenoze, rēķinot atsevišķi *B. ornata* galvas vairogiem, tas sasniedz 50%, bet spuru distālajiem segmentiem – 17%. Trešajā oriktocenoze artikulācijas indekss *B. ornata* galvas vairogiem ir 20%, bet visām makroskopiskajām atliekām tas ir tikai 6%. Tātad, Klūnu oriktocenoze *B. ornata* galvas vairogi ir bijuši visnoturīgākie pret disartikulāciju, līdzīgi kā tas ir parādīts bruņuzivs *Asterolepis ornata* galvas vairogiem no Lodes mālu karjera (Upeniece, 1999).

Skeleta elementu reprezentativitāte

Skeleta elementu reprezentativitātes analīze ir iespējama tikai divām bruņuzivju sugām, *B. ornata* un *B. jani*, kuras 2009. un 2010. gada materiālā pārstāv vairāki īpatņi (attiecīgi 28 un 41, 4.2.4. tabula). Šīm divām sugām piederošu dažādu skeleta elementu reprezentativitātes salīdzinājums parāda, ka mazākas zivs, *B. jani*, atliekas ir šķīrotas daudz labāk, nekā tas ir pēc izmēra lielākajai *B. ornata*. Gandrīz visas *B. ornata* plātnes ir pārstāvētas labi, izņemot muguras vidējo plātņi (*medio-ventrale*, MV), kas ir gandrīz plakana un salīdzinos plāna plātne. Pārsteidzoši labi ir pārstāvētas tādas galvas vairoga plātnes kā nuhālā (*nuchale*, Nu), laterālā (*laterale*, La) un premediālā (*premediale*, Prm) plātne. Artikulēti galvas vairogi veido 21,4% no to sagaidāmā skaita (MNI=28), kas ir neparasti daudz. Starp *B. jani* rumpja plātnēm labi pārstāvētas ir tikai viegli izliektas (AMD, PMD) plātnes, savukārt tādas, kā priekšējā muguras sānu (*anterior dorso-laterale*, ADL), priekšējā vēdera sānu (*anterior ventro-laterale* AVL), sānu jauktā (MxL) un aizmugurējā vēdera sānu (*posterior ventro-laterale*, PVL), ir pārstāvētas sliktāk. Ir atrasts tikai viens artikulēts *B. jani* galvas vairogs, bet MV, paranuhāle (Pn), postpineāle (Pp), pineālā (Pi) un postmarginālā (Pmg) plātne 2009. un 2010. gada izrakumos nav atrastas.

Detalizēta *B. ornata* un *B. jani* skeleta elementu reprezentativitātes analīze trijās oriktocenozēs nav iespējama neliela minimālā īpatņu skaita dēļ. Tomēr dažas tendences var tikt izsekotas. Piemēram, *B. ornata* skeleta elementi pirmajā oriktocenoze ir pārstāvēti labāk nekā *B. jani* skeleta elementi. Neskatoties uz to, ka otrajā oriktocenoze *B. jani* un *B. ornata* MNI ir vienādi, *B. jani* atliekas ir labi šķīrotas, un daudzas plātnes te nav pārstāvētas vispār.

Phyllolepis tolli, salīdzinot ar botriolepīdiem, ir pārstāvēts sliktāk, ir atrastas sešas spināles, divas ADL, viena AVL, viena PVL un Pn plātne, kā arī liels skaits nenosakāmu fragmentu. Minimālais īpatņu skaits šai sugai ir tikai 3, kas ir ļoti maz, ņemot vērā, ka kopumā ir atrasti vairāk nekā 120 šai sugai piederošo plātņu fragmenti. Pārējās bruņuzivis ir zināmas no atsevišķiem fragmentāriem atradumiem, bet akantožu makroatliekas pārstāv tikai dzelkšņi.

Daivspurzivju skeleta elementu reprezentativitāte trijās oriktocenožēs variē maz, tās pārstāv galvenokārt zvīņas, zobi vai zobu plātnes, reti atsevišķi galvaskausa un plecu joslas kauli. Ir atrasti divi daļēji artikulēti *Holoptychius* cf. *nobilissimus* un *Platycephalichthys skuenicus* apakšžokļi.

4.2.4. tabula

Dažu *Bothriolepis ornata* un *B. jani* skeleta elementu reprezentativitāte pēc 2009. un 2010. gada datiem

Table 4.2.4.

The representation of some skeletal elements belonging to *Bothriolepis ornata* and *B. jani*, based on material of the 2009 and 2010

Plātne	<i>Bothriolepis ornata</i>			<i>Bothriolepis jani</i>		
	Paraugu skaits		Reprezentativitāte, %	Paraugu skaits		Reprezentativitāte, %
	Kopā	Sagaidāmais skaits		Kopā	Sagaidāmais skaits	
AMD	23	28	82,1	41	41	100,0
PMD	28	28	100,0	24	41	58,5
AVL	31	56	55,4	20	82	24,4
PVL	27	56	48,2	24	82	29,3
Nu	16	28	57,1	8	41	19,5
MxL	23	56	41,1	18	82	22,0
ADL	22	56	39,3	13	82	15,9
La	26	28	46,4	5	41	12,2
Prm	12	28	42,9	2	41	4,9
Galvas vairogis	6	28	21,4	1	41	2,4
MV	2	28	7,1	0	41	0,0

Kaulu fragmentācija un abrāzija

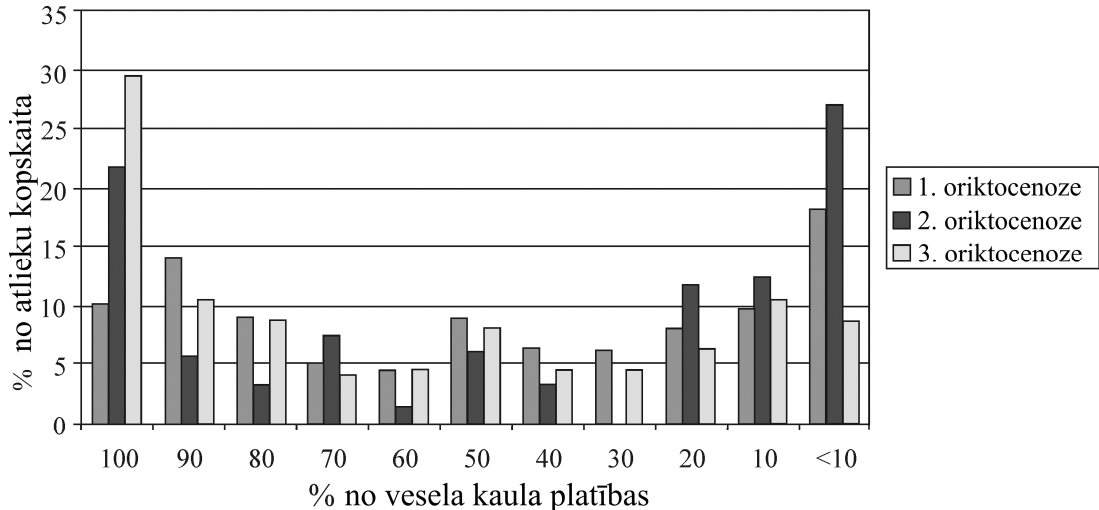
Viena no galvenajām pazīmēm, kas raksturo Klūnu mugurkaulnieku fosiliju atrodni, ir liels skaits fragmentāro atlieku, kas vairākas reizes pārsniedz veselu kaulu skaitu. Fragmentācijas indekss mainās no 89,9% pirmajā oriktocenožē līdz 78,3% otrajā un 70,5% trešajā oriktocenožē. Pirmajā oriktocenožē tādi kauli, kas saglabājušies par 90% un vairāk no kaula sākotnējās platības, veido 24% no fosiliju kopskaita, 8,9% visu kaulu ir saglabājušies par 50%, 35,9% atlieku saglabājušies par 25%, bet 18,1% veido fragmenti, kuri saglabājušies par 10% un mazāk (4.2.3. attēls).

Otrajā oriktocenožē par 90% ir saglabājušies 27,4% visu atlieku, par 25% jau 50,9% (ieskaitot 26,9% kaulu, kas saglabājušies par 10% un mazāk). Trešā oriktocenoze no pārējām divām atšķiras ar lielāku veselu kaulu īpatsvaru (29,5%), kā arī ar zemāku skaitu fragmentu, kuri saglabājušies par 10% un mazāk (8,7%).

2009. gada materiālā artikulētajam *B. ornata* bruņu fragmentam, kuru veido AMD, PMD un abas MxL (muzeja kolekcijas numurs LDM Ģ 100/542) visas plātnes ir nepilnīgas, bet starp dažādas saglabātības pakāpes plātnēm galvas vairogam LDM Ģ 100/543 tikai Pmg un Pn plātnes ir veselas, nuhālais kauls saglabājies par 60% un laterālais kauls par 40%.

Kā ir secinājusi A. Bērensmējere (Behrensmeyer, 1990), dēdējuši kauli ir vairāk pakļauti abrāzijai un vieglāk tiek salauzti, salīdzinot ar „svaigiem” straujju

transportēšanas laikā, bet kaulu malu noapaļotība ir svarīga pārgulsnēšanas pazīme. Klūnu oriktocenozē 71% visu atlieku ir gandrīz vai pilnīgi neskartas, labi saglabājušās malas, 21% kaulu malas ir nedaudz noapaļotas, bet 8% fosiliju tās ir ievērojami noapaļotas. Mugurkaulnieku atliekas, kuru malas ir noapaļotas, visticamāk ir izskalotas un atkārtoti apglabātas, bet tās, kuru malas ir labi saglabājušās, domājams, netika pārgulsnētas.

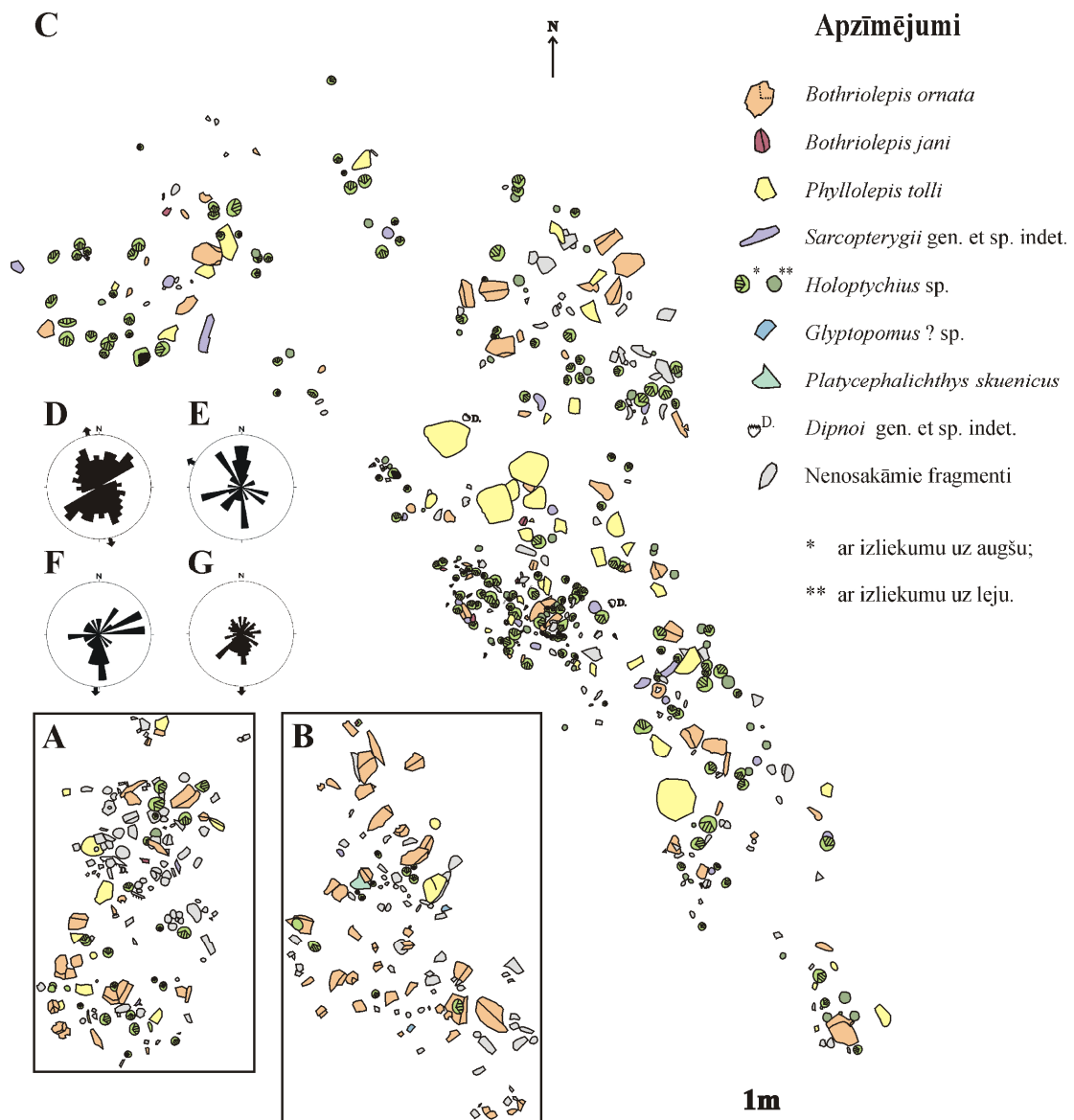


4.2.3. attēls. Veselu un salauztu skeleta elementu īpatsvars Klūnu atrodnes trijās oriktocenozēs pēc 2010. gada izrakumu datiem (pēc Vasiļkova et al., 2012)

Figure 4.2.3. Proportions of intact and broken skeletal elements from the three orictocoenoses, the Klūnas site, according to the data of excavations of the 2010 (after Vasiļkova et al., 2012)

Skeleta elementu orientācija

Fosiliju horizontālā izvietojumā var izsekot zonas ar paaugstinātu un pazeminātu kaulu sakārtojuma blīvumu (4.2.4. attēls). Zonās ar paaugstinātu kaulu koncentrāciju var būt daudzveidīgi dažāda izmēra skeleta elementi, bet pazemināta blīvuma zonas var iedalīt divās grupās: 1) ar ierobežotu skaitu lielo kaulu un 2) ar izkliedētām neliela izmēra zvīņām un kaulu fragmentiem. Pēc formas un izmēra zonas plānā nedaudz atgādina zemūdens grēdas, bet šo novērojumu vajadzētu pārbaudīt, atsedzot lielāku laukumu. Augstākais ar izliekumu uz augšu novietoto plātņu īpatsvars (83,7%) ir trešajā oriktocenozē. Otrajā oriktocenozē tas ir nedaudz zemāks (71,3%), bet pirmajā sasniedz apmēram pusi no visām apskatītajām plātnēm (54,7%). Akantožu dzelkšņu linearitātes mērījumi (n=115), kas veikti 2009. un 2010. gadā, rāda divus dominējošos virzienus: ZZR-DDA un ZA-DR, bet rezultējošais no šiem diviem virzieniem gandrīz sakrīt ar Z-D virzienu (4.2.4. D attēls, diagrammā ir parādīta bidirekcionāla orientācija). Daivspurzivju zobu (n=38) gali ir orientēti pārsvarā Z vai D virzienā, vai arī uz RDR, bet rezultējošais vektors ir vērsts uz ZR (4.2.4. E attēls). Šādu orientāciju var izskaidrot ar to, ka zobi pārsvarā novietojas ar spico galu pret straumi. Bruņuzivju un daivspurzivju kauliem ar garuma/platuma attiecību lielāku par 3 (piemēram, botriolepīdu atsevišķi spuru kauli un veseli distālie segmenti, *Holoptychius* kleitruma fragmenti u.c., n=33) arī ir divi dominējošie orientācijas virzieni, viens gandrīz precīzi uz dienvidiem, bet otrs perpendikulāri tam, uz austrumiem (4.2.4. F attēls). Visu mērījumu kopsumma (n=186) uzrāda dienvidu virzienu (4.2.4.G attēls). Slīpslāņojuma elementu mērījumi liecina par to, ka paleostraumes plūdušas no ZZR uz DDA.



4.2.4. attēls. Horizontālais plāns un rozes diagrammas, kas parāda fosiliju orientāciju Klūnu atrodnē (linearitātes mērījumi veikti 2009. un 2010. gadā, pēc Vasiļkova et al., 2012)

A, pirmā oryctocenoze; B, trešā oryctocenoze; C, fosiliju iegula, kas atbilst pirmajai oryctocenozei, pēc 1990. gada izrakumu datiem. Rozes diagrammas rāda: D, akantožu dzelkšņu orientācija (n=115); E, daivspurzivju zobu orientāciju (n=38); F, iegarenu bruņozivju un daivspurzivju kaulu orientāciju ar garuma un platuma attiecību lielāku par 3 (n=33); G, visu mērījumu kopsomma (n=186)

Figure 4.2.4. Horizontal plan and rose diagrams, illustrating orientation of fossils at the Klūnas site (measurements of azimuthal orientation made in the 2009 and 2010, after Vasiļkova et al., 2012)

A, the 1st oryctocoenosis; B, the 3rd oryctocoenosis; C, bone bed, corresponding to the 1st oryctocoenosis, according to the data of excavations of 1990. Rose diagrams show the orientation of: D, acanthodian spines (n=115); E, sarcopterygian teeth (n=38); F, elongated bones of placoderms and sarcopterygians with the length/width ratio larger than 3 (n=33); G, sum of all measurements (n=186)

4.3. Cieceres oriktocenoze

Taksonomiskais sastāvs

Cieceres oriktocenozi veido mugurkaulnieku fosiliju sakopojums, kas, saskaņā ar sastādīto griezumu (Lukševičs, Zupiņš, 2004; skat. 2.3. attēlu) ietilpst 6. slānī. Salīdzinot ar Ketleru reģionālā stāva mugurkaulnieku asociācijas sastāvu Galvenā devona lauka teritorijā, faunas daudzveidība Cieceres oriktocenoze ir nedaudz pieticīgāka (4.3.1. tabula). Bruņuzivs *Bothriolepis ciecere* fosilijas ir atrastas gan 1970.-1995., gan 2011. gada izrakumu laikā, savukārt *Chelyophorus* sp. fosilijas, kas ir zināmas no Galvenā devona lauka teritorijas, Cieceres oriktocenoze nav atrastas. Akantodes oriktocenoze pārstāv "*Devononchus*" *ketleriensis* Gross, kā arī "*Devononchus*" *tenuispinus* Gross, kas nav iekļauts Ketleru reģionālā stāva mugurkaulnieku asociācijas sastāvā Galvenā devona lauka teritorijā (Esin et al., 2000).

Palaeonisci gen. et sp. indet. fosilijas ir 1970.-1995. gadu izrakumu materiālā, bet 2011. izrakumos tās nav atrastas. Starp daivspurzivju sugām *Holoptychius* cf. *nobilissimus* Agassiz, *Ventalepis ketleriensis* Schultze, *Glyptopomus* ? *bystrowi* (Gross) un *Cryptolepis grossi* Vorobyeva ir zināmas gan iepriekšējo gadu, gan 2011. gada izrakumu materiālā, bet *Orlovichthys* cf. *limnatis* Krupina fosilijas ir atrastas 1970., 1981. un 1995. gada izrakumos (Lukševičs, Zupiņš, 2004). Tetrapoda *Ventastega curonica* Ahlberg, Lukševičs et Lebedev fosilijas ir 1970.-1995. un 2011. gada materiālā.

Minimālais īpatņu skaits (MNI) ir aprēķināts, izmantojot makroskopiskās atliekas, ieskaitot akantožu dzelkšņus (4.3.2., 4.3.3. tabula). Gan pēc noteikto paraugu kopskaita, gan pēc minimālā īpatņu skaita oriktocenoze izteikti dominē *Bothriolepis ciecere* (193 īpatņi), 1970.-1995. gada izrakumu materiālā šai sugai piederošo īpatņu īpatsvars sasniedz 79,09%, 2011. gada izrakumu materiālā tas ir vēl augstāks – 90,6%, bet ņemot vērā visu iegūto materiālu, tas veido 85,02%. Tetrapods *Ventastega curonica* pēc minimālā īpatņu skaita (12 īpatņi, kas veido 5,29% no īpatņu kopskaita) ierindojas otrajā vietā, 1970.-1995. gada izrakumu materiālā šai sugai piederošu īpatņu īpatsvars ir vēl lielāks (8,18%). Trešais lielākais īpatņu skaits oriktocenoze pieder daivspurzivij *Cryptolepis grossi* (3,08%), no kuras tikai nedaudz atpaliek *Holoptychius* cf. *nobilissimus* īpatņu skaits (2,64%). Pēc 1970.-1995. gada izrakumu datiem šim divām sugām piederošs īpatņu īpatsvars ir vienāds (3,64%).

Pārējās sugas oriktocenoze ir pārstāvētas ar visai nelielu MNI, akantodes visā materiālā pārstāv tikai trīs īpatņi, *Holoptychius* cf. *nobilissimus* seši īpatņi, no pārējām daivspurzivju sugām, *Ventalepis ketleriensis*, *Glyptopomus* ? *bystrowi*, *Orlovichthys* cf. *limnatis* katru pārstāv tikai divi īpatņi. Tomēr skeleta elementu kopskaits daivspurzivju sugām atšķiras ievērojami. *Holoptychius* cf. *nobilissimus* visā materiālā pārstāv 200 un *Cryptolepis grossi* - 111 skeleta elementi, savukārt *Ventalepis ketleriensis* tikai 13, *Glyptopomus* ? *bystrowi* un *Orlovichthys* cf. *limnatis* - katru pārstāv tikai divi atradumi.

Skeleta elementu sadalījums pa izmēru klasēm

Cieceres oriktocenoze fosilijas ir diezgan labi šķirotas pēc izmēra (4.3.1., 4.3.2. attēls). Gan 1970.-1995. gan 2011. gada izrakumu dati liecina par to, ka maksimālais kaulu garums (20-23 cm) ir *Ventastega curonica* apakšžokļiem, bet 75% visu fosiliju atrodas 1-6 cm intervālā, pārsvarā tās ir *Bothriolepis ciecere* plātnes un daivspurzivju zvīņas. *Holoptychius* zvīņu izmērs pēc 2011. gada datiem ir no 1,3 līdz 6,0 cm, *Bothriolepis ciecere* AVL plātnes sasniedz 17,5 cm, PVL 13,8 cm garumu, bet maksimālais AMD

garums ir tikai 7,0 cm. Garākā MxL plātne pēc 2011. gada izrakumu datiem sasniedz 12,5 cm, bet ADL 9,8 cm.

Pēc 1970.-1995. gada izrakumu materiāla aprēķinātais *B. ciecerē* muguras bruņu garums (4.3.1.C attēls) rāda, ka oriktocenoze ir sastopami pieaugušie un gados vecākie īpatņi, bet mazuļi nav atrasti (Lukševičs, Zupiņš, 2004). Šo pieņēmumu apstiprina arī pēc 2011. gada datiem aprēķinātais (Lukševičs, 2012) *B. ciecerē* ķermeņa garums (4.3.1.D attēls).

4.3.1. tabula

Galvenā devona lauka (MDF) Ketleru reģionālā stāva mugurkaulnieku fosiliju saraksts (pēc Esin et al., 2000) un Cieceres atrodnē identificētas sugas 1970.-1995. gadu (pēc Lukševičs, Zupiņš, 2004) un 2011. gada izrakumos

Table 4.3.1.

List of vertebrates from the Ketleri Regional Stage of the Main Devonian Field (MDF; after Esin et al., 2000) and identified taxa from the Ciecere site during the excavations of the 1970-1995 (after Lukševičs, Zupiņš, 2004) and the 2011

Grupa	Ģints/suga	Cieceres atrodne		MDF
		1970.-1995. g.	2011. g.	
Placodermi	<i>Bothriolepis ciecerē</i> Lyarskaja	+	+	+
	<i>Chelyophorus</i> sp.	-	-	+
Acanthodii	<i>“Devononchus” tenuispinus</i> Gross	+	?	-
	<i>“Devononchus” ketleriensis</i> Gross	+	?	+
	Acanthodii gen.et sp.indet.	+	+	-
Palaeonisci	Palaeonisci gen. et sp. indet.	+	-	+
Sarcopterygii	<i>Holoptychius</i> cf. <i>nobilissimus</i> Agassiz	+	+	+
	<i>Ventalepis ketleriensis</i> Schultze	+	+	+
	<i>Glyptopomus ? bystrowi</i> (Gross)	+	+	+
	<i>Cryptolepis grossi</i> Vorobyeva	+	+	+
	Struniiformes gen. indet.	-	-	+
	<i>Orlovichthys</i> cf. <i>limnatis</i> Krupina	+	-	+
	Dipnoi indet.	-	+	-
Tetrapoda	<i>Ventastega curonica</i> Ahlberg, Lukševičs et Lebedev	+	+	+

Skeletu disartikulācija

Cieceres oriktocenoze mugurkaulnieku atliekas pārstāv pārsvarā pilnīgi disartikulētas bruņuzivs *Bothriolepis ciecerē* plātnes un plātņu fragmenti, daivspurzivju zvīņas un zobi, tetrapoda *Ventastega curonica* atsevišķi galvas un plecu joslas kauli un zobi. Pēc 2011. gada datiem artikulēti skeleta fragmenti ir reti, starp tiem ir daži *B. ciecerē* galvas vairogī, viens distālais segments, trīs *Ventastega curonica* apakšžokļi, no kuriem divi (labais un kreisais) pieder vienam īpatnim, un žokļu fragmenti. 1970.-1995. gada izrakumu materiālā ir artikulētas *B. ciecerē* galvas vairoga, rumpja bruņu un spuru daļas, veseli četrkāju un daivspurzivju apakšžokļi un artikulētas galvaskausu daļas. Lielākā daļa artikulēto elementu pieder *B. ciecerē* un *Ventastega curonica* (Lukševičs, Zupiņš, 2004).

Disartikulācijas indekss Di 1970.-1995. gada materiālā ir aprēķināts bruņuzivs *B. ciecerē*, daivspurzivju *Holoptychius* cf. *nobilissimus* un *Cryptolepis grossi*, kā arī tetrapoda *Ventastega curonica* skeletiem. *B. ciecerē* galvas vairogiem (n=12) tas ir 86%, AVL

plātnēm, kas atrastas savienojumā ar spuras proksimālo daļu (n=18) Di=90%, bet spuru proksimāliem segmentiem (n=7) Di=96%. Diviem paraugiem, LDM Ģ 81/58-60 un 81/83, ir daļēji saglabājusies rumpja bruņu muguras siena (Di=98%) un trīs paraugiem (LDM Ģ 81/41, 81/81 un 81/82) ir nepilnīgi saglabājusies vēdera siena (Di=97%). Starp *Holoptychius* cf. *nobilissimus* fosilijām ir trīs daļēji saglabājušies apakšžokļi, kuriem disartikulācijas indekss ir 63%, bet *Cryptolepis grossi* pieci žokļi (Di=38%). *Ventastega curonica* ir atrasti 14 pilnīgi vai daļēji saglabājušies artikulēti žokļi (Di=22%), divi vaigi (Di=89%), viens artikulēts galvaskausa fragments (Di=89%).

4.3.2. tabula

Noteikto paraugu skaits (NISP) un minimālais īpatņu skaits (MNI) Ciecere atrodnē pēc 1970.-1995. (Lukševičs, Zupiņš, 2004) un 2011. gada izrakumu datiem

Table 4.3.2.

Number of identified specimens (NISP) and minimum number of individuals (MNI) from the Ciecere site according to the 1970-1995 (Lukševičs, Zupiņš, 2004) and the 2011 excavation data

Taksons	1970.-1995. gada izrakumi		2011. gada izrakumi		Kopā	
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI
<i>Bothriolepis ciecere</i>	664	87	379	106	1043	193
<i>Acanthodii</i>	2	2	3	1	5	3
<i>Holoptychius</i> cf. <i>nobilissimus</i>	96	4	104	2	200	6
<i>Ventalepis ketleriensis</i>	12	1	1	1	13	2
<i>Glyptopomus ? bystrowi</i>	2	1	1	1	3	2
<i>Cryptolepis grossi</i>	88	4	23	3	111	7
<i>Orlovichthys</i> cf. <i>limnatis</i>	3	2	0	0	3	2
<i>Ventastega curonica</i>	42	9	25	3	67	12
Kopā	909	110	536	117	1445	227

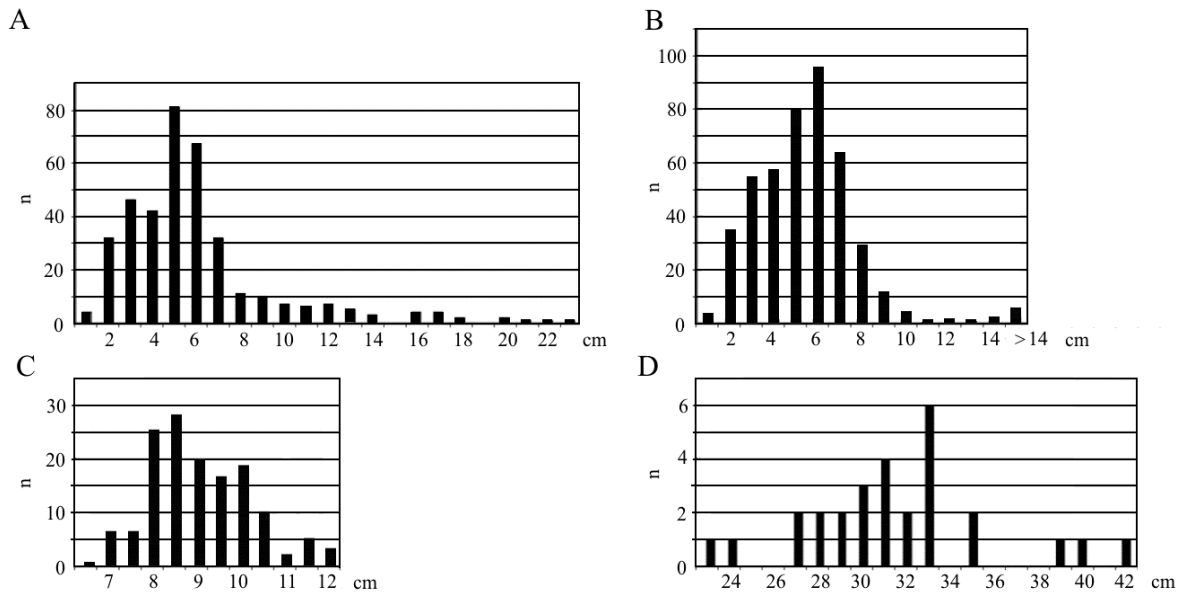
4.3.3. tabula

Noteikto paraugu īpatsvars (NISP, %) un minimālais īpatņu īpatsvars (MNI, %) Ciecere atrodnē pēc 1970.-1995. (Lukševičs, Zupiņš, 2004) un 2011. gada izrakumu datiem

Table 4.3.3.

Percentage of identified specimens (NISP, %), and minimum number of individuals (MNI, %) from the Ciecere site according to the 1970-1995 (Lukševičs, Zupiņš, 2004) and the 2011 excavation data

Taksons	1970.-1995. gada izrakumi		2011. gada izrakumi		Kopā	
	NISP, %	MNI, %	NISP, %	MNI, %	NISP, %	MNI, %
<i>Bothriolepis ciecere</i>	73,05	79,09	70,71	90,60	72,18	85,02
<i>Acanthodii</i>	0,22	1,82	0,56	0,85	0,35	1,32
<i>Holoptychius</i> cf. <i>nobilissimus</i>	10,56	3,64	19,40	1,71	13,84	2,64
<i>Ventalepis ketleriensis</i>	1,32	0,91	0,19	0,85	0,90	0,88
<i>Glyptopomus ? bystrowi</i>	0,22	0,91	0,19	0,85	0,21	0,88
<i>Cryptolepis grossi</i>	9,68	3,64	4,29	2,56	7,68	3,08
<i>Orlovichthys</i> cf. <i>limnatis</i>	0,33	1,82	0,00	0,00	0,21	0,88
<i>Ventastega curonica</i>	4,62	8,18	4,66	2,56	4,64	5,29

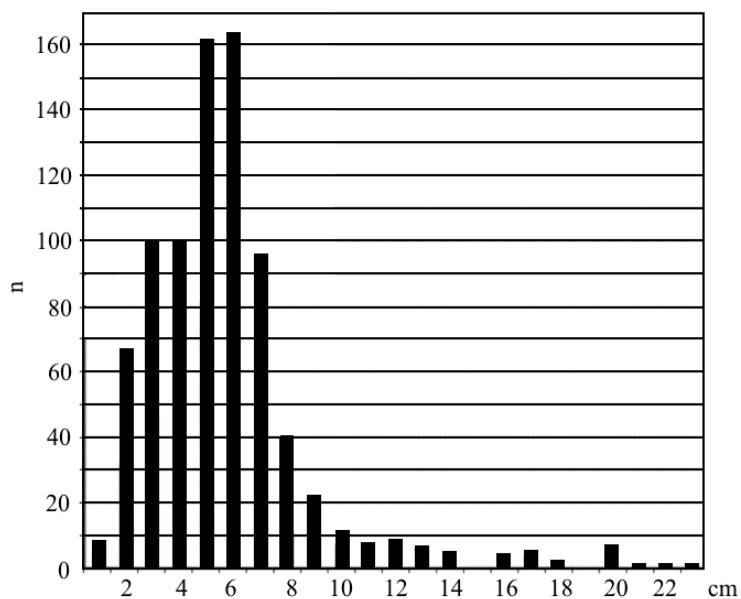


4.3.1. attēls. Mugurkaulnieku fosiliju sadalījums pa izmēru klasēm Cieceres atrodnē. Visi skeleta elementi: A, pēc 1970.-1995. gada izrakumu datiem (Lukševičs, Zupiņš, 2004); B, pēc 2011. gada izrakumu datiem (Lukševičs, 2012). Aprēķināto *B. ciecere* muguras bruņu garumu (C) un visa ķermeņa garumu (D) sadalījums (pēc Lukševičs, Zupiņš, 2004, Lukševičs, 2012); n, paraugu skaits

Figure 4.3.1. Size-specific distribution of the vertebrate fossils from the Ciecere site. All skeletal elements: A, according to the data of excavations of the 1970-1995 (after Lukševičs, Zupiņš, 2004); B, according to the data of excavations of the 2011 (after Lukševičs, 2012). Distribution of estimated length of the dorsal wall of the trunk shield (C) and the whole body (D) of *B. ciecere* (Lukševičs, Zupiņš, 2004, Lukševičs, 2012); n, number of specimens

Starp 2011. gada atradumiem ir seši *B. ciecere* galvas vairogi, to disartikulācijas indekss ir 94%, septiņas AVL plātnes ir atrastas savienojumā ar spuras proksimālo segmentu ($Di=97\%$), ir atrasts arī viens spuras proksimālais segments, kas nav savienots ar AVL plātni ($Di=99,5\%$). Daivspurzivju žokļi 2011. gada izrakumos nav atrasti. Starp *Ventastega curonica* atradumiem ir četri apakšžokļi, viens no kreisās ($Di=83\%$) un trīs no labās puses ($Di=50\%$), un viens vaigs ($Di=83\%$).

Apkopojot visu izrakumu datus, *Bothriolepis ciecere* visbiežāk sastopamie artikulētie skeleta elementi ir galvas vairogi ($Di=91\%$), tiem seko AVL plātnes, kas ir atrastas savienojumā ar spuras proksimālo segmentu ($Di=94\%$), atsevišķi proksimālie segmenti ($Di=97,9\%$) un vēdera sienas ($Di=98,4\%$), bet visretāk ir sastopamas artikulētas muguras sienas ($Di=99\%$). Starp *Ventastega curonica* artikulētiem skeleta elementiem visbiežāk sastopami ir apakšžokļi ($Di=25\%$), daudz retāk atrodami vaigi ($Di=87,5\%$) un galvaskausa virsējās daļas ($Di=92\%$). Arī *Holoptychius* ($Di=70\%$) un *Cryptolepis* ($Di=54,5\%$) apakšžokļi ir sastopami daudz biežāk, nekā citi artikulēti skeleta elementi. Pret disartikulāciju visnoturīgākie skeleta elementi oriktocenozē ir tetrapodu un daivspurzivju apakšžokļi un bruņuzivju galvas vairogi. Vidēji oriktocenozē disartikulācijas indekss $Di=80,8\%$.



4.3.2. attēls. Visu skeleta elementu sadalījums pa izmēru klasēm Cieceres atrodnē pēc 1970.-1995. (Lukševičs, Zupiņš, 2004) un 2011. gada izrakumu datiem; n, paraugu skaits
 Figure 4.3.2. Size-specific distribution of all the skeletal elements from the Ciecere site, according to the data of excavations of the 1970-1995(Lukševičs, Zupiņš, 2004) and the 2011; n, number of specimens

Skeleta elementu reprezentativitāte

Starp *Bothriolepis ciecere* skeleta elementiem gan 1970.-1995., gan 2011. gada izrakumu materiālā minimāla īpatņu skaita noteikšanā ir izmantotas kreisās PVL plātnes. Pārējiem skeleta elementiem to sagaidāmais skaits ir aprēķināts, izejot no MNI, nepāra elementiem tas ir 193 (4.3.4. tabula), pāra skeleta elementiem tas ir divreiz lielāks, 386, bet tiem skeleta elementiem, kas ir atrasti gan atsevišķi, gan kā artikulēto skeleta daļu fragmenti, sagaidāmais skaits ir aprēķināts, ņemot vērā šos atradumus. Tā, piemēram, laterālie kauli (La) ir atrasti gan atsevišķi, gan kā artikulēto galvas vairogu sastāvdaļas. Pāra skeleta elementu sagaidāmais skaits oriktocenoze būtu 386, tas ir divreiz lielāks par MNI, bet, atņemot jau galvas vairogu sastāvā atrastos laterālos kaulus, šis skaits samazinās līdz 348. Līdzīgi ir aprēķināts sagaidāmais skaits Cd1 spuru elementiem (skat. 4.3.4. tabulu).

Kreisās PVL plātnes, kuras ir izmantotas MNI aprēķināšanā, starp *B. ciecere* skeleta elementiem ir vislabāk pārstāvētas (100%) gan pēc 1970.-1995., gan pēc 2011. gada izrakumu datiem, savukārt labās PVL ir pārstāvētas daudz pieticīgāk (33,7%, skat. 4.3.4. tabulu). Reprezentativitātes asimetrija ir novērojama arī citām rumpja divplakņu plātnēm. Labās MxL plātnes (65,2%) ir pārstāvētas tikai nedaudz sliktāk par kreisajām PVL, savukārt kreisās MxL ir pārstāvētas ievērojami sliktāk (22,8%). AVL plātnēm reprezentativitātes asimetrija izpaužas vājāk, labās puses elementi ir pārstāvēti par 32,6%, bet kreisās par 29% no sagaidāmā skaita. Vāji izteikta asimetrija ir arī ADL plātnēm, kreisās (15,5%) ir pārstāvētas tikai nedaudz sliktāk par labajām (17,1%). Reprezentativitātes asimetrijas tendence PVL un MxL plātnēm ir līdzīga - gan 1970.-1995., gan 2011. gada materiālā lielākā skaitā ir labās ADL un kreisās PVL plātnes. ADL plātnēm 1970.-1995. gada izrakumu materiālā labās puses elementu skaits gandrīz divreiz pārsniedz šo skaitu kreisās puses elementiem, savukārt 2011. gada materiālā divreiz lielāks ir kreiso

plātņu skaits. Līdzīgi, labās puses AVL skaits 1970.-1995. gada materiālā par vienu trešdaļu pārsniedz kreisās puses elementu skaitu, bet 2011. gada materiālā kreisās puses AVL skaits ir par piektdaļu lielāks. Starp atsevišķiem spuru kauliem vislabāk pārstāvēti Cd1 elementi (13,5%), bet starp galvas vairoga plātnēm laterālās (7,8%). Starp nepāra elementiem AMD plātnes (46,6%) ir pārstāvētas nedaudz sliktāk par labajām MxL plātnēm. Diezgan vāji, tikai par 21,7%, ir pārstāvētas PMD, bet atrasto artikulēto galvas vairogu (9,8%) un MV plātņu (7,3%) skaits ir vēl pieticīgāks. Pārējo skeleta elementu, atsevišķu galvas vairoga un spuru kaulu, reprezentativitāte ir vēl zemāka, atsevišķi elementi ir zināmi no 1-2 atradumiem, daži sīki *B. ciecerē* bruņu elementi nav atrasti vispār.

4.3.4. tabula

Dažu *Bothriolepis ciecerē* skeleta elementu reprezentativitāte Cieceres atrodnē pēc 1970.-1995. un 2011. gada materiāla

Table 4.3.4.

The representation of some skeletal elements from the Ciecere site belonging to *Bothriolepis ciecerē*, based on the material of the 1970-1995 and 2011

Plātne	Ievākto paraugu skaits			Sagaidāmais skaits	Reprezentativitāte, %
	1970.-1995.	2011.	Kopā		
AMD	68	22	90	193	46,6
PMD	34	8	42	193	21,7
MxL labā	85	41	126	193	65,2
MxL kreisā	24	20	44	193	22,8
ADL labā	26	7	33	193	17,1
ADL kreisā	14	15	29	193	15,5
AVL labā	44	19	63	193	32,6
AVL kreisā	31	25	56	193	29,0
PVL labā	35	30	65	193	33,7
PVL kreisā	87	106	193	193	100,0
MV	13	1	14	193	7,3
Galvas vairogs	13	6	19	193	9,8
La	22	5	27	348	7,8
Cd1	37	11	48	356	13,5

Nogulumos ir liels skaits akantožu zvīņu, bet makroskopiskās atliekas oriktocenoze ir pārstāvētas pieticīgi, tās ir zināmas no pieciem dzelkšņiem (skat. 4.3.2. tabulu). No tiem pa vienam ir atrasts 1988. un 1995. gada un trīs 2011. gada izrakumos. Katru gadu minimālais īpatņu skaits šai grupai tika noteikts kā 1, un kopsummā pa visiem izrakumu gadiem ir 3. Zvīņas pēc 1970.-1995. gada izrakumu datiem (Lukševičs, Zupiņš, 2004) ir attiecinātas uz trīs dažādām sugām – „*Devononchus tenuispinus*”, „*Devononchus ketleriensis*” un *Acanthodii* gen. et sp. indet. Reālais īpatņu skaits varētu būt mazāks vai lielāks, jo 2011. gada atradumus nav izdevies pietiekami precīzi identificēt.

Holoptychius cf. nobilissimus pēc noteikto paraugu skaita (n=200, skat. 4.3.2. tabulu) ir otrais visbiežāk sastopamais taksons oriktocenoze, tomēr fosiliju daudzveidības ziņā tas stipri atpaliek no *B. ciecerē*. 2011. gada atradumos šo daivspurzivi pārstāv 89 zvīņas, septiņi kauli, starp kuriem ir atpazīti augšžokļa kauls (1), stūra kauls (1), zobu kauls (1), postspleniālais kauls (1), aukslēju-kvadrāta skrimsli (1), zvīņas kauls (1), atslēgas kauls (1), kā arī viens zobs. Minimālais īpatņu skaits šai sugai ir 2, līdz ar to atrastie kauli veido 25-50% no to sagaidāmā skaita, zvīņas – ap 7%, bet daži *Holoptychius* galvaskausa

un plecu joslas kauli oriktocenozē vispār nav pārstāvēti. Otrais porolepiformu kārtas pārstāvis, *Ventalepis ketleriensis*, oriktocenozē ir zināms no 13 atradumiem (skat 4.3.2. tabulu), bet 2011. gada izrakumu materiālā ir tikai viena šīs sugas īpatnim piederoša zvīņa.

Cryptolepis grossi pēc atradumu skaita (n=111, skat. 4.3.2. tabulu) ir pirmajā vietā starp osteolepiformu kārtas pārstāvjiem un otrajā vietā starp visām daivspurzivju sugām. 2011. gada izrakumos ir atrasts viens atslēgas kauls, divi kleitrumi, viens gulārais kauls, viens žaunu vāka kauls, trīs parietālie vairogī un 10 zvīņas, bet pārējie skeleta elementi nav pārstāvēti. Minimālais īpatņu skaits ir trīs atbilstoši parietālo vairogu skaitam, līdz ar to, atrastās fosilijas veido 17-33% no sagaidāmā skaita.

Otrais osteolepiformu pārstāvis, *Glyptopomus ? bystrowi* Cieceres oriktocenozē ir zināms no trīs atradumiem, starp kuriem 1970.-1995. gada izrakumu materiālā ir galvaskausa kauli (Lukševičs, Zupiņš, 2004), bet 2011. gada atradumos ir tikai viena zvīņa. Divējādi elpojošas zivs *Orlovichthys cf. limnatis* fosilijas 1970.-1995. gada materiālā pārstāv trīs atradumi, starp kuriem ir viens parasfenoīds (Lukševičs, Zupiņš, 2004), savukārt 2011. gada izrakumos tās nav atrastas.

Pēc minimālā īpatņu skaita (MNI=12, skat. 4.3.2. tabulu) tetrapods *Ventastega curonica* ieņem otro vietu oriktocenozē. *Ventastega curonica* fosilijas 2011. gada materiālā pārstāv galvaskausa (žokļu un vaigu) un plecu joslas kauli, skriemeļi un spuras staru kauliņi (4.3.5. tabula). Vislabāk pārstāvēti ir labās puses apakšžokļi, bet kreisie apakšžokļi un starpatslēgu kauliņi veido tikai trešdaļu no to sagaidāmā skaita. Kleitrumi un vaigi ir pārstāvēti par 16,7%, skriemeļi veido 3,7%, bet spuras staru kauliņi – 2% no sagaidāmā skaita.

4.3.5. tabula

Dažu *Ventastega curonica* skeleta elementu reprezentativitāte Cieceres atrodnē pēc 2011. gada materiāla

Table 4.3.5.

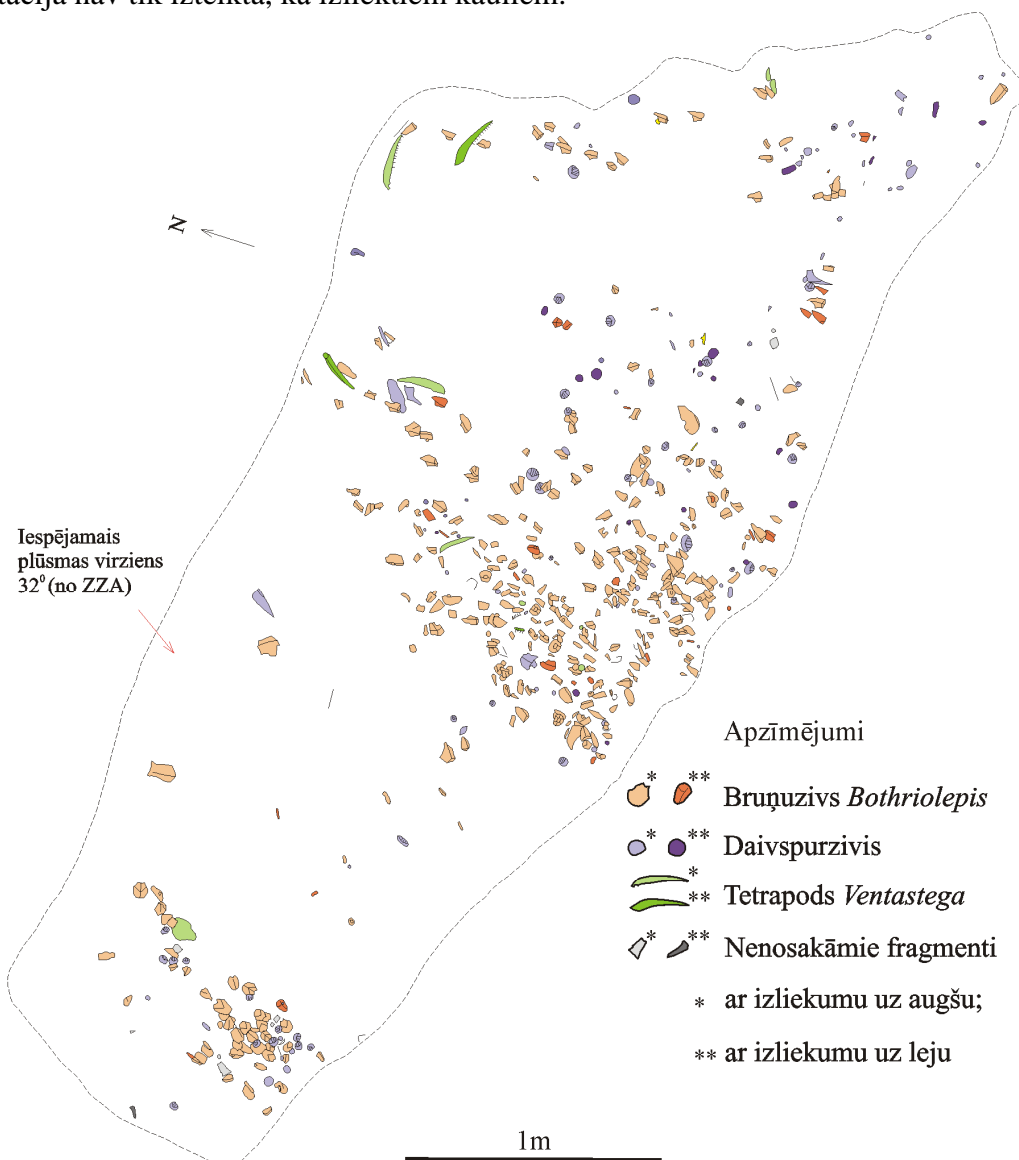
The representation of some skeletal elements from the Ciecere site belonging to *Ventastega curonica*, based on the material of the 2011

Skeleta elements	Atrasto elementu skaits	Sagaidāmais skaits	Reprezentativitāte, %
Apakšžoklis labais	3	3	100,0
Apakšžoklis kreisais	1	3	33,3
Kleitrumi	1	6	16,7
Starpatslēgu kauls	1	3	33,3
Spuras staru kauliņš	6	>300	2,0
Skriemelis	6	162	3,7
Vaigs	1	6	16,7

Skeleta elementu orientācija

Fosiliju horizontālā izvietojumā var izsekot zonas ar paaugstinātu un pazeminātu kaulu sakārtojuma blīvumu (4.3.3. attēls). Zonās ar paaugstinātu fosiliju blīvumu pārsvarā koncentrējas bruņuzivju rumpja plātnes, galvas vairogi un to daļas, daivspurzivju zvīņas. Tetrapoda žokļi un to fragmenti ir atrasti sakopojumu malās.

Saskaņā ar 1970.-1995. gada izrakumu datiem, vairāk nekā 86% no visām apskatītajām izliektajām plātnēm (bruņuzivju rumpja dorso-laterālās un ventro-laterālās plātnes) ir atrastas pozīcijā ar izliekumu uz augšu (Lukševičs, Zupiņš, 2004). 2011. gada izrakumu rezultāti rāda proporcionāli vēl lielāku ar izliekumu uz augšu novietoto plātņu skaitu – 89,5%. 1988. un 2001. gadā ir veikti izliekto un iegareno kaulu linearitātes mērījumi (n=325, Lukševičs, Zupiņš, 2004). Dominējošais kaulu orientācijas virziens saskaņā ar šo mērījumu rezultātiem ir ZZA-DDR, un tas ir gandrīz paralēls erozijas kanāla ass virzienam (skat. 4.3.3. attēlu). Tomēr, gariem un gandrīz izometriskiem kauliem orientācija nav tik izteikta, kā izliektiem kauliem.



4.3.3. attēls. Horizontālais plāns un iespējamais paleostraumes virziens Cieceres oryctocozē (pēc Lukševičs, 2012, ar autores izmaiņām)

Figure 4.3.3. Horizontal plan and probable palaeostream direction at the Cicere oryctocoenosis (after Lukševičs, 2012, with author's modifications)

4.4. Ižmas oriktocenoze

Fosiliju sagulumu apstākļi

Sosnogorskas svītas 20. atsegums, kas atrodas Ižmas labajā krastā, ģeologu uzmanību piesaistīja ar 40-60 cm biezu bagātīgas mugurkaulnieku atliekas saturošu 40. slāni, kas sastāv no mehāniski ļoti izturīga dolomitizēta kaļķakmens. Slāņa pamatnē ir māla tempestīts, bet tā iekšpusē ir atrasti zaļālgū oogoniji un ar kalcītu aizpildītas vertikālas “ejas”, tas uzguļ sīkslāņotiem māliem, kuros ir atrodamas gan žūšanas plaisas gan lietus lāšu pēdas, bet virs tā iegūļ masīvs sīkkristālisks dolomīts (skat. 2.2.8. attēlu). Artikulēti skeleti pārsvarā atrodami 40. slāņa pamatnē, daudz retāk – tā augšējā daļā, bet “visblīvākā” kaulu koncentrācija ir novērojama ap 10 cm no slāņa augšējās virsmas, kur tie veido 3 līdz 10 cm biezu sakopojumu. Slāņa apakšējā un augšējā daļā veselas un gandrīz veselas plātnes dominē, fragmentāro atlieku ir diezgan maz. Daudzos gadījumos skeletu daļas nav artikulētas, bet kauli ir atrodami vienkopus vai tikai nedaudz pārvietoti, turklāt slāņa pašā pamatnē bieži vienam dzīvniekam piederoši kauli ir izklidēti laterāli, kamēr nedaudz augstāk parādās cita tendence – te kauli ir izklidēti vertikāli. Slāņa vidusdaļā nav atrastas artikulētas skeleta daļas, nav konstatēti arī disartikulēti skeleti, kuru daļas atrastos vienkopus. Te ir atrodami tikai atsevišķi kauli, starp kuriem ir daudz fragmentu. Daudzos gadījumos kauli ir salauzti, bet vienam kaulam piederoši fragmenti pārvietoti ļoti maz vai nemaz.

Taksonomiskais sastāvs

Tipiskas šim ģeoloģiskā griezumā intervālam jūras bezmugurkaulnieku fosilijas 40. slānī nav atrastas, bet no mugurkaulnieku atliekām līdz nesenam laikam bija zināmas daudzskaitlīgas atsevišķas bruņuzivs *Bothriolepis jeremejevi* Rohon plātnes, daivspurzivs *Holoptychius* cf. *nobilissimus* Agassiz zvīņas un viens nezināma tetrapoda žokļa fragments (4.4.1. tabula). 2008.-2010. gada atradumi ir ļāvuši šo sarakstu papildināt, tajā iekļaujot porolepiformu *Duffichthys*, plaušzivis cf. *Jarvikia* un cf. *Andreyevichthys*. Starp mikroskopiskiem atradumiem ir osteolepiformu zvīņas un Struniiformes gen. et sp. indet. zobi. Ir konstatētas arī jaunas izcilas saglabātības tetrapoda atliekas - Tetrapoda gen. et sp. nov. Galvenā devona lauka teritorijā Amulas reģionālā stāva mugurkaulnieku komplekss sevī iekļauj piecas sugas, starp kurām ir dažādvairodzis *Aspidosteus heckeri* Obruchev, viena botriolepīdu suga *Bothriolepis* sp., akantode *Devononchus laevis* (Gross), bet daivspurzivis pārstāv *Holoptychius* cf. *nobilissimus* Ag., kā arī nenoteikta divējādi elpojoša zivs (skat. 4.4.1. tabulu).

Bruņuzivs *Bothriolepis jeremejevi* izteikti dominē oriktocenoze gan pēc noteikto paraugu skaita (88,85%), gan pēc minimālā īpatņu skaita (86,45%; 4.4.2., 4.4.3. tabula). Minimālais *Bothriolepis jeremejevi* īpatņu skaits oriktocenoze pēc 2009. gada izrakumu datiem (Lukševičs et al., 2010) un pēc Komi Zinātniskā centra Ģeoloģijas institūta kolekciju materiāla ir 49, tas krietni pārsniedz gan *Holoptychius* cf. *nobilissimus* (MNI=3), gan divējādi elpojošo zivju (MNI=2) un tetrapodu (MNI=2) minimālo īpatņu skaitu. *Holoptychius* cf. *nobilissimus* noteikto paraugu skaita ziņā (n=19) tikai nedaudz apsteidz divējādi elpojošo zivi Dipnoi indet. (n=8) un jauno tetrapodu (n=5).

Skeleta elementu sadalījums pa izmēru klasēm

Saskaņā ar datiem, kas ir iegūti 2011. gadā strādājot ar IG KNC 71. un 155. kolekciju materiālu, garākais skeleta elements Ižmas oriktocenoze ir *B. jeremejevi* rumpja daļa, kas garumā pārsniedz 240 mm (4.4.2. attēls). Fosiliju mērījumu dati kaļķakmens

blokos liecina, ka 25% visu kaulu atrodas intervālā starp 1 un 35 mm, 50% kaulu ir 1-60 mm, bet 75% kaulu 1-85 mm gari. Lielākā daļa veselo plātņu un skeleta elementu ir 30-100 mm garas, bet starp *B. jeremejevi* fosilijām dominē (75%) 70-120 mm garas (skat. 4.4.2. attēlu).

Skeletu disartikulācija

Ižmas oriktocenoze mugurkaulnieku fosilijas pārstāv bruņuzivs *Bothriolepis jeremejevi* artikulētas rumpja bruņu daļas, galvas vairogi un to daļas, spuras un to fragmenti, atsevišķas bruņu plātnes un to daļas, daivspurzivs *Holoptychius* cf. *nobilissimus* veseli skeleti, zvīņojuma fragmenti un atsevišķas zvīņas, divējādi elpojošo zivju ribas un to fragmenti, mikroskopiskās zobu plātnes, kā arī jauna tetrapoda galvaskausa kauli un žokļa elementi.

4.4.1. tabula

Galvenā devona lauka (MDF) Amulas un Elejas reģionālā stāva (RS) mugurkaulnieku fosiliju saraksts (pēc Esin et al., 2000) un Ižmas atrodnē Sosnogorskas svītas nogulumos identificētas sugas

Table 4.4.1.

List of vertebrates from the Amula Regional Stage of the Main Devonian Field (MDF; after Esin et al., 2000) and identified taxa from the deposits of the Sosnogorsk Formation at the Ižma site

Klase	Kārta	Ģints/suga	Sosnogorskas svīta, D Timans	MDF RS	
				Amulas	Elejas
Agnatha	Heterostraci	<i>Aspidosteus heckeri</i>	-	+	-
Placodermi	Euantiarcha	<i>Bothriolepis</i>	+	-	-
		<i>Bothriolepis curonica</i>	-	-	+
		<i>Bothriolepis</i> sp.	-	+	-
Acanthodii	Ordo inc. sed.	<i>Devononchus laevis</i>	-	+	-
		<i>Devononchus</i> sp.	-	-	+
		<i>Haplacanthus</i> sp.	-	-	+
Sarcopterygii	Porolepi-formes	<i>Holoptychius</i> cf.	+	+	+
		<i>Duffichthys</i> sp.	+	-	-
	Dipnoi	cf. <i>Jarvikia</i>	+	-	-
		cf. <i>Andrejevichthys</i>	+	-	-
		Gen. et sp. indet.	+	+	+
	Struniiformes	Gen. et sp. indet.	+	-	+
Osteolepi-formes	Gen. et sp. indet.	+	-	-	
Elpistostegalia	<i>Panderichthys</i> sp.	-	-	+	
Amphibia	Ichthyostegalia	Gen. et sp. nov.	+	-	-

4.4.2. tabula

Noteikto paraugu skaits (NISP) un minimālais īpatņu skaits (MNI) Ižmas atrodnē pēc 2009. gada izrakumu datiem (Lukševičs et al., 2010) un pēc 2011. gadā iegūtā IG KNC 71. un 155. kolekciju materiāla

Table 4.4.2.

Number of identified specimens (NISP) and minimum number of individuals (MNI) from the Izhma site according to the excavation data of the 2009 (Lukševičs et al., 2010) and IG KNC 71 and 155 collection material gained in the 2011

Taksons	2009. gada izrakumi		IG KNC 71. un 155. kolekcija		Kopā	
	NISP	MNI	NISP	MNI	NISP	MNI
<i>Bothriolepis jeremejewi</i>	316	35	149	14	465	49
<i>Holoptychius cf. nobilissimus</i>	11	2	8	1	19	3
Dipnoi gen. et sp. indet.	5	1	3	1	8	2
<i>Tetrapoda gen. et sp. nov.</i>	5	2	0	0	5	2
Kopā	337	40	160	16	497	56

4.4.3. tabula

Noteikto paraugu īpatsvars (NISP, %) un minimālais īpatņu īpatsvars (MNI, %) Ižmas atrodnē pēc 2009. gada izrakumu datiem (Lukševičs et al., 2010) un pēc 2011. gadā iegūtā IG KNC 71. un 155. kolekciju materiāla

Table 4.4.3.

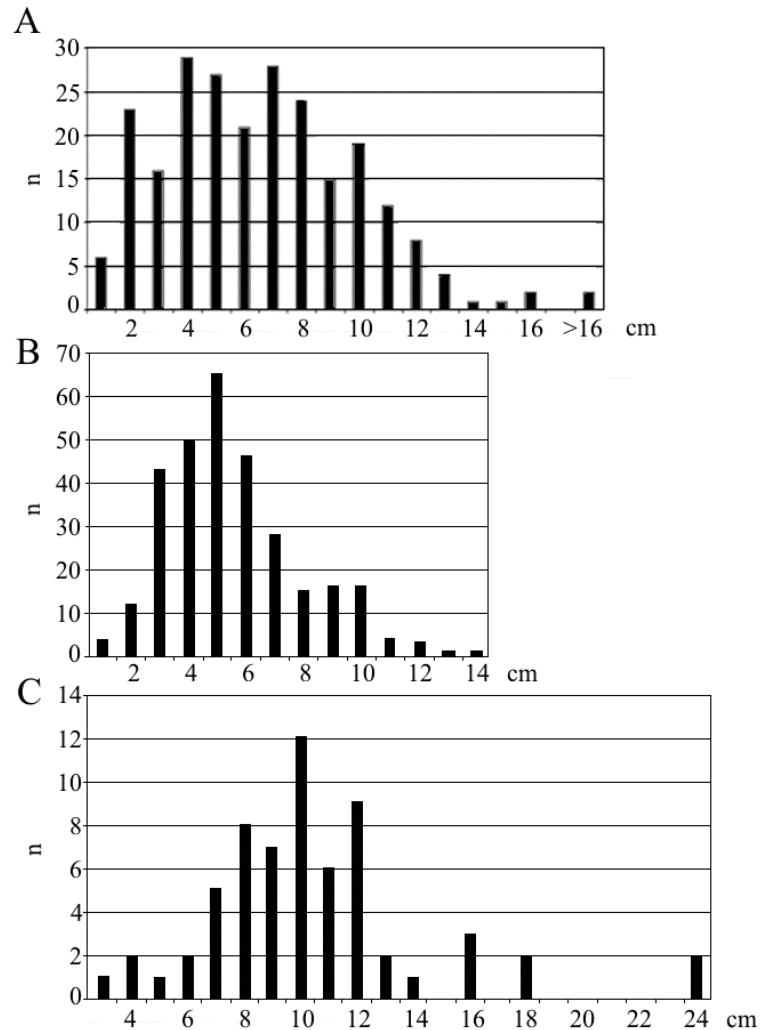
Percentage of identified specimens (NISP, %), and minimum number of individuals (MNI, %) from the Izhma site according to the excavation data of the 2009 (Lukševičs et al., 2010) and IG KNC 71 and 155 collection material gained in the 2011

Taksons	2009. gada izrakumi		IG KNC 71. un 155. kolekcija		Kopā	
	NISP, %	MNI, %	NISP, %	MNI, %	NISP, %	MNI, %
<i>Bothriolepis jeremejewi</i>	91,6	85,4	86,1	87,5	88,85	86,45
<i>Holoptychius cf. nobilissimus</i>	3,2	4,9	4,6	6,3	3,90	5,60
Dipnoi gen. et sp. indet.	1,4	2,4	6,4	6,3	3,90	4,35
<i>Tetrapoda gen. et sp. nov.</i>	1,4	4,9	0,0	0,0	0,70	2,45
Kopā	91,6	85,4	86,1	87,5	88,85	86,45

Disartikulācijas indekss Di 2009. gada materiālā ir aprēķināts tikai pilnīgi veseliem skeletiem ($n=2$) attiecībā pret minimālo īpatņu skaitu oriktocenoze ($n=49$), un tas ir 95,1% (Lukševičs et al., 2010). 2011. gadā IG KNC 71. un 155. kolekciju materiālā ir iegūti dati, kas ir ļāvuši aprēķināt disartikulācijas indeksu bruņuzivs *B. jeremejewi* skeletiem un to daļām. *B. jeremejewi* galvas vairogiem ($n=3$) tas ir 79%, AVL plātnēm, kas atrastas savienojumā ar spuras proksimālo daļu ($n=5$) $Di=82\%$, spuru proksimāliem segmentiem ($n=4$) $Di=86\%$, bet distāliem segmentiem ($n=5$) $Di=82\%$. Sešiem paraugiem ir daļēji saglabājusies rumpja bruņu vēdera siena ($Di=57\%$), tieši šai bruņuzivju rumpja daļai oriktocenoze ir visaugstākā artikulācijas pakāpe.

Skeleta elementu reprezentativitāte

Bruņzivis *Bothriolepis jeremejevi* dažādu skeleta elementu reprezentativitāte ir apskatīta gan 2009. gada izrakumu datu analīzes gaitā (Lukševičs et al., 2010), gan IG KNC 71. un 155. kolekciju materiālam (4.4.4. tabula). Citu grupu pārstāvju skeleta elementu reprezentativitātes analīze Ižmas oriktocenozē nav iespējama neliela īpatņu skaita dēļ.



4.4.2. attēls. Visu skeleta elementu sadalījums pa izmēru klasēm Ižmas oriktocenozē pēc IG KNC 71. un 155. kolekciju materiāla (A) un 2009. gada izrakumu datiem (B, Lukševičs et al., 2010), un dažāda izmēra *Bothriolepis jeremejevi* veselu plātņu un skeleta daļu sadalījums saskaņā ar kolekciju materiāla izpētes datiem (C); n, paraugu skaits.

Figure 4.4.2. Size-specific distribution of all the skeletal elements at Izhma oryctocoenosis according to the material of IG KNC collections No. 71 and 155 (A) and the data of excavations of the 2009 (B, Lukševičs et al., 2010); size-specific distribution of the whole plates and skeletal elements of *Bothriolepis jeremejevi* according to the collection material study data (C); n, number of specimens.

4.4.4. tabula

Dažu *Bothriolepis jeremejevi* skeleta elementu reprezentativitāte Ižmas atrodnē pēc IG KNC 71. un 155. kolekciju materiāla un 2009. gada izrakumu datiem (Lukševičs et al., 2010)

Table 4.4.4.

The representation of some skeletal elements from the Ižma site belonging to *Bothriolepis jeremejevi*, based on the material of IG KNC collections No. 71 and 155 and the data of excavations of the 2009 (Lukševičs et al., 2010)

Plātne	Ievākto paraugu skaits			Sagaidāmais skaits	Reprezentativitāte, %
	2009. gada izrakumi	IG KNC	Kopā		
AMD	35	11	46	49	93,9
PMD	21	2	23	49	46,9
MxL	19 (11+8)*	4	23	98	23,5
ADL	9 (2+7)*	0	9	98	9,2
AVL	18 (13+5)**	3	21	98	21,4
PVL	27 (15+2)**	9	36	98	36,7
MV	8	2	10	49	20,4
Vēdera	-	6	6	49	12,2
Galvas	2	3	5	49	10,2

* neliela asimetrija (<50%)

** liela asimetrija (> 50%)

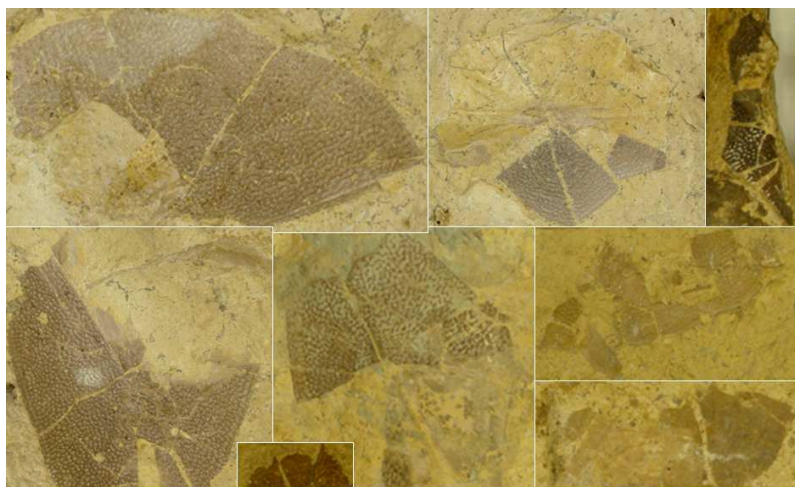
Vislabāk pārstāvētas (93,9% no sagaidāmā skaita) ir *B. jeremejevi* AMD plātnes. Gandrīz pusi (46,9%) no sagaidāmā skaita veido PMD plātnes un vairāk nekā trešdaļu (36,7%) PVL plātnes, bet MxL (23,5%), AVL (21,4%) un MV (20,4%) plātnes ir pārstāvētas par aptuveni piekto daļu no sagaidāmā skaita (skat. 4.4.4. tabulu). ADL (9,2%) ir pārstāvētas pieticīgāk par pārējām rumpja plātnēm un pat par artikulētām vēdera sienām (12,2%) un galvas vairogiem (10,2%). Pārējie *B. jeremejevi* skeleta elementi, tādi, kā atsevišķi galvas vairoga kauli un spuru segmenti, ir pārstāvēti vēl pieticīgāk vai oritocenoze vispār nav sastopami kā atsevišķi elementi un ir atrodami tikai artikulētu galvas vairogu un spuru sastāvā. Jāatzīmē, ka ADL un citas rumpja divplakņu plātnes oritocenoze ir pārstāvētas labāk, nekā ir atspoguļots 4.4.4. tabulā, jo lielu skaitu *B. jeremejevi* divplakņu plātņu nav izdevies pietiekami precīzi identificēt, bet kopā (n=48) tās veido 42,9% no sagaidāmā skaita. 2009. gada materiālam ir novērota labās un kreisās puses plātņu asimetrija. Ja MxL un ADL plātnēm tā ir neliela (<50%), tad AVL un PVL plātnēm tā ir >50%.

Daivspurzivi *Holoptychius* cf. *nobilissimus* pārstāv divi veseli skeleti, zvīņojuma fragmenti un atsevišķas zvīņas. No divējādi elpojošo zivju fosilijām ir atrastas ribas un to fragmenti, kā arī mikroskopiskās zobu plātnes. Jaunā tetrapoda suga ir pārstāvēta ar vairāk nekā desmit galvaskausa kauliem un žokļa elementiem (Lukševičs et al., 2010).

Kaulu fragmentācija un abrāzija

Saskaņā ar 2009. gada izrakumu datiem (Lukševičs et al., 2010) fragmentācijas indekss oritocenoze ir 36,7%, abrāzijas un korozijas pazīmes nav novērotas. Pēc datiem, kas ir iegūti strādājot ar kaļķakmens blokiem IG KNC 71. un 155. kolekcijās, tas ir

nedaudz augstāks, 42%. Jāatzīmē gan, ka daudzām plātnēm ir plaisas, atsevišķi kaulu fragmenti ir atrodami vienkopus vai nedaudz pārvietoti (4.4.3. attēls).



4.4.3. attēls. Dažu *Bothriolepis jeremejevi* plātņu fragmentācijas īpatnības (IG KNC 155/23;28;35; IG KNC 71/I-3; I-29; I-30; I-43; I-50), autores foto
Figure 4.4.3. Some *Bothriolepis jeremejevi* plate fragmentation peculiarities (IG KNC 155/23;28;35; IG KNC 71/I-3; I-29; I-30; I-43; I-50), photographed by the author

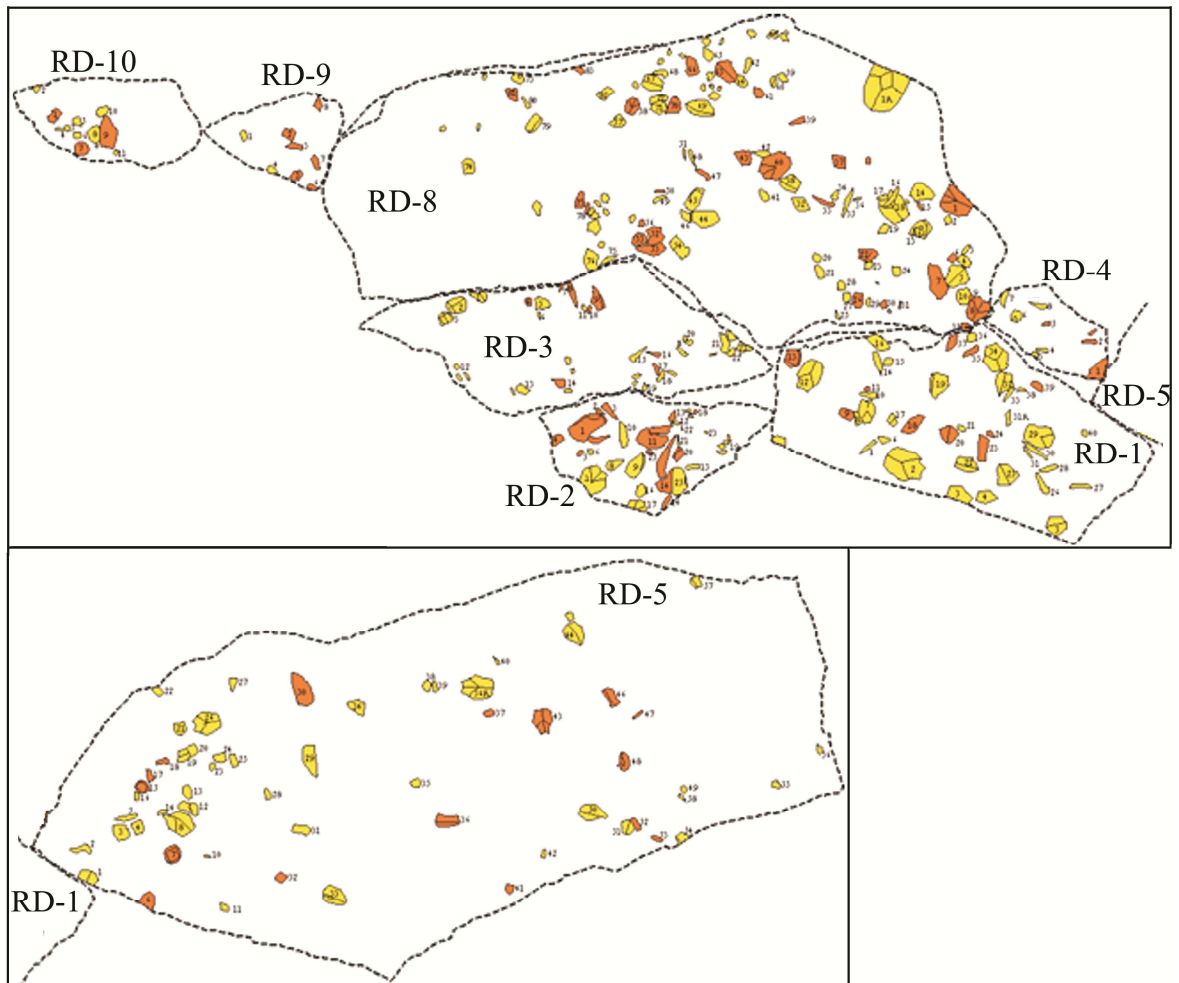
Tādi kauli, kas ir saglabājušies par 90% un vairāk, oriktocenoze veido 44,7% no analizēto fosiliju kopskaita (n=94). Vismaz par 75% ir saglabājušies 50% visu kaulu, vismaz par pusi no kaula sākotnējā lieluma saglabājušies 82% fosiliju, 25% un vairāk palikuši no 95% kaulu, bet tādu fragmentu, kas veidotu mazāk nekā 10% no kaula sākotnējā izmēra, oriktocenoze praktiski nav.

Skeleta elementu orientācija

Kā ir redzams horizontālajā plānā, kas ir uzzīmēts pēc 2009. gada izrakumu materiāla (Lukševičs et al., 2010, 4.4.4. attēls), Ižmas oriktocenoze fosilijas (izliektās plātnes) ir orientētas gan ar izliekumu uz augšu, gan uz leju. Ja 2009. gada materiālā ar izliekumu uz augšu ir orientēti 62,4% plātņu un to fragmentu, tad IG KNC 71. un 155. kolekciju kaļķakmens blokos ar izliekumu uz augšu novietotām plātnēm ir pavisam niecīgs pārsvars, tās veido 50,3% no visām plātnēm (4.4.5. attēls). Bruņuzivju vēderi un to fragmenti (AVL plātnes ar spuru proksimāliem segmentiem) ir atrodami pozīcijā ar izliekumu uz leju, kas atbilst zivju dzīves un, domājams, arī nāves pozīcijai. 2009. gada materiālā (skat. 4.4.4. attēlu) ir redzams, ka fosiliju koncentrācija un izvietojums plānā ir nevienmērīgs. IG KNC 71. un 155. kolekciju blokos šādu tendenci izsekot ir grūti, kas ir izskaidrojams ar to, ka kolekcijām ir atlasīti paraugi ar lielāku fosiliju blīvumu un lielāki bloki sadalīti mazākos.

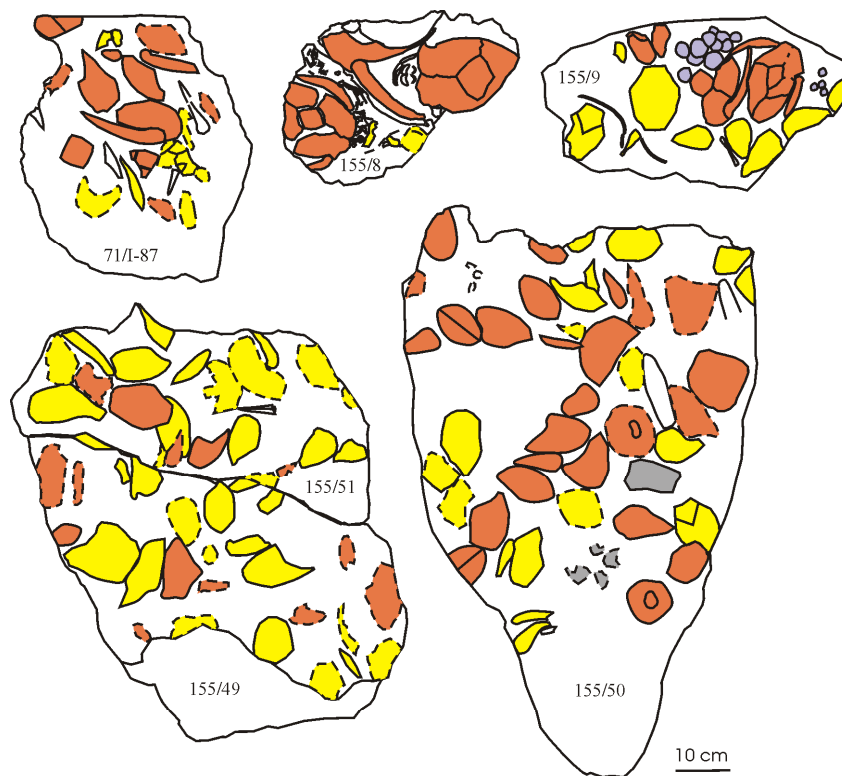
Fosiliju linearitātes mērījumi ir veikti 2009. gada materiālā. Kā ir redzams rozēs diagrammās, izteikta orientācija (ZZR-DDA virzienā) ir tikai viegli izliektiem (AMD, PMD u.c.) kauliem. Līdzīga tendence, kaut arī ļoti vāji izteikta, ir stipri izliektiem kauliem (ADL, MxL, AVL, PVL), bet iegareniem kauliem ar garuma un platuma attiecību >3 tādu kaulu, kas ir orientēti A-R virzienā, ir nedaudz vairāk, nekā citādi orientēto. Rozēs diagrammā, kur attēlota visu kaulu orientācija (4.4.6.D attēls), ir redzams, ka to izvietojums kopumā ir diezgan haotisks. IG KNC 71. un 155 kolekcijas blokiem nav

iespējams noteikt plātņu orientāciju pret debespusēm, ir iespējams tikai noteikt fosiliju orientāciju vienai pret otru (4.4.6. attēls).



4.4.4. attēls. Horizontālais plāns un fosiliju orientācija Ižmas oryctocoenozē RD-1 – RD-5 un RD-8 – RD-10 kaļķakmens blokos pēc 2009. gada izrakumu materiāla. Ar izliekumu uz augšu (dzeltenā krāsā) un ar izliekumu uz leju (oranžā krāsā) orientētas fosilijas (pēc Lukševičs et al., 2010)

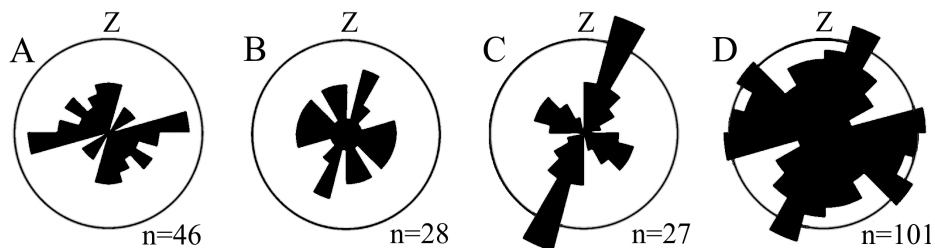
Figure 4.4.4. Horizontal plan and orientation of fossils at Ižma oryctocoenosis limestone blocks RD-1 – RD-5 and RD-8 – RD-10 after the material of excavations of the 2009. Convex-up (yellow) and convex-down (orange) oriented fossils (after Lukševičs et al., 2010)



APZĪMĒJUMI

- Bothriolepis jeremejewi*:
 - ar izliekumu uz augšu;
 - ar izliekumu uz leju
- Holoptychius cf. nobilissimus*
- Nenosakāmie fragmenti
- 155/49 Parauga kolekcijas numurs

4.4.5. attēls. Horizontālais plāns un fosiliju orientācija IG KNC 71. un 155. kolekciju kaļķakmens blokos. Bloki nav orientēti pēc debespusēm
 Figure 4.4.5. Horizontal plan and orientation of fossils in the limestone blocks of IG KNC collections No. 71 and 155. Azimuthal orientation of the blocks is random

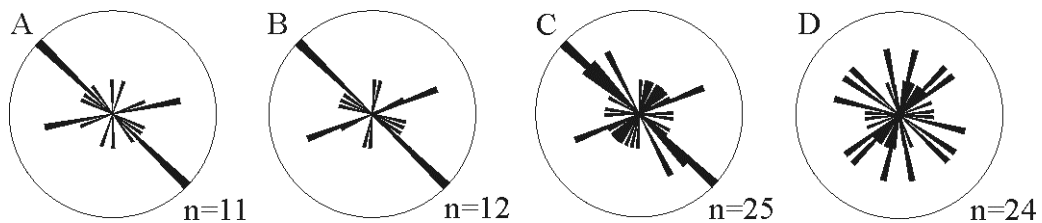


4.4.6. attēls. Fosiliju orientācija pēc debesu pusēm Ižmas oryctocoenozē (pēc: Lukševičs et al., 2010).

A, iegarenie kauli ($L/W > 3$); B, stipri izliektie kauli (ADL, MxL, AVL, PVL); C, viegli izliektie kauli (AMD, PMD u.c.); D, visi kauli kopā; n, mērījumu skaits

Figure 4.4.6. Azimuthal orientations of the fossils at Izhma oryctocoenosis (after: Lukševičs et al., 2010)

A, elongate bones ($L/W > 3$); B, strongly convex bones (ADL, MxL, AVL, PVL); C, moderately convex bones (AMD, PMD, etc.); D, all measured bones; n, the number of measurements



4.4.6. attēls. Fosiliju orientācija IG KNC 71. un 155. kolekciju kaļķakmens blokos. Bloki nav orientēti pēc debespusēm

A, 71/87; B, 155/9; C, 155/49,51; D, 155/50; n, mērījumu skaits

Figure 4.4.6. Orientations of the fossils in the limestone blocks of IG KNC collections No. 71 and 155. Azimuthal orientation of the blocks is random

A, 71/87; B, 155/9; C, 155/49,51; D, 155/50; n, the number of measurements

4.5. Ērmaņu oriktocenoze

Ļubovas Ļarskas (Lyarskaya, 1981) iegūtie un apkopotie dati par Gaujas un Amatas mugurkaulnieku fosiliju atrodņem, kas ir izmantoti Baltijas mugurkaulnieku tafocenožu veidošanās apstākļu analīzē, ir prasījuši papildus apstrādi, lai tos būtu iespējams salīdzināt ar datiem no citām tafocenožēm. Ērmaņu tafocenoze, kas pārstāv IV tafocenožu tipu, monogrāfijā ir raksturota visai pieticīgi. Faktiski, visa kvantitatīva informācija, kas šajā darbā ir izmantota tafonomiskajā analīzē, ir iegūta no izrakumu laukumu horizontālā plāna (Lyarskaya, 1981, 18. attēls). Tāpēc šajā apakšnodaļā ir ievietots īss rezultātu apkopojums un interpretācija, kā arī izvērtēta iespēja šos rezultātus izmantot tafonomiskajā analīzē.

Ērmaņu oriktocenožē Gaujas labā krasta atsegumā Gaujas svītas nogulumos “kaulu slāņu” biezums ir 1-3 m, izsekotais atrodnes garums ap 20 m (Lyarskaya, 1981). Atlieku maksimālā koncentrācija novērota 1., 10., 11., 18. slāņos, kurus veido rupjgraudaini smilšakmeņi un konglomerāts, bet detalizēti pētīti tika 10. un 11. slāņi (slāņu numerācija pēc: Lyarskaya, 1981, 16. attēls). 10. slāņa apakšējā robeža ir nelīdzena, bet tā augšdaļā (vai 11. slāņa pamatnē) ir novērotas grēdas, kuras orientētas R-A (DR-ZA) virzienā.

Taksonomiskais sastāvs

Gaujas reģionālā stāva mugurkaulnieku komplekss Galvenajā devona laukā ir tikpat bagātīgs, kā tas ir Amatas reģionālajam stāvam, tas sevī iekļauj 22 sugas (Esin et al., 2000), tajā skaitā septiņas dažādvairodžu sugas, trīs bruņuzivju sugas, četras akantožu, sešas daivspurzivju, vienu starspurzivju un vienu četrkājaino sugu (4.5.1. tabula). Ērmaņu atrodnē šis komplekss ir pārstāvēts ar 13 sugām. Dažādvairodžus pārstāv četras sugas, starp tām trīs pieder *Psammolepis* (*P. paradoxa* Ag., *P. alata* Mark-Kurik, *P. heteraster* Gross) un viena *Psammosteus* ģintij. Bruņuzivis pārstāv trīs sugas, *Plourdosteus livonicus* (Eastm.), *Livosteus grandis* (Gross) un *Asterolepis ornata* Eichw. Akantodes pārstāv divas sugas, *Devononchus concinnus* Gross un *Haplacanthus ehrmanensis* Gross, bet daivspurzivis pārstāv četras sugas, *Glyptolepis baltica* Gross, *Laccognathus panderi* Gross, *Dipterus crassus* Gross un Osteolepididae gen. indet. Starspurzivju un tetrapodu fosilijas oriktocenožē nav atrastas.

Pēc NISP (Lyarskaya, 1981) oriktocenožē dominē *Asterolepis ornata* (56%), *Psammolepis paradoxa* īpatsvars ir 18%, *Glyptolepis baltica* fosilijas veido 4%,

Plourdosteus livonicus 3%, *Livosteus grandis* 2% no visiem atradumiem. Pārējas sugas ir pārstāvētas ar dažiem atradumiem.

Skeleta elementu sadalījums pa izmēru klasēm

Saskaņā ar Ļubovas Ļarskas datiem (Lyarskaya, 1981), oriktocenoze kaulu izvietojumā ir novērota sekojoša likumsakarība: lielāki kauli (7-15 cm) atrodas grēdu lēzenajā nogāzē un krīt Z vai ZR virzienā (4.5.1. attēls), mazāki (1-5 cm) – stāvajā nogāzē un krīt D-DA virzienā. Plātņu garuma mērījumi ir veikti divām sugām, *A. ornata* un *P. paradoxa*. *A. ornata* AMD plātņu garums ir 5-17 cm, bet *P. paradoxa* dorsālo vairogu garums ir no 15 līdz 22-25 cm (Lyarskaya, 1981). Izrakumu laukuma horizontālais plāns (skat. 4.5.1. attēlu, kā arī Lyarskaya, 1981, 18. attēlu) ir shematisks, tajā attēloto fosiliju skaits (n=28) ir pārāk neliels, lai spriestu par fosiliju sadalījumu pa izmēru klasēm oriktocenoze.

Skeleta elementu reprezentativitāte, skeletu disartikulācija

Veseli zivju skeleti oriktocenoze nav atrasti. Psammosteīdus pārstāv atsevišķas bruņu plātnes un diezgan lieli vēdera un muguras vairogu fragmenti, bruņuzivis – rumpja un spuru bruņu plātnes un to fragmenti, akantodes – dzelkšņi. Starp daivspurzivju atradumiem ir žokļu un plecu joslu fragmenti, zvīņas un zobi. Sīkākas informācijas par skeletu disartikulācijas pakāpi un skeleta elementu reprezentativitāti nav. Horizontālais plāns ir pārāk shematisks, tajā attēlotais izrakumu laukuma fragments (0,04 m²) un fosiliju skaits (n=28) ir pārāk neliels, lai iegūtu statistiski nozīmīgus datus.

Kaulu fragmentācija un abrāzija

Fragmentu skaits oriktocenoze ievērojami pārsniedz veselu plātņu skaitu (Lyarskaya, 1981). Kvantitatīvs raksturojums fragmentācijas pakāpei nav sniegts. Kaulu abrāzija ir raksturota sekojoši: vismazāk noapaļotas ir daivspurzivju zvīņas un zobi, akantožu dzelkšņi, divējādi elpojošo zivju zobu plāksnes, asterolepīdu rumpja un spuru plātnes. Asterolepīdu kaulu noapaļotības koeficients ir 8%, visvairāk noapaļoti ir psammosteīdu plātņu fragmenti (48%), bet oriktocenoze kopumā noapaļotības koeficients ir 36%.

Skeleta elementu orientācija

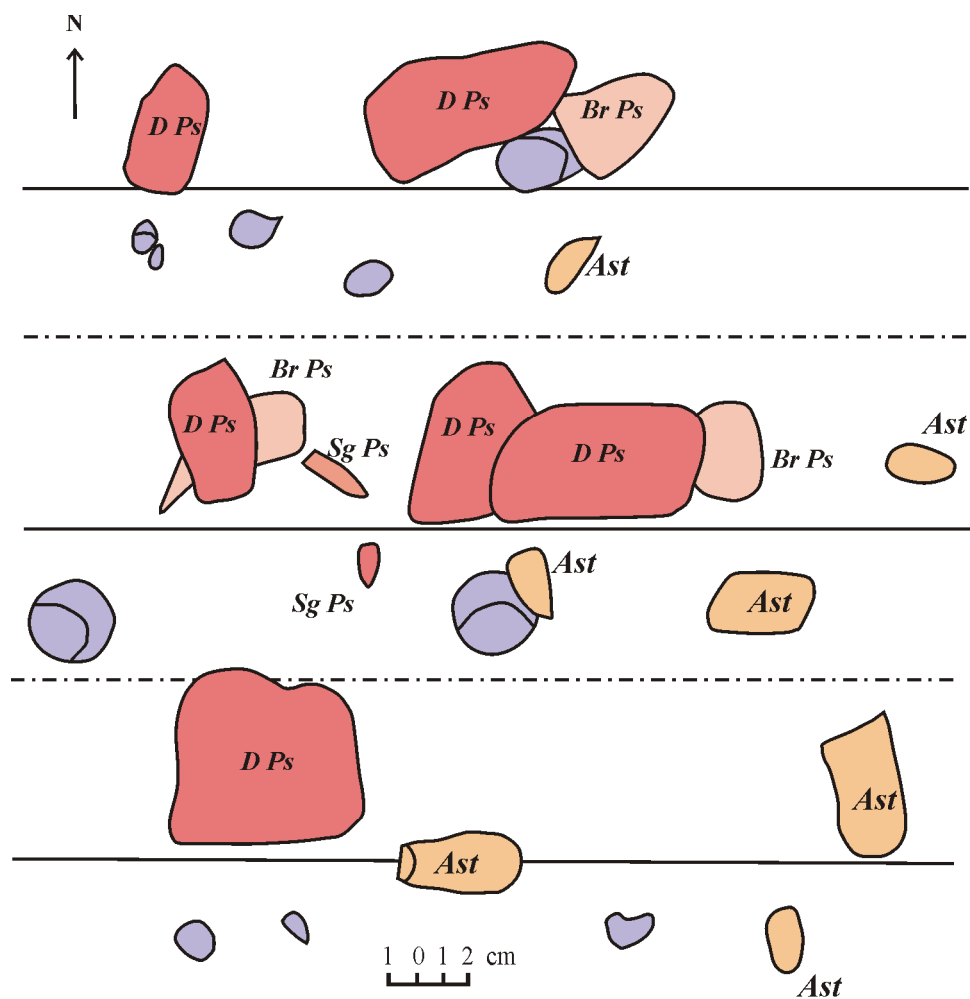
Mugurkaulnieku vairogu sakopojumi (līdz 10-15 eksemplāriem) atrodas padziļinājumos, 10. un 11. slāņu pamatnē ir psammosteīdu un asterolepīdu plātņu “bruģis”. 10. slāņa augšdaļā (vai 11. slāņa pamatnē) ir novērotas grēdas, kuras orientētas R-A (DR-ZA) virzienā (skat. 4.5.1. attēlu). Grēdām DA nogāze ir stāvāka (60-80⁰), ZR – lēzenāka (25-30⁰). Grēdas platums ir 25-30 cm, augstums ap 20 cm. Daži izliekti iegareni kauli atrodas grēdas kores daļā un ir orientēti paralēli grēdas vērsumam. Novēroti daži diezgan lieli psammosteīdu fragmenti, kuri atradās padziļinājumos starp grēdām vertikālā stāvoklī un ar garenass orientāciju perpendikulāri grēdu vērsumam. Gandrīz visas fosilijas ir apglabātas hidrodinamiski stabilā stāvoklī, ar izliekumu uz augšu (Lyarskaya, 1981).

Galvenā devona lauka (MDF) Gaujas reģionālā stāva mugurkaulnieku fosiliju saraksts (pēc Esin et al., 2000) un Ērmaņu atrodnē identificētas sugas (pēc Lyarskaya, 1981)




Table 4.5.1.

List of vertebrates from the Gauja Regional Stage of the Main Devonian Field (MDF; after Esin et al., 2000) and identified taxa from the Ērmaņi site (after Lyarskaya, 1981)

Grupa	Ģints/suga	Ērmaņu atrodne	MDF
Heterostracomorpha	<i>Ganosteus stellatus</i> Rohon	-	+
	<i>Psammolepis paradoxa</i> Ag.	+	+
	<i>Psammolepis alata</i> Mark-Kurik	+	+
	<i>Psammolepis heteraster</i> Gross	+	+
	<i>Psammolepis venyukovi</i> Obr.	-	+
	<i>Psammolepis undulata</i> (Ag.)	-	+
	<i>Psammosteus</i> sp. A	-	+
	<i>Psammosteus</i> sp.	+	-
Placodermi	<i>Plourdosteus livonicus</i> (Eastm.)	+	+
	<i>Livosteus grandis</i> (Gross)	+	-
	<i>Eastmanost. cf. pustulosus</i> (Eastm.)	-	+
	<i>Asterolepis ornata</i> Eichw.	+	+
Acanthodii	<i>Devononchus concinnus</i> Gross	+	+
	<i>Haplacanthus ehrmanensis</i> Gross	+	+
	<i>Nostolepis</i> sp.	-	+
	<i>Lodeacanthus gaujicus</i> Upeniece	-	+
Sarcopterygii	<i>Glyptolepis baltica</i> Gross	+	+
	<i>Laccognathus panderi</i> Gross	+	+
	<i>Dipterus crassus</i> Gross	+	-
	<i>Crossipterus crassus</i> Gross	-	+
	<i>Eusthenopteron kurshi</i> Zupiņš	-	+
	<i>Latvius</i> sp.	-	+
	Osteolepididae gen. indet.	+	-
	Coelacanthiformes	-	+
	<i>Panderichthys rhombolepis</i> (Gross)	-	+
Actinopterygii	<i>Cheirolepis</i> sp.	-	+



Apzīmējumi

-  *Asterolepis ornata*
-  Psammosteidae indet.
-  *Sarcopterygii* gen. et sp. indet.

4.5.1. attēls. Izrakumu laukuma horizontālais plāns Ērmaņu oriktocenožē (pēc Lyarskaya, 1981)

Figure 4.5.1. Horizontal plan of the excavation area, Ērmaņi oryctocoenosis (after Lyarskaya, 1981)

4.6. Ķūķu oriktocenoze

Ķūķu atrodne, saskaņā ar Ļ. Ļarskas piedāvāto klasifikāciju, pārstāv IA tafocenožu apakštipu (Lyarskaya, 1981). Šīs tafocenozes raksturojumam monogrāfijā ir veltītas trīs rindkopas, bet tafonomisko īpatnību apraksts, kas sevī iekļauj ziņas gan par fosiliju saguluma īpatnībām, gan mugurkaulnieku asociācijas taksonomisko sastāvu, gan kaulu izmēru, šķirotību un orientāciju, gan skeleta elementu reprezentativitāti un saglabātību, ietilpst tikai vienā rindkopā. Visi šie parametri, izņemot taksonomisko sastāvu un kaulu krituma leņķi, ir raksturoti kvalitatīvi, nevis kvantitatīvi.

Saskaņā ar Ļubovas Ļarskas sniegtajiem datiem (Lyarskaya, 1981), Ķūķu tafocenozē mugurkaulnieku atliekas atrastas Amatas svītas apakšējā daļā un ir tieši saistītas ar baltiem smalkgraudainiem un lodīšu smilšakmeņiem, kas satur plānas (līdz 5 cm) karbonātisko mālu starpkārtas. Kaulus saturošā kompleksa biezums ir 4 m, bet garums pārsniedz 200 m. Mugurkaulnieku atliekas ir atrastas 12. slāņa apakšējā un vidusdaļā (slāņu numerācija pēc: Lyarskaya, 1981, 5. un 6. attēls). Kaulu maksimālā koncentrācija ir kompleksa vidusdaļā, kur tie veido lēcveida sakopojumus. Šo lēcu platums ir ap 1 m, garums nav mazāks par 2 m, biezums 0,3-0,4 m, bet attālums starp lēcām ir 5-7 m. Ir atsegtas un izpētītas divas lēcas, kuru atseguma centrālajā (visvieglāk pieejamajā) daļā ir ne mazāk kā piecas.

Taksonomiskais sastāvs

Amatas reģionālā stāva mugurkaulnieku komplekss Galvenajā devona laukā ir bagātīgs (Esin et al., 2000), tas sevī iekļauj 22 sugas, tajā skaitā deviņas dažādvairodžu sugas, piecas bruņuzivju sugas, vienu akantožu, sešas daivspurzivju un vienu četrkājaino sugu (4.6.1. tabula). Ķūķu atrodnē šis komplekss ir pārstāvēts samērā pieticīgi, ar septiņām sugām. Dažādvairodžus pārstāv tikai viena suga, *Psammolepis undulata* (Ag.), pārējo astoņu sugu pārstāvji oriktocenoze nav konstatēti. Bruņuzivis pārstāv divas sugas, *Plourdosteus* sp. un *Asterolepis ornata* Eichw. (nav iekļauts Esin et al., 2000 sarakstā, acīmredzot, kļūdaini). Vienīgā akantožu suga, kas ir zināma no Amatas reģionālā stāva nogulumiem, *Devononchus concinnus* Gross, ir atrasta arī Ķūķu oriktocenoze. Daivspurzivis pārstāv divas sugas, *Glyptolepis baltica* Gross un *Laccognathus panderi* Gross, bet tetrapodus - viena no pārejas formām starp zivīm un četrkājjiem, *Panderichthys rhombolepis* (Gross).

Identificēto paraugu skaita (NISP) ziņā oriktocenoze dominē *Psammolepis undulata* atliekas (42%, 4.6.2. tabula), kas gan tikai nedaudz lielāks, nekā *Asterolepis ornata* fosiliju skaits (38%). *Laccognathus panderi* fosilijas veido 13%, bet *Glyptolepis baltica* 4% no noteiktajiem paraugiem, savukārt *Plourdosteus* sp., *Devononchus concinnus* un *Panderichthys rhombolepis* ir pārstāvēti pieticīgi un ir zināmi tikai no dažiem atradumiem (Lyarskaya, 1981). Izmantojot Ļubovas Ļarskas sastādīto izrakumu laukuma horizontālo plānu (Lyarskaya, 1981, 7. attēls) ir mēģināts noteikt minimālo īpatņu skaitu. Plānā (4.6.1. attēls) ir redzamas 15 *Psammolepis undulata* branhiālās plātnes, kas ļauj pieņemt, ka minimālais īpatņu skaits redzamajā laukumā ir bijis vismaz 8. Līdzīgi, septiņas *Asterolepis ornata* AMD plātnes liecina par vismaz septiņu īpatņu klātbūtni. Daivspurzivis pārstāv galvenokārt zvīņas un zobi, kaut arī ir ziņas par atsevišķu plecu joslu un žokļu kaulu atradumiem (Lyarskaya, 1981). *Glyptolepis baltica* un *Laccognathus panderi* pārstāv vismaz pa vienam īpatnim. *Plourdosteus* sp. un *Devononchus concinnus* fosilijas plānā nav identificējamās, bet ir zināms (Lyarskaya, 1981), ka šīs sugas oriktocenoze pārstāv visai pieticīgs atradumu skaits (>1%). Zinot, ka horizontālajā plānā attēloto fosiliju kopskaits nav lielāks par 100, varam secināt, ka katra no šīm sugām ir zināma no viena vai diviem atradumiem. Tas ļauj pieņemt, ka minimālais īpatņu skaits katrai no šīm sugām ir viens, kaut arī nav izslēgts, ka tas ir nedaudz lielāks. Līdz ar to, minimālais īpatņu kopskaits oriktocenoze ir 20 (skat. 4.6.2. tabulu). Šie dati, diemžēl, nevar tikt izmantoti tafonomiskajā analizē kā precīzs kvantitatīvs raksturojums, bet sniedz priekšstatu par tafocenozes struktūru un ļauj to salīdzināt ar citām tafocenožēm.

Galvenā devona lauka (MDF) Amatas reģionālā stāva mugurkaulnieku fosiliju saraksts (pēc Esin et al., 2000), Ķūķu un Pastamuižas atrodnē identificētas sugas (pēc Lyarskaya, 1981)

Table 4.6.1.

List of vertebrates from the Amata Regional Stage of the Main Devonian Field (MDF; after Esin et al., 2000), identified taxa from the Ķūķi and Pasramuiža site (after Lyarskaya, 1981)

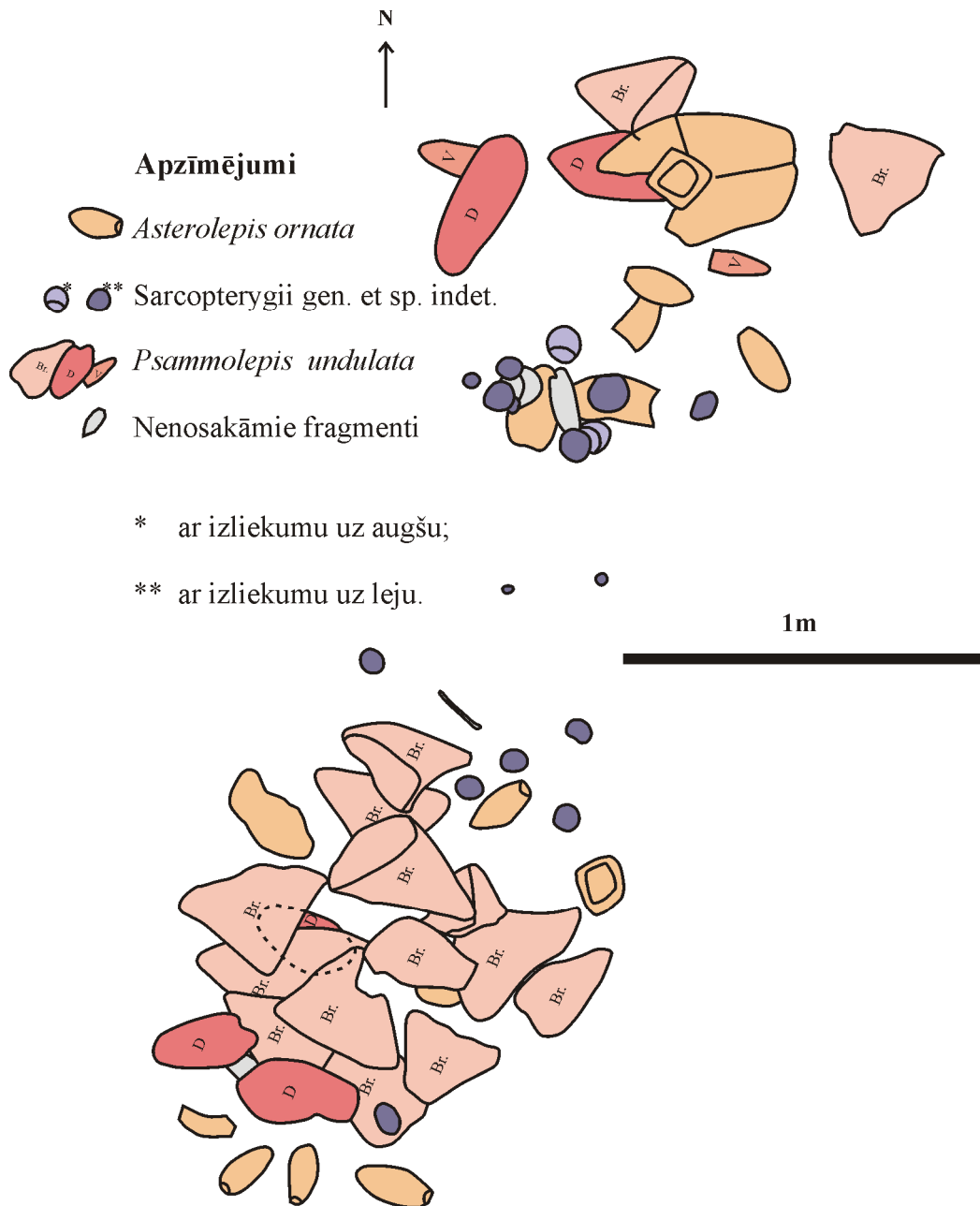
Grupa	Ģints/suga	Ķūķi	Pastamuiža	MDF
Heterostracomorpha	<i>Psammolepis undulata</i> (Ag.)	+	+	+
	<i>Psammolepis venyukovi</i> Obr.	-	-	+
	<i>Psammosteus maeandrinus</i> Ag.	-	-	+
	<i>Psammosteus livonicus</i> Obr.	-	+	+
	<i>Psammosteus praecursor</i> Obr.	-	+	+
	<i>Psammosteus cuneatus</i> Obr.	-	-	+
	<i>Psammosteus levis</i> Obr.	-	-	+
	<i>Psammosteus asper</i> Obr.	-	-	+
	<i>Karelosteus weberi</i> Obr.	-	-	+
Placodermi	<i>Plourdosteus livonicus</i> (Eastm.)	-	-	+
	<i>Plourdosteus</i> sp.	+	-	-
	<i>Asterolepis ornata</i> Eichw.	+	-	+
	<i>Asterolepis radiata</i> Rohon	-	+	+
	<i>Bothriolepis prima</i> Gross	-	-	+
	<i>Bothriolepis obrutschevi</i> Gross	-	+	+
Acanthodii	<i>Devononchus concinnus</i> Gross	+	-	+
Sarcopterygii	<i>Glyptolepis baltica</i> Gross	+	-	+
	<i>Laccognathus panderi</i> Gross	+	?	+
	<i>Holoptychius</i> cf. <i>nobilissimus</i> Ag.	-	?	+
	<i>Eusthenopteron obruchevi</i> Vorob.	-	-	+
	Struniiiformes gen. indet.	-	?	+
	Dipteridae gen. indet.	-	-	+
	<i>Panderichthys rhombolepis</i> (Gross)	+	-	+

Skeleta elementu sadalījums pa izmēru klasēm

Saskaņā ar Ļubovas Ļarskas datiem (Lyarskaya, 1981), katrā lēcā atrodnē ir novērots kaulu šķirojums pēc izmēra. Ass daļā koncentrējas lielas psammosteīdu branhiālās un dorsālās plātņes, bet perifērijā to izmērs un skaits samazinās. Dienvidu virzienā kaulu izmērs samazinās pakāpeniski, lēnāk, nekā ziemeļu virzienā.

Skeleta elementu sadalījums pa izmēru klasēm ir analizēts, izmantojot izrakumu laukuma horizontālo plānu (skat. 4.4.5. attēlu) un mērogu, kas ir pievienots attēlam (Lyarskaya, 1981, 7. attēls). Dati, kas ir iegūti rezultātā, liecina par to, ka attēlam pievienotais lineārais mērogs acīmredzami ir kļūdains, jo maksimālais fosiliju garums (*Asterolepis ornata* vēdera bruņu fragmenta garums) oritocenozē ir 56 cm, bet psammosteīdu branhiālo plātņu garums sasniedz 36-40 cm, kas ievērojami pārsniedz *Psammolepis undulata* maksimālo plātņu garumu (Obruchev, Mark-Kurik, 1965). Daivspurzivju zvīņu diametrs (10 cm) arī liecina par to, ka, lai iegūtu īsto fosiliju izmēru,

visi lielumi būtu jāreizina ar koeficientu 0,6-0,7. Rezultātā tiek iegūts zvīņu diametrs (3-5 cm), psammosteīdu branhiālo plātņu garums (17-27 cm), un dorsālo vairogu garums (22-31 cm), kas atbilst zināmo paraugu garumam no LDM kolekciju materiāla. Saskaņā ar ieviesto korekciju, 25% visu kaulu koncentrējas intervālā no 1 līdz 126 mm, 50% intervāla no 1 līdz 191 mm, bet 75% intervālā no 1 līdz 221 mm.



4.6.1. attēls. Izrakumu laukuma horizontālais plāns, Ķūķu oriktocenoze (pēc Lyarskaya, 1981)

Figure 4.6.1. Horizontal plan of the excavation area, Ķūķi oryctocoenosis (after Lyarskaya, 1981)

Noteikto skeleta elementu īpatsvars (NISP,%; pēc Lyarskaya, 1981), un iespējamais minimālais īpatņu skaits (MNI) Ķūķu atrodnē

Percentage of identified skeletal elements (NISP,%; after Lyarskaya, 1981) and probable minimum number of individuals (MNI) from the Ķūķi site

Taksons	NISP, %	MNI	MNI, %
<i>Psammolepis undulata</i>	42	8	40
<i>Asterolepis ornata</i>	38	7	35
<i>Plourdosteus</i> sp.	<1	1	5
<i>Devononchus concinnus</i>	<1	1	5
<i>Glyptolepis baltica</i>	4	1	5
<i>Laccognathus panderi</i>	13	1	5
<i>Panderichthys rhombolepis</i>	1	1	5
Kopā:	100	20	100

Skeletu disartikulācija

Psammolepis undulata oriktocenoze pārstāv pilnīgi disartikulēti bruņu fragmenti, branhiālās plātnes, dorsālie un ventrālie vairogē un atsevišķas zvīņas (Lyarskaya, 1981). Disartikulācijas indekss $Di=100\%$. *Asterolepis ornata* pārstāv pārsvarā atsevišķas rumpja bruņu plātnes, bet dažreiz artikulētas vēdera bruņas un spuru fragmenti. Izmantojot informāciju, kuru satur izrakumu laukuma horizontālais plāns (skat. 4.6.1. attēlu), ir aprēķināts disartikulācijas indekss *Asterolepis ornata* vēdera sienām, un tas ir diezgan zems, 85,7%, kas norāda uz diezgan augstu artikulācijas pakāpi. Tomēr, domājams, šāda augsta artikulācijas pakāpe ir izskaidrojama ar nelielu īpatņu skaitu atsegtajā tafocenozes daļā. Daivspurzivis pārstāvētas ar nelielu atlieku skaitu, tie ir plecu joslu un žokļu fragmenti, atsevišķi zobi un zvīņas (Lyarskaya, 1981). Nav ziņu, vai starp šiem fragmentiem ir artikulētas skeletu daļas, līdz ar to, par šīs grupas fosiliju disartikulāciju ir grūti spriest, tāpat, ka praktiski nav ziņu par *Plourdosteus* sp. un *Panderichthys rhombolepis* skeletu disartikulāciju oriktocenoze.

Skeleta elementu reprezentatīvitate

Izrakumu laukuma horizontālajā plānā (skat. 4.6.1. attēlu) ir atrodama informācija par *Psammolepis undulata* branhiālajām plātnēm, ventrālajiem un dorsālajiem vairogiem. Bez tā vēl ir ziņas (Lyarskaya, 1981) par atsevišķu zvīņu atradumiem. Minimālais īpatņu skaits (MNI=8, skat 4.6.2. tabulu) ir aprēķināts pēc branhiālajām plātnēm (n=15), kuras ir pārstāvētas par 94% no sagaidāmā skaita (4.6.3. tabula). Dorsālie vairogē pārstāvēti par 62%, bet ventrālie par 25%. Pārējie skeleta elementi vai nu nav atrasti, vai arī par to reprezentatīvitate nav ziņu.

Asterolepis ornata pēc izrakumu laukuma horizontālā plāna datiem pārstāv septiņas AMD bruņu plātnes, viena MV plātne un viena vēdera siena. Ir ziņas (Lyarskaya, 1981) arī par spuru fragmentu atradumiem. Skeleta elementu reprezentatīvitate ir aprēķināta plātnēm, kurām ir zināms atrasto paraugu skaits (4.6.4. tabula), tomēr, šo datu tālākā analīze netiks veikta pieticīga paraugu skaita un neliela MNI dēļ. Daivspurzivis

pārstāv plecu joslu un žokļu fragmenti, atsevišķi zobi un zvīņas, par kuru skaitu informācija nav pieejama.

Kaulu fragmentācija un abrāzija

Par kaulu fragmentāciju oriktocenoze tiešo ziņu nav. Izrakumu laukuma horizontālajā plānā (skat. 4.6.1. attēlu) ir redzami daži fragmenti, kuru piederība nav skaidra. Domājams, ka reālais fragmentu skaits oriktocenoze ir lielāks. Nav izslēgts, ka plānā ir iezīmēti tikai tie paraugi, kuriem ir izdevies noteikt taksonomisko piederību, iespējams, vēl mazāks paraugu skaits, piemēram, tikai tie, kas ir paredzēti muzeja kolekcijām. Līdz ar to, plānā ir redzama tikai daļa no tafonomiskās informācijas. Oriktocenozes aprakstā (Lyarskaya, 1981) ir pieminēts, ka fosiliju virsmā „nav kaut cik stipras noapaļošanās pēdu”, bet arī šis parametrs kvantitatīvi nav raksturots.

4.6.3. tabula

Dažu *Psammolepis undulata* skeleta elementu reprezentativitāte Ķūķu atrodnē pēc izrakumu laukuma horizontālā plāna datiem

Table 4.6.3.

The representation of some skeletal elements, belonging to *Psammolepis undulata* from the Ķūķi site, based on the data from the horizontal plan of the excavation area

Plātne	Atradumu skaits	Sagaidāmais skaits	Reprezentativitāte, %
Ventrālais vairogs	2	8	25
Dorsālais vairogs	5	8	62
Branhiālā plātne	15	16	94

4.6.4. tabula

Dažu *Asterolepis ornata* skeleta elementu reprezentativitāte Ķūķu atrodnē pēc izrakumu laukuma horizontālā plāna datiem

Table 4.6.4.

The representation of some skeletal elements, belonging to *Asterolepis ornata* from the Ķūķi site, based on the data from the horizontal plan of the excavation area

Plātne	Atradumu skaits	Sagaidāmais skaits	Reprezentativitāte, %
AMD	7	7	100,0
PMD	0	7	0,0
MV	1	6	16,7
Vēdera siena	1	7	14,3
Galvas vairogs	0	7	0,0

Skeleta elementu orientācija

Fosiliju sadalījums un orientācija oriktocenoze ir raksturoti sekojoši (Lyarskaya, 1981): lēcu iekšpusē maksimālā kaulu koncentrācija ir novērota to centrālajās daļās, kur desmitiem plātņu saguļ ļoti blīvi un uzguļ viena otrai. Katrā lēcā ir novērots kaulu

šķirojums pēc izmēra. Ass daļā koncentrējas lielas psammosteīdu branhiālās un dorsālās plātnes, bet perifērijā to izmērs un skaits samazinās. Dienvidu virzienā kaulu izmērs samazinās pakāpeniski, lēnāk, nekā ziemeļu virzienā. Lēcu perifērijas daļā ir šauras psammosteīdu branhiālās plātnes un asterolepīdu vēdera bruņas. Starp lēcām ir atrastas retas daivspurzivju un psammosteīdu zvīņas. Kauli iegūļ horizontāli vai ar 8-20° kritumu dienvidrietumu vai ziemeļaustrumu virzienā. Lielākā daļa iegareno kaulu ir orientēta austrumu-rietumu virzienā, bet izliektas plātnes pārsvarā iegūļ ar izliekumu uz augšu.

4.7. Pastamuižas oriktocenoze

Ļubovas Ļarskas (Lyarskaya, 1981) iegūtie un apkopotie dati par Pastamuižas tafocenoze, ir prasījuši papildus apstrādi, lai tos būtu iespējams salīdzināt ar datiem no citām tafocenoze. Šīs atrodnes, kas pārstāv IB un III tafocenožu tipu, monogrāfijā ir raksturotas pieticīgi. Lielākā daļa kvantitatīvas informācijas, kas šajā darbā ir izmantota tafonomiskajā analizē, ir iegūta no izrakumu laukumu horizontālā plāna (Lyarskaya, 1981, 15. attēls). Šajā apakšnodaļā ir ievietots īss rezultātu apkopojums un to interpretācija.

Daugavas kreisā krasta Amatas svītas smilšaini mālaino nogulumu atsegumā pretī Pastamuižai 7. un 15. slāņa robežās ir izdalītas divas tafocenozes (slāņu numuri pēc Lyarskaya, 1981, 8., 9. attēls). Mugurkaulnieku atlieku sakopojumi atrodas aleirītiskajos mālos, kas mijas ar plānām mālaino smalkgraudaino smilšakmeņu kārtiņām. Šie nogulumi uzguļ dažādgraudainiem slīpslāņotiem smilšakmeņiem, kuru virsma ir nelīdzena, viļņota. Oriktoceozes pieder IB un III mugurkaulnieku fosiliju atrodņu tipam (Lyarskaya, 1981).

Taksonomiskais sastāvs

Pastamuižas atseguma 7. slāņa oriktocenozes apraksta (Lyarskaya, 1981) teksta daļa nesatur precīzas ziņas par mugurkaulnieku asociācijas taksonomisko sastāvu, ir pieminētas tikai *Asterolepis radiata* rumpja bruņu plātnes, psammosteīdu plātnes un zvīņas, kā arī daivspurzivju zvīņas. Šo grupu fosilijas ir redzamas arī izrakumu laukuma horizontālajā plānā (4.7.1. attēls; Lyarskaya, 1981, 15. attēls). Otrajā Pastamuižas tafocenoze, kura pārstāv IB tafocenožu tipu (Lyarskaya, 1981, 15. attēls), ir atrastas *Psammosteus livonicus* un *P. praecursor* fosilijas. Domājams, ka šīs sugas pārstāv psammosteīdu asociāciju arī 7. slāņa oriktocenoze. Tomēr, identificēt tās pēc branhiālajām plātnēm un dorsālajiem vairogiem, kas ir redzami izrakumu laukuma horizontālajā plānā (4.6.1. attēls), nav iespējams. Līdz ar to, oriktocenoze dominē *Psammosteus* sp. fosilijas (66,7%), kuru minimālais īpatņu skaits, atbilstoši tafonomiskajā plānā redzamajām branhiālajām plātnēm, ir 23 (4.7.1. tabula).

Skeleta elementu sadalījums pa izmēru klasēm

Skeleta elementu sadalījums pa izmēru klasēm ir analizēts, izmantojot izrakumu laukuma horizontālo plānu (skat. 4.7.1. attēlu) un mērogu, kas ir pievienots attēlam (Lyarskaya, 1981, 15. attēls). Dati, kas ir iegūti rezultātā (4.7.2. attēls), liecina par to, ka attēlam pievienotais lineārais mērogs acīmredzami neatbilst īstajam mērogam, jo maksimālais psammosteīdu branhiālo plātņu garums sasniedz 34-36 cm, bet lielākais dorsālais vairogs sasniedz 44 cm garumā, kas ievērojami pārsniedz *Psammosteus* ģints

maksimālo plātņu garumu (Obruchev, Mark-Kurik, 1965). Diemžēl, īstos fosiliju izmērus oriktocenoze nav iespējams rekonstruēt.

4.7.1. tabula

Noteikto skeleta elementu īpatsvars (NISP,%; pēc Lyarskaya, 1981), un iespējamais minimālais īpatņu skaits (MNI) Pastamuižas atrodnē

Table 4.7.1.

Percentage of identified skeletal elements (NISP,%; after Lyarskaya, 1981) and probable minimum number of individuals (MNI) from the Pastamuiža site

Taksons	NISP	NISP, %	MNI
<i>Psammosteus</i> sp.	52	66,7	23
<i>Asterolepis radiata</i>	4	5,1	-
Sarcopterygii gen. et sp. indet.	5	6,4	-
Vertebrata indet.	17	21,8	-

Skeletu disartikulācija

Kā ir redzams izrakumu laukuma horizontālajā plānā (skat. 4.7.1. attēlu), *Psammosteus* sp. fosilijas oriktocenoze pārstāv pilnīgi disartikulētas branhiālās plātnes un dorsālie vairogē. Arī starp bruņuzivju un daivspurzivju fosilijām nav redzamu artikulētu skeleta daļu. Citu ziņu par mugurkaulnieku skeletu disartikulācijas pakāpi Pastamuižas tafocenoze nav.

Skeleta elementu reprezentativitāte

Minimālais *Psammosteus* sp. īpatņu skaits ir noteikts pēc branhiālo plātņu skaita. Dorsālie vairogē oriktocenoze ir pārstāvēti par 26% no sagaidāmā skaita. *Asterolepis radiata* plātnes izrakumu laukuma horizontālajā plānā (skat. 4.7.1. attēlu) nav identificējamās. Daivspurzivju fosilijas visticamāk pārstāv tikai zvīņas (skat. 4.7.1. attēlu). Citu ziņu par skeleta elementu reprezentativitāti Pastamuižas oriktocenoze nav.

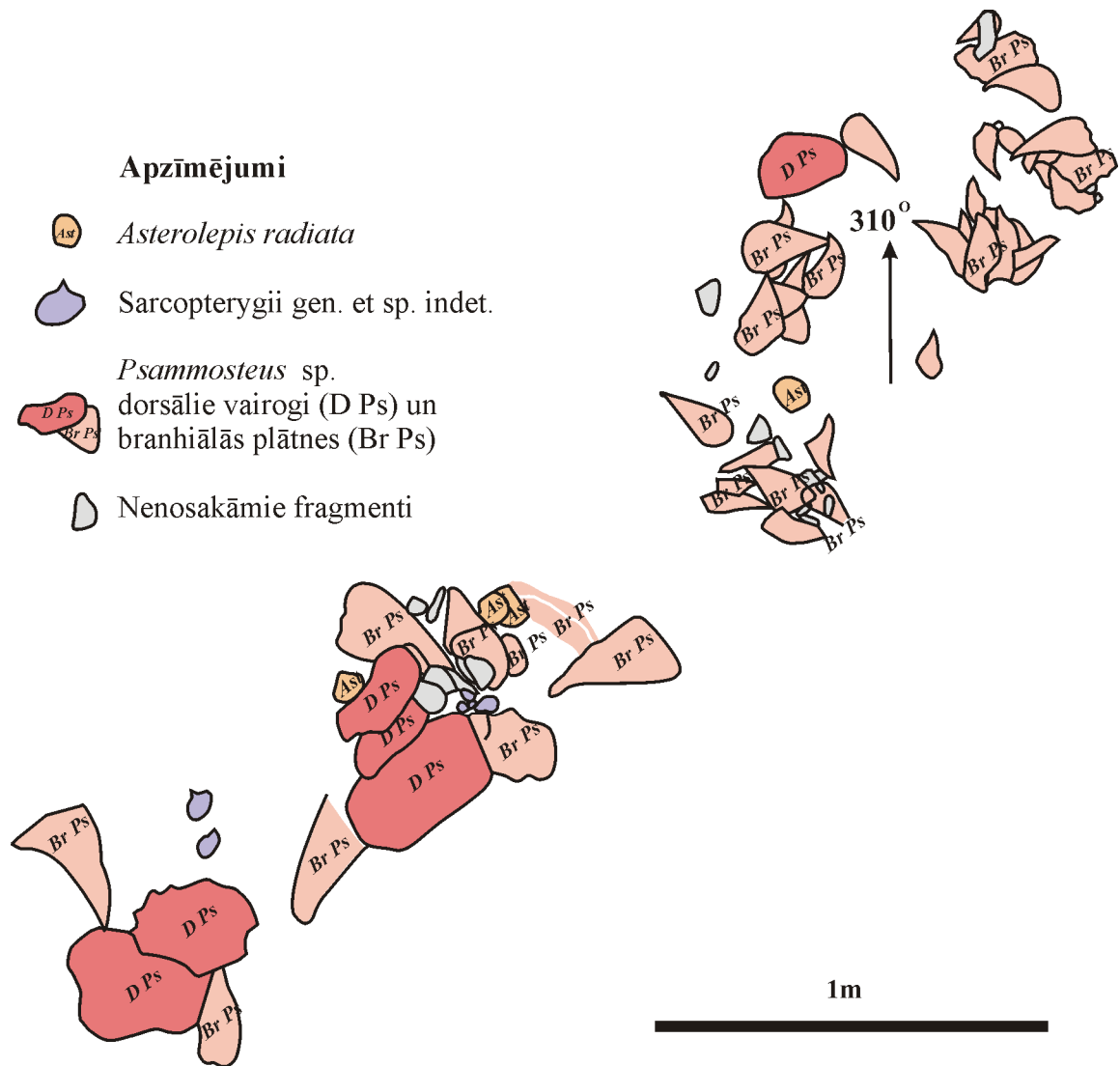
Kaulu fragmentācija un abrāzija

Fragmentu skaits oriktocenoze pēc datiem, kas ir iegūti izrakumu laukuma horizontālā plāna analīzes gaitā, sasniedz 21,8% (skat. 4.7.1. tabulu). Domājams, ka reālais fragmentu skaits oriktocenoze ir lielāks. Nav izslēgts, ka plānā ir pārsvarā ir iekļauti paraugi, kuriem ir izdevies noteikt taksonomisko piederību, vai arī tikai tie, kas ir paredzēti muzeja kolekcijām. Līdz ar to, plānā ir redzama tikai daļa no tafonomiskās informācijas. Kvantitatīvie dati par kaulu abrāziju Pastamuižas tafocenoze nav pieejami.

Skeleta elementu orientācija

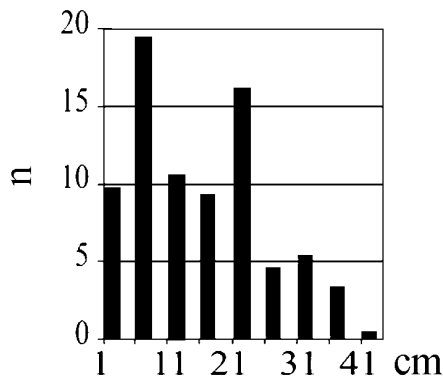
Vaļņu (grēdu) orientācijas virziens ir ZR-DA, padziļinājumos starp grēdām ir aleirīti, māli, mugurkaulnieku skeletu atlūzas, augu daļas (Lyarskaya, 1981). Kaulu sakopojumiem plānā ir joslu apveids (4.7.1. attēls), šajās joslās atliekas koncentrējas

grupās pa 10-20 un ir izvietotas ļoti blīvi. Katrā sakopojumā kauli krīt tā centra virzienā. Attālums starp šīm joslām ir 0,7-1,0 m, bet starp kaulu grupām 0,3-0,4 m. Kauli ir labi šķiroti pēc formas un pēc svara – plāna labajā pusē ir psammosteīdu branhiāles, bet kreisajā – dorsālie vairogi ar ļoti līdzīgu izmēru. Dorsālo vairogu izvietojums ne vienmēr ir ar izliekumu uz augšu, daudzos gadījumos tas ir vērsts uz leju. Sakopojumu augšējā (0,3-0,4 m biezumā) daļā parādās nelielas *Asterolepis radiata* rumpja bruņu plātnes, psammosteīdu un daivspurzivju zvīņas (Lyarskaya, 1981).



4.7.1. attēls. Izrakumu laukuma horizontālais plāns Pastamuižas 7. slāņa oriktocenozē (pēc Lyarskaya, 1981)

Figure 4.7.1. Horizontal plan of the excavation area, Pastamuiža oryctocoenosis of the bed No. 7 (after Lyarskaya, 1981)



4.7.2. attēls. Visu skeleta elementu sadalījums pa izmēru klasēm Pastamuižas oryctocoenozē
Figure 4.7.2. Size-specific distribution of all the skeletal elements at the Pastamuiža oryctocoenosis

4.8. Mugurkaulnieku bruņu plātņu modeļu hidrodinamiskās un apglabāšanas īpatnības

Ekspierimenti laboratorijā

Laboratorijas eksperimentos ir reģistrēts bruņuzivju bruņu plātņu modeļu pārvietošanai nepieciešamais plūsmas ātrums v_1 ; ir pētīta ūdenstilpnes dziļuma un gultnes rakstura, kā arī plātņu formas un to pozīcijas attiecībā pret straumi, gultni un/vai gultnes reljefa formām ietekme uz modeļu transportēšanu. Vides blīvuma ietekme uz plātņu pārvietošanu eksperimentos netika apskatīta. Ir novērots, ka lielākā dziļumā un nelīdzenā smilšainā gultnē plātņu pārvietošanai ir vajadzīgs lielāks straumes ātrums, nekā mazākā dziļumā un līdzenā gultnē (4.8.1. tabula).

4.8.1. tabula

Laboratorijas apstākļos reģistrētais straumes ātrums, kas ir nepieciešams ar izliekumu uz augšu gultnē novietoto *Bothriolepis maxima* bruņu plātņu poliesteru modeļu izkustināšanai no vietas 10 un 20 cm dziļumā gludā un nelīdzenā (smilšainā) gultnē

Table 4.8.1.

Laboratory-registered stream velocity, which is capable of moving polyester models of *Bothriolepis maxima* armour plates, which are placed on substrate convex side up, water depth 10 and 20 centimeters, substrate surface smooth and rough (sandy)

Plātne	Blīvums, ρ (g cm^{-3})	Straumes ātrums, v_1 (m s^{-1})			
		0,1 m dziļumā		0,2 m dziļumā	
		gludā gultnē	nelīdzenā gultnē	gludā gultnē	nelīdzenā gultnē
MxL	1,30	0,05	0,13	0,20	1,02
Cd/Cv	1,30	0,07	0,13	0,27	0,88
PMD	1,35	0,06	0,40	1,08	2,08

Ekspierimentā ir izmantots modelis (metāla tvertne ar līdzenu cietu un gludu metāla gultni, skat. 3.2. attēlu), kurš ir specifisks attiecībā uz dabiskajiem apstākļiem. Dati, kas iegūti gludas gultnes apstākļos, ir izmantoti, lai ilustrētu, cik liela nozīme plātņu pārvietošanā ir gultnes raupjumam. Tā, piemēram, jauktās sānu plātnes (MxL) modelis, kas

atrodas pozīcijā ar izliekumu uz augšu, 0,2 m dziļumā gludajā gultnē sāk pārvietoties tad, kad straumes ātrums sasniedz $0,2 \text{ m s}^{-1}$ (skat. 4.8.1. tabulu), bet smilšainajā gultnē tas izkustas tikai straumes ātrumam sasniedzot $1,02 \text{ m s}^{-1}$, t.i. jau augšējās plūsmas režīmā ($\Delta_v=0,82$). Savukārt PMD plātnes modeļa gadījumā šis ātrums attiecīgi ir $1,08$ un $2,08 \text{ m s}^{-1}$ ($\Delta_v=1,0$), bet Cd/Cv – $0,27$ un $0,88 \text{ m s}^{-1}$ attiecīgi ($\Delta_v=0,61$). Tātad, gultnes rakstura ietekme uz dažādas formas plātņu transportēšanu ir atšķirīga. Plātnēm, kas atrodas pozīcijā ar izliekumu uz leju (4.8.2. tabula) šī atšķirība neizpaužas tik krasi, kā pozīcijā ar izliekumu uz augšu. Modelī izmantotai absolūti līdzenai cietai un gludai metāla gultnei analogisku dabā ir grūti piemeklēt, pēc savām īpašībām tai varētu līdzināties tikai klinšaina (kristālisko vai karbonātiežu) gultne. Cietas gultnes pastāvēja atsevišķās (Pļaviņu, Daugavas) karbonātu sedimentācijas epizodēs, kamēr mugurkaulnieku fosiliju sakopojumi Baltijā devonā pārsvarā ir veidojušies klastiskās sedimentācijas apstākļos.

4.8.2. tabula

Laboratorijas apstākļos reģistrētais straumes ātrums, kas ir nepieciešams ar izliekumu uz leju gultnē novietoto *Bothriolepis maxima* bruņu plātņu poliestera modeļu izkustināšanai no vietas 10 un 20 cm dziļumā gludā un nelīdzenā (smilšainā) gultnē

Table 4.8.2.

Laboratory-registered stream velocity, which is capable of moving polyester models of *Bothriolepis maxima* armour plates, which are placed on substrate convex side down; water depth 10 and 20 centimeters, substrate surface smooth and rough (sandy)

Plātne	Blīvums, ρ (g cm^{-3})	Straumes ātrums, v_1 (m s^{-1})		
		0,1 m dziļumā		0,2 m dziļumā
		gludā gultnē	gludā gultnē	nelīdzenā gultnē
MxL	1,30	0,02	0,10	0,39
Cd/Cv	1,30	0,04	0,08	0,61
PMD	1,35	0,05	0,39	0,45

Gludā gultne kā straumju veidota reljefa forma, kas atbilst noteiktam klastiskās sedimentācijas režīmam, var veidoties gan apakšējās, gan augšējās plūsmas ietekmē. Tā, 0,2 m dziļumā apakšējās plūsmas režīmā gludā gultne pāriet ripsnojuma tekstūrā, straumes ātrumam sasniedzot $0,25 \text{ m s}^{-1}$ (Reineck, Singh, 1980). Ja straumes ātrums pārsniedz $1,3 \text{ m s}^{-1}$, kas šādā dziļumā atbilst augšējās plūsmas režīmam, gludas gultnes apstākļi nomaina iepriekš eksistējušos zemūdens grēdu (*subaqueous dunes*) apstākļus.

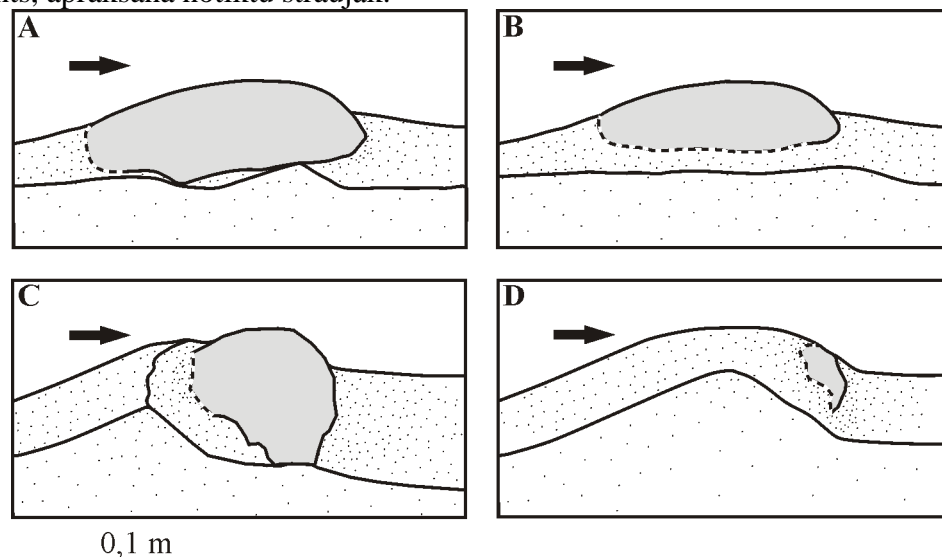
Fosiliju aprakšanā un pārvietošanā nozīme ir ne tikai gultnes raupjumam, bet arī konsistencei. Saskaņā ar sedimentogēno gultņu klasifikāciju pēc konsistences, kuru piedāvā Ekdeils (Ekdale, 1985), gultnes var būt “šķīdras” (*soupground*), mīkstas (*softground*), irdenas (*looseground*), stingras (*firmground*) un cietas (*hardground*). Izplatītākie klastiskās sedimentācijas veidojumi ir mīkstās un irdenās gultnes. Jo vairāk substrāts ir piesātināts ar ūdeni, jo lielāka varbūtība, ka dzīvnieku atliekas tiks apraktas, iegrimstot tajā. Stingrās gultnes veidojas nogulu atūdeņošanās un noblīvēšanas rezultātā, bet cietās gultnes – cementam aizpildot poras.

Nosacīti var izdalīt trīs plātņu grupas, kuru hidrodinamiskās īpašības būtiski atšķiras: 1) nedaudz izliektas gandrīz izometriskas plātnes (AMD, PMD); 2) kauli, kas sastāv no divām plaknēm, kuras savā starpā veido $90-120^\circ$ leņķi (AVL, ADL, PVL, MxL); 3) iegareni kauli (piemēram, Cd/Cv), kuru garums vismaz trīsreiz pārsniedz platumu (šīs klasifikācijas pamatā ir mugurkaulnieku atlieku iedalījums grupās, kuru ir piedāvājuši Lukševičs, Zupiņš, 2004).

Pirmās grupas plātnes ir noturīgākas pret izkustināšanu pozīcijā ar izliekumu uz augšu, nekā pozīcijā ar izliekumu uz leju: PMD plātne ($\rho = 1,35 \text{ g cm}^{-3}$), kas novietota smilšainā gultnē 0,2 m dziļumā ar izliekumu uz augšu, sāk pārvietoties, straumes ātrumam sasniedzot $2,08 \text{ m s}^{-1}$. Ja plātne novietota hidrodinamiski nestabilā pozīcijā ar izliekumu uz leju, tās izkustināšanai no vietas pietiek ar straumi, kuras ātrums ir $0,45 \text{ m s}^{-1}$. Turklāt šīs grupas plātnēm pieres pretestība gandrīz nemainās atkarībā no tā, ar kuru sānu plātne ir pagriezta pret straumi.

Ja plātne atrodas gultnē ar izliekumu uz leju, tās kustība parasti sākas ar to, ka virs gultnes tiek piepacelta pret straumi vērstā mala. Pēc tam plātne var tikt diezgan strauji apgriezta otrādi, dažreiz pēc inerces var vairākas reizes apgriezties ap savu asi, “soļojot” vai veļoties pa gultni, pirms tā novietojas stabilā pozīcijā – ar izliekumu uz augšu. Ja plātne sāk pārvietoties no pozīcijas ar izliekumu uz augšu, tā sākumā tiek vilkta pa gultni, pēc tam paceļas un sāk pārvietoties lieliem lēcieniem, atraujoties no gultnes un atkal nolaižoties, bet parasti neapgriežoties ap savu asi hidrodinamiski nestabilajā pozīcijā (ar izliekumu uz leju). Šo plātņu apglabāšanā liela loma ir gultnes reljefa formām un tam, kā plātne sākotnēji tikusi novietota attiecībā pret tām.

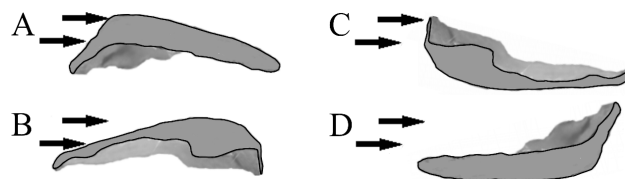
Lai noteiktu gultnes reljefa nozīmi PMD plātnes pārvietošanas un apglabāšanas likumsakarībās, laboratorijas iekārtā zemūdens grēdas pret straumi vērstajā nogāzē 0,2 m dziļumā ar izliekumu uz augšu tika novietota PMD plātne un pakāpeniski palielināts straumes ātrums. Zemūdens grēdas profils, pieaugot straumes ātrumam un iestājoties augšējās plūsmas režīmam, tika izlīdzināts. Grēdas garums ir 0,9 m, platumā to ierobežo iekārtas sienas (0,12 m), augstums ir 0,06 m, bet nogāzes slīpums nepārsniedz 10° (4.8.1. attēls). Straumes ātrumā $2,08 \text{ m s}^{-1}$ 5 minūšu laikā plātne netika izkustināta no vietas un ap to sākās smilts akumulācija (4.8.1. A attēls), kas turpmāko 5 minūšu laikā sasniedza dinamiskā līdzsvara stāvokli (4.8.1. B attēls). Plātnes aprakšana apstājās un 10 minūšu laikā neatjaunojās. Bruņuzivīm raksturīgais kaula ārējās virsmas ornamentējums plātņu modeļiem netika atveidots. Iespējams, dabiskam kaulam, kura virsmā ir saglabājies ornaments, aprakšana notiktu straujāk.



4.8.1. attēls. *Bothriolepis maxima* PMD (A, B) un MxL (C, D) plātņu modeļu aprakšana augšējās plūsmas režīmā (pēc Vasiļkova, 2012). Plūsmas virziens ir parādīts ar bultiņām Figure 4.8.1. Burrying of *Bothriolepis maxima* PMD (A, B) and MxL (C, D) plate models in an upper flow regime (after Vasiļkova, 2012). Flow direction shown with arrows

Otrās grupas plātņu apglabāšanas un transportēšanas likumsakarības ilustrē MxL plātnes piemērs. MxL plātnes modelis, kas ir novietots smilšainā gultnē ar izliekumu uz

augšu ar stāvāko, sānu plakni pret straumi (4.8.2. A attēls), sāk pārvietoties, straumes ātrumam sasniedzot $1,02 \text{ m s}^{-1}$. Plātne tiek vilkta gar gultni, bet, ja gultne ir nelīdzena un plātnes kustība tiek bremsēta, tā sāk rotēt, pagriežoties ar lēzenāko, muguras plakni pret straumi (4.8.2. B attēls). No šādas pozīcijas plātne tiek izkustināta tikai tad, kad straumes ātrums sasniedz $1,67 \text{ m s}^{-1}$. Tā tiek lēnām vilkta gar gultni, apstājoties pie gultnes nelīdzenumiem, kur notiek pakāpeniska aprakšana. Retos gadījumos, pēkšņi strauji un īslaicīgi pieaugot turbulencei vai straumes ātrumam, plātne arī no šādas stabilas pozīcijas var tikt izkustināta un apgriezta otrādi ar stāvāko plakni pret straumi, tad cikls atkārtojas, līdz MxL plātne atkal nonāk pozīcijā ar izliekumu uz augšu un ar lēzenāko plakni pret straumi. Pretstatā PMD, augšējās plūsmas režīmā ($0,2 \text{ m}$ dziļumā, ar straumes ātrumu $1,56 \text{ m s}^{-1}$) MxL plātne 15 minūšu laikā tika pilnībā aprakta, domājams, lielā mērā pateicoties tās profilam. Ja MxL plātne atrodas pozīcijā ar izliekumu uz augšu, tās lēzenākā, muguras plakne, kas vērsta pret straumi, veido ar gultni 18° leņķi, kas ir tuvs straumes ripsnojuma grēdiņu pretstraumes nogāžu slīpuma leņķim ($10\text{-}15^\circ$) (skat. 4.8.2. B attēlu). Pēc tam, grēdai migrējot plūsmas virzienā, atsedzas pret straumi vērstā plātnes mala un tās pamatnē pastiprinās erozija. Erozijas rezultātā smiltis zem plātnes atsegtās malas tiek izskalotas, starp gultni un plātņi pieaug plūsmas ātrums un pastiprinās turbulence. Rezultātā uz plātnes muguras plakni no apakšas darbojas spēks, kas ir pietiekams, lai to pagrieztu vertikāli, pilnībā atbrīvojot plātņi no pārsedzošām smiltīm. Zaudējot pārsedzošo nogulu svaru un iegūstot maksimālu pretestību, plātne uzpeld, turpina rotēt un nonāk smilšu grēdas virspusē.



4.8.2. attēls. *Bothriolepis maxima* MxL plātnes modeļa novietojums attiecībā pret straumi (pēc Vasiļkova, 2012)

A – ar izliekumu uz augšu, maksimāla pretestība; B – ar izliekumu uz augšu, minimāla pretestība; C – ar izliekumu uz leju, maksimāla pretestība; D – ar izliekumu uz leju, minimāla pretestība. Plūsmas virziens ir parādīts ar bultiņām

Figure 4.8.2. Position of a *Bothriolepis maxima* MxL plate model against the stream (after Vasiļkova, 2012)

A – convex side up, maximum drag; B – convex side up, minimum drag; C - convex side down, maximum drag; D – convex side down, minimum drag. Flow direction shown with arrows

Ja MxL plātnes modelis tiek sākotnēji novietots smilšainā gultnē ar muguras plakni paralēli gultnei, bet sānu plakni perpendikulāri tai (nosacīti atbilst pozīcijai ar izliekumu uz leju) virzienā pret straumi (skat. 4.8.2. C attēlu), tad plātnes pārvietošanai nepieciešamais straumes ātrums ir $0,39 \text{ m s}^{-1}$. Plātne vienmērīgi slīd gar gultni vai īslaicīgi uzpeld, veicot vāji izteiktas lēcienveida kustības. Rotējot tā ieņem stāvokli ar mazāko pretestību (skat. 4.8.2. D attēlu), no kura tā tiek izkustināta tikai tad, ja straumes ātrums sasniedz $0,57 \text{ m s}^{-1}$. Parasti no šādas pozīcijas kustība sākas ar to, ka pret straumi vērstā mala paceļas vertikāli, un plātne tiek apgriezta otrādi, ieņemot hidrodinamiski stabilāko stāvokli (skat. 4.8.2. A attēlu), no kura var pāriet vēl stabilākā pozīcijā (skat. 4.8.2. B attēlu).

Citādas pārvietošanās likumsakarības ir raksturīgas trešās grupas, nosacīti iegarenim, kauliem. Ja tās garenass ir orientēta perpendikulāri plūsmas virzienam, Cd/Cv plātne smilšainā gultnē pozīcijā ar izliekumu uz augšu izkustas no vietas straumes ātrumam

sasniedzot $0,88 \text{ m s}^{-1}$, bet pozīcijā ar izliekumu uz leju – pie zemāka ātruma, $0,61 \text{ m s}^{-1}$. Kustībai ir rotācijas raksturs: ja plātne orientēta ar izliekumu uz leju, tā tiek apgriezta otrādi, kā arī pagriezta ar distālo (spico) galu pret straumi. Šāda pozīcija Cd/Cv plātnei hidrodinamiski ir visstabilākā: straumes ātrumam pieaugot, pret straumi vērsta distālais gals paliek uz vietas, bet proksimālais, pa straumi vērsta gals lēnām tiek pacelts virs gultnes. Pati plātne sāk slīdēt uz priekšu tikai augšējās plūsmas režīmā.

Eksperimenti dabā

Viļņu bangu zonā *Bothriolepis maxima* AMD plātnes modeļi ar īpatnējo blīvumu $\rho = 1,23$, $\rho = 1,34$ un $\rho = 1,5 \text{ g cm}^{-3}$ tika ievietoti krasta zemūdens nogāzē, dziļumā, kas ir mazāks par plātnes garumu ($L = 196 \text{ mm}$), kā arī $0,7 \text{ m}$ dziļumā, kas ir lielāks par plātnes garumu, bet nebija lielāks par viļņu bāzi eksperimenta norises laikā.

Plātnei atrodoties pozīcijā ar izliekumu uz augšu, krasta zemūdens nogāzē dziļumā, kas ir mazāks par plātnes garumu, ir novērota šāda kustība. Vilnim atkāpjoties, plātne tiek ievilkta dziļāk zemūdens nogāzē, ko nekompensē krasta virzienā vērsta kustība; viļņu apgriezta, tā nonāk gultnē ar izliekumu uz augšu un tiek pārvietota arvien dziļāk, kamēr nonāk tādā dziļumā, kas ir lielāks par viļņu bāzi.

Ja plātne ir novietota krasta zemūdens nogāzē ar izliekumu uz leju dziļumā, kas ir lielāks par plātnes garumu, bet nav lielāks par viļņu bāzi, tā viļņu ietekmē tiek apgriezta otrādi. un, uzpeldot, lēnām pārvietojas krasta virzienā. Ņemot vērā to, ka krasta zemūdens nogāzes augšējā daļā plātnes kustības virziens ir pretējs – uz jūras pusi – zemūdens nogāzē, domājams, ir pastāvējušas dinamiskā līdzsvara zonas, kur notika mugurkaulnieku bruņu plātņu akumulācijā savdabīgās joslās.

Ja plātne atrodas smilšainā pludmalē viļņu darbības zonā pozīcijā ar izliekumu uz leju, tā var tikt ieskalota zemūdens nogāzē vai tikt daļēji aprakta. Tomēr eksperimenta laikā plātne netika aprakta pilnībā. Sasniedzot aprakšanas pakāpi, kas ir tuva analogiskam stāvoklim, kas sasniegts straumes ietekmē (skat. 4.8.1. B attēlu), iestājās dinamiskais līdzsvars; uzskatotās smiltis ar katru nākamo vilni viegli tika noskalotas un uzskalotas atkal. Domājams, ka plātņu aprakšana ar lielāku varbūtību var norisināties krasta akumulācijas posmos, kur nogulumus veido pārsvarā smalkgraudaina smiltis, bet ūdens ir piesātināts ar smilts materiālu suspendētā veidā, savukārt posmos, kur notiek krasta abrazija, šādas aprakšanas iespējamība ir neliela.

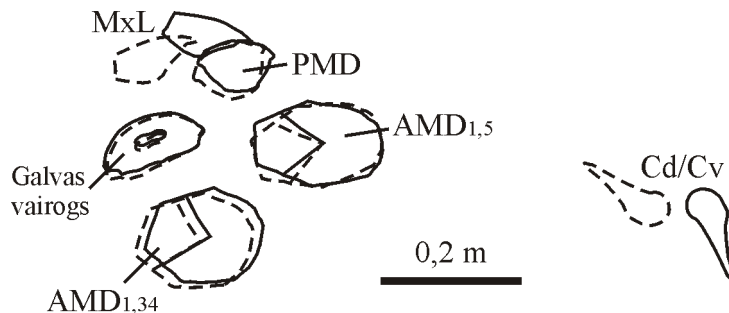
Nākamais eksperimenta posms norisinājās lagūnā, kuras dziļums nepārsniedza $0,05 \text{ m}$, un kas vienā daļā bija savienota ar Pēterupi. Eksperimentā izmantotas sešas poliestera plātnes: *Bothriolepis maxima* galvas vairogs, PMD, MxL, Cd/Cv, AMD_{1,34} ar īpatnējo blīvumu $1,34 \text{ g cm}^{-3}$ un AMD_{1,5} ar īpatnējo blīvumu $1,5 \text{ g cm}^{-3}$. Plātnes tika novietotas gultnē ar izliekumu uz augšu tā, lai tās visas tiktu pārklātas ar ūdeni.

Plātņu pārvietošanas attālums 20 minūšu laikā tika dokumentēts filmējot. Plātņu sākotnējā un beigu pozīcija ir redzama 4.8.3. attēlā. Visvieglāk no vietas pavisam nelielu viļņu (ripsnojuma) ietekmē izkustas MxL un Cd/Cv plātne. MxL periodiski pietuvojas PMD plātnei, uzvirzoties tai, bet pēc tam atkāpjas. Šādas kustības notiek, pateicoties plātnes īpatnējai formai. Īsākā plakne, tā MxL plātnes daļa, kas sedza zivs sānu, tiek orientēta paralēli viļņu fronteī tā, lai tās garāka plakne būtu vērsta pret vilni, ieņemot vismazākās pretestības stāvokli, kā tas ir novērots laboratorijas apstākļos straumes ietekmē. Cd/Cv sāk rotēt un noorientējas perpendikulāri viļņu fronteī, ar šauro galu pret vēju (vilni). Pārējās plātnes - galvas vairogs, PMD, AMD_{1,34} un AMD_{1,5} pozīciju praktiski nemaina.

Kad šīs plātnes baseinā novietotas ar izliekumu uz leju, to pārvietošanās norisinās daudz intensīvāk. Plātnes pārvietojas, piepaceļoties un uzpeldot viļņa uzplūdu laikā. Viļņu

ietekmē 3,5 minūšu laikā AMD_{1,5} plātne un galvas vairogs ir pārvietoti 0,6 m attālumā, AMD_{1,3} – 0,8 m attālumā, MxL – 1 m un PMD – 1,5 m attālumā.

AMD_{1,5} plātnes poliestera modelis, kas Vikmestēs upē tika ievietots ar izliekumu uz leju, straumē ar ātrumu 0,6-0,8 m s⁻¹ ir uzpeldēja uzreiz un sāka kustēties ūdens slānī ar vidējo ātrumu 0,6 m s⁻¹. Savukārt, posmā, kur mērītais straumes ātrums ir bijis 0,3-0,4 m s⁻¹, plātne nogrima un pārvietošanās notika, strauzei to velkot pa gultni ar ātrumu, kas ir mazāks par 0,01 m s⁻¹. Šādā veidā pārvietojoties, plātne ir nonāca padziļinājumā starp zemūdens grēdām un tika apgriezta otrādi (4.8.4. A attēls).

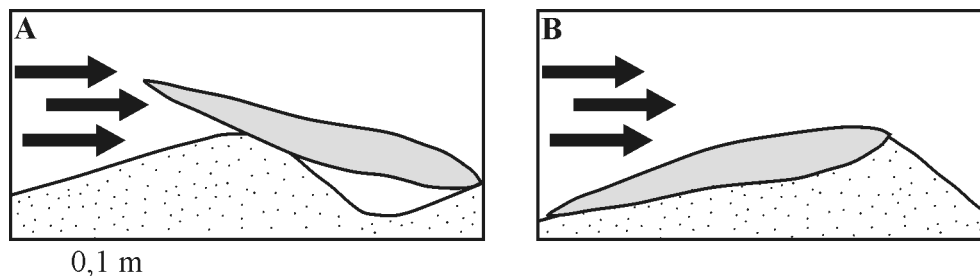


4.8.3. attēls. *Bothriolepis maxima* bruņu plātņu modeļu galvas vairogs, PMD, MxL, Cd/Cv, AMD_{1,34} un AMD_{1,5} pārvietošanās 20 minūšu laikā seklā baseinā viļņu ietekmē (pēc Vasiļkova, 2012)

Ar raustītu līniju apzīmēta plātnes sākotnējā pozīcija

Figure 4.8.3. Path made by *Bothriolepis maxima* plate models head shield, PMD, MxL, Cd/Cv, AMD_{1,34} and AMD_{1,5} in 20 minutes in a shallow wave-influenced basin (after Vasiļkova, 2012)

Start position of the plates shown with a dashed line



4.8.4. attēls. *Bothriolepis maxima* bruņu plātņu modeļa AMD_{1,5} pozīcija attiecībā pret zemūdens grēdām un plūsmas virzienu (pēc Vasiļkova, 2012)

A - pirms apgriešanās; B – stabilā pozīcijā. Plūsmas virziens ir parādīts ar bultiņām

Figure 4.8.4. Position of *Bothriolepis maxima* plate model AMD_{1,5} against the sand dunes and the flow (after Vasiļkova, 2012)

A – before a turn-over; B - in a stable position. Flow direction shown with arrows

Pēc *Bothriolepis maxima* AMD plātnes modeļa novietošanas upes gultnē straumes ātrumā 0,6-0,8 m s⁻¹ ar izliekumu uz augšu, ir novērota sekojoša likumsakarība. Nonākot virs zemūdens grēdas, kā tas ir parādīts 4.8.4. attēlā, plātne iegūst stabilu pozīciju, jo strauze to piespiež pie grēdas lēzenās nogāzes virsmas. Šādi novietota plātne var ilgstoši palikt nekustīga. Līdzīga kustība un novietošanās stabilā pozīcijā attiecībā pret zemūdens grēdām un ripsnojuma grēdiņām ir novērota *Bothriolepis maxima* PMD, MxL un galvas vairoga poliestera modeļiem. Upes gultnē novietojot atsevišķu galvas vairoga kaulu modeļus - Nu, La, Prm, - ar īpatnējo blīvumu $\rho = 1,25 \text{ g cm}^{-3}$, ir novērota šāda likumsakarība. Plātnēm nonākot nelīdzenā gultnē, strauze, kuras ātrums sasniedz 0,6-0,8 m s⁻¹, tos nespēj izkustināt no vietas. Minētais varētu būt izskaidrojams ar to, ka šo plātņu relatīvais biezums (biezums attiecībā pret kaula izmēru) ir diezgan liels, izliekums, pretēji

tam, ir neliels, bet tās ir daudzstūrainas, turklāt, to viscerālā virsma ir ar endokrānija nospiedumiem bedrīšu vai pauguriņu veidā.

5. Diskusija un interpretācija

5.1. Tafonomiskā analīze

Taksonomiskais sastāvs

Apskatītajās Baltijas devona mugurkaulnieku fosiliju atrodnēs dažādvairodžus pārstāv astoņas sugas, kas veido mazāk par pusi (42%) no Galvenajā devona laukā sastopamajām (5.1.1. tabula). Starp bruņuzivju atradumiem ir zināmas piecas artrodīru (pārstāvētas par 26%) un astoņas antiarhu (53%) sugas. Akantodes ar sešām sugām pārstāvētas par 46%, bet starspurzivis pārstāv vismaz viena suga no trijām, kas zināmas Galvenajā devona laukā. Daivspurzivis pārstāv sešas porolepiformu (26%), četras osteolepiformu (67%) un trīs plaušzivju (43%) sugas. Tetrapodus pārstāv divas ģintis un divas sugas. Dažādu grupu pārstāvju proporcionālais sadalījums Baltijas teritorijā un Galvenajā devona laukā ir visai līdzīgs (5.1.1. attēls), sugu skaita ziņā dominē daivspurzivis, tās veido vienu ceturtdaļu no visām mugurkaulnieku sugām. Psammosteīdu, antiarhu, artrodīru un akantožu īpatsvars ir līdzīgs, katrai grupai tas ir ap 15% no sugu kopskaita, savukārt starspurzivis un tetrapodi šajā ziņā ir nabadzīgākas grupas (2-4% no sugu kopskaita).

Lielākais identificēto taksonu skaits ir Klūnu oriktocenoze (14 taksoni, 5.1.2. tabula). Kaut arī Lodes mālu karjerā pavisam ir identificēti 15 mugurkaulnieku taksoni, katrā atsevišķā tafocenoze to skaits nepārsniedz septiņus (5.1.3. tabula, Kuršs et al., 1999, Upeniece, 2011). Mazākais taksonu skaits (divi) ir Lodes 5. tafocenoze, 3. un 4. tafocenoze katrā ir identificēti trīs mugurkaulnieku taksoni, bet 6. atrasto taksonu skaits ir četri (skat. 5.1.3. tabulu).

Analizējot NISP%, MNI%, un NISP/MNI attiecību katrā mugurkaulnieku grupā un salīdzinot to ar sugu skaitu (īpatsvaru) Baltijas vidusdevona beigu un vēlā devona mugurkaulnieku asociācijā (5.1.4. tabula), redzams, ka psammosteīdu, artrodīru, akantožu, daivspurzivju, plaušzivju, četrkājaino un starspurzivju īpatņu īpatsvars tafocenozēs (sevišķi, vēlajā devonā) ir neliels, bet antiarhu bruņuzivju īpatņu īpatsvars sasniedz 70%. Tikai daivspurzivīm identificēto skeleta elementu īpatsvars (24%) ir lielāks par minimālo īpatņu īpatsvaru (8,5%). Šādu NISP/MNI attiecību šajā grupā nosaka liels sīku elementu (zvēņu, zobu) skaits skeletā. Sugu skaita ziņā (5.1.1. attēls, skat. arī 5.1.1. un 5.1.4. tabulu) dominē daivspurzivis, bruņuzivis un psammosteīdi – grupas, kuras jau ir piedzīvojušas savu uzplaukumu.

Šāda tafocenožu struktūra, domājams, atspoguļo paleobiocenozes struktūru, kur liels skaits primāro un sekundāro konsumentu kalpo par barības bāzi nelielam skaitam plēsēju (Lukševičs, 1992b). Saskaņā ar I. Upenieces (2011) piedāvāto modeli, no detrīta šajā paleobiocenoze pārtika antiarhu bruņuzivju mazuļi (primārie konsumenti), no detrīta un bentosa – dažādvairodži (primārie un sekundārie konsumenti), no bentosa – antiarhu bruņuzivis (sekundārie konsumenti), no planktona – tādas akantodes, kā *Lodeacanthus* (sekundārie konsumenti). Lielākus plēsējus pārstāv daivspurzivis – *Glyptolepis*, *Laccognathus*, *Holoptychius* un dažas tetrapodveidīgās zivis, piemēram, *Panderichthys*, mazākus plēsējus – daivspurzivis *Eusthenopteron*, *Latvius* un *Strunius* (terciārie konsumenti).

5.1.1.tabula
 Identificēto taksonu saraksts apskatītajās oriktocenozēs un Galvenajā devona laukā (MDF,
 Esin et al., 2000)
 Table 5.1.1.

List of the identified taxa of the oryctocoenoses observed and the Main Devonian Field
 (MDF, Esin et al., 2000)

Klase	Kārta	Ģints	Sugu skaits		Sugu reprezentatīvitate (%) apskatītajās atrodnēs
			Apskatītajās atrodnēs	MDF	
Agnatha	Heterostraci	<i>Psammolepis</i>	8	19	42
		<i>Psammosteus</i>			
		<i>Obruchevia</i>			
Placodermi	Arthrodira	<i>Plourdosteus</i>	4	18	26
		<i>Livosteus</i>			
		<i>Phyllolepis</i>			
		<i>Dunkleosteus</i>			
	Ptyctodontida	<i>Chelyophorus</i>	1	1	100
	Euantiarcha	<i>Asterolepis</i>	8	15	53
<i>Bothriolepis</i>					
Acanthodii	Ordo inc. sed.	<i>Devononchus</i>	6	13	46
		<i>Haplacanthus</i>			
		<i>Homacanthus</i>			
Actinopterygii	Paleonisci-formes	Cheirolepididae gen. indet.	Vismaz 1	3	33
Sarcopterygii	Porolepi-formes	<i>Glyptolepis</i>	6	23	26
		<i>Laccognathus</i>			
		<i>Holoptychius</i>			
		<i>Ventalepis</i>			
		<i>Duffichthys</i>			
	Osteolepi-formes	<i>Platycephalichthys</i>	4	6	67
		<i>Cryptolepis</i>			
		<i>Glyptopomus</i>			
	Dipnoi	<i>Orlovichthys</i>	3	7	43
		<i>Conchodus</i>			
		<i>Dipterus</i>			
Struniiformes	Struniiformes gen.	Vismaz 1	2	50	
Elpistostegalia	<i>Panderichthys</i>	1	2	50	
	<i>Obruchevichthys</i>	1	1	100	
Amphibia	Ichthyostegalia	<i>Ventastega</i>	1	1	100

5.1.2. tabula

Tafonomiskie pamatdati, kas raksturo Baltijas devona mugurkaulnieku sakopojumus.
NISP, identificēto paraugu skaits; MNI, minimālais īpatņu skaits

Table 5.1.2.

Basic taphonomical data that characterize Baltic Devonian vertebrate assemblages. NISP, number of identified specimens; MNI, minimum number of individuals

Orikto- cenoze	Svīta	Taksonu skaits	NISP	MNI	NISP/ MNI	Izliekuma koeficients, %	Di,%	Fi,%
Ērmaņi	Gaujas	13						
Lode	Lodes	2-7						
Ķūķi	Amatas	7					92,9	
Pastamuiža	Amatas	6**					100,0*	
Langsēde	Ogres	10	505	83	6,1	75,9	87,8	23,5
Ižma	Sosno- gorskas	9	497	56	8,9	56,4	77,0	39,3
Klūnas	Tērvetes	14	2245	126	17	70,3	85,2	79,6
Ciecere	Ketleru	12	1445	227	6,4	87,8	80,8	26,5

* 7. slāņa tafocenozē; ** 15.-17. slāņa tafocenozē

– nav datu

5.1.3. tabula

Lodes mālu karjerā identificēto mugurkaulnieku sugu saraksts (pēc Kuršs et al., 1999, 1. tabula, Upeniece, 2011, ar autores izmaiņām)

Table 5.1.3.

List of the identified vertebrate taxa from the Lode clay pit (after Kuršs et al., 1999, Table 1, Upeniece, 2011, modified by the author)

Taksons	Tafocenozes tips					
	1	2	3	4	5	6
<i>Psammolepis paradoxa</i> Agassiz				+		+
<i>Psammolepis alata</i> Mark-Kurik			+			
<i>Psammosteus</i> sp.						+
<i>Asterolepis ornata</i> Eichwald	+	+	+	+	+	+
<i>Lodeacanthus gaujicus</i> Upeniece	+					
<i>Miguashaia grossi</i> Forey, Ahlberg, Lukševičs, Zupiņš		+				
<i>Glyptolepis baltica</i> Gross		+				
<i>Laccognathus panderi</i> Gross	+	+	+	+	+	+
Dipteridae		+				
<i>Strunius</i> sp. nov.	+					
<i>Latvius</i> sp. nov.	+					
<i>Eusthenopteron kurshi</i> Zupiņš		+				
Osteolepididae	+					
<i>Panderichthys rhombolepis</i> (Gross)		+				
<i>Cheirolepis</i> sp.	+					

Noteikto paraugu īpatsvars (NISP, %), minimālais īpatņu īpatsvars (MNI, %), NISP/MNI attiecība un taksonu īpatsvars (%) dažādās mugurkaulnieku grupās Baltijas vidusdevona beigū un vēlā devona mugurkaulnieku atrodnēs

Table 5.1.4.

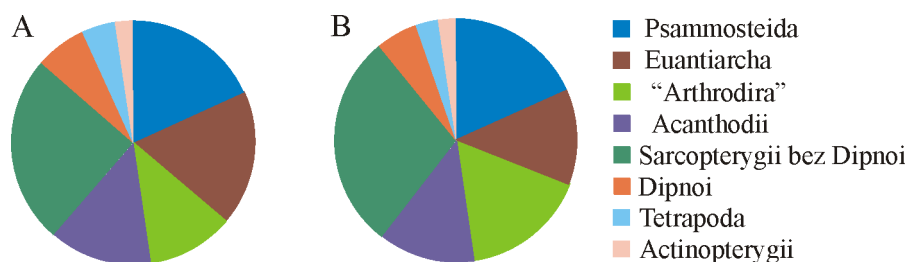
Percentage of identified specimens (NISP, %), the minimum number of individuals (MNI, %), NISP/MNI ratio and the mean number of taxa (%), belonging to different vertebrate groups at the fossil sites of the end of Middle and Late Devonian of the Baltic

Grupa	NISP,%	MNI,%	NISP/ MNI	Taksonu īpatsvars, %
Psammosteida	8,70	9,00	0,97	18,20
Euantiarcha	60,40	70,10	0,86	18,20
“Arthrodira”	1,40	2,00	0,70	11,40
Acanthodii	2,30	5,30	0,43	13,60
Sarcopterygii*	24,00	8,50	2,82	25,00
Dipnoi	1,30	2,30	0,57	6,80
Tetrapoda	1,30	2,50	0,52	4,50
Actinopterygii	0,10	0,20	0,50	2,30

* Bez Dipnoi

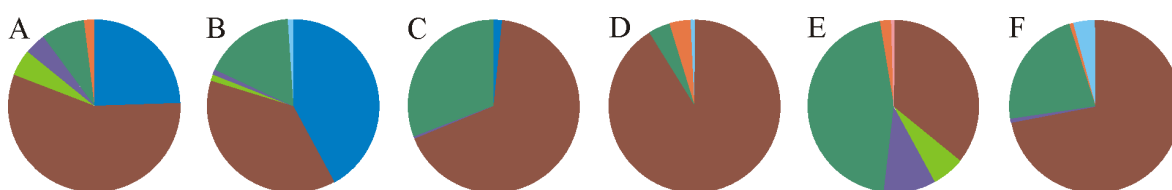
Paleobiocenozēs psammosteīdu īpatņu īpatsvars šīs grupas uzplaukuma laikā devona sākumā un vidū, domājams, ir bijis salīdzināms ar antiarhu bruņuzivju īpatsvaru vēlā devona biocenozēs, bet laika gaitā dažādvairodžu loma ir samazinājusies. Pakāpeniska šīs grupas izmiršana Galvenajā devona laukā turpinājās līdz Franas laikmeta beigām. Akantožu un starspurzivju īpatņu īpatsvars paleobiocenozēs visticamāk ir bijis lielāks, nekā oriktocenoze, jo šo dzīvnieku makroskopisko atlieku saglabāšanās potences ir bijušas visai nelielas – skeletā nav bijušas biezas izturīgas bruņu plātnes, to veidoja salīdzinoši trausli un sīki elementi, no kuriem lielākā daļa tika pilnīgi vai daļēji iznīcināta, pārvērtās par detritu, nesasniedzot fosilizācijas stadiju, bet daļa no fosilijām izzudusi diaģenēzes procesu rezultātā. Arī izrakumu laikā daudzi sīki fragmenti varēja netikt pamanīti. Akantožu zvīņu skaits nogulumos ir iespaidīgs, to saglabāšanās potences ir lielākas, nekā tas ir makroskopiskajām atliekām, bet apglabāšana, pateicoties izmēram un formai, notiek, izgulsnējoties kopā ar smilšu graudiem. Pat aptuvenas akantožu zvīņu skaita aplēses oriktocenoze liecina par to, ka īpatņu skaits ir bijis lielāks, nekā rāda makroskopisko atlieku analīze.

Analizējot mugurkaulnieku sakopojumu taksonomisko sastāvu un struktūru katrā oriktocenoze pēc noteikto paraugu skaita (NISP, 5.1.2. attēls), redzam, ka praktiski visur dominē antiarhu bruņuzivis, izņemot Klūnu oriktocenozi, kur dominē daivspurzivis, un Ķūķu oriktocenozi, kur psammosteīdu fosiliju īpatsvars ir nedaudz lielāks, nekā tas ir bruņuzivīm. Trešā dominējošā grupa pēc noteikto paraugu skaita ir daivspurzivis. Ja mugurkaulnieku sakopojumu taksonomisko sastāvu un struktūru analizē pēc minimālā īpatņu skaita (MNI, 5.1.3. attēls), ir redzams, ka antiarhu bruņuzivju īpatsvars ir vēl lielāks, nekā analizējot pēc NISP, bet daivspurzivīm tas ir mazāks. Klūnu oriktocenoze akantožu minimālais īpatņu skaits ir lielāks, nekā daivspurzivīm. Atšķirības starp NISP un MNI sadalījumu galvenokārt nosaka tādu īpatņu klātbūtne, kuriem skeletā ir daudz sīku elementu. Baltijas augšdevona mugurkaulnieku fosiliju sakopojumos tās galvenokārt ir daivspurzivju fosilijas (zvīņas, zobi).



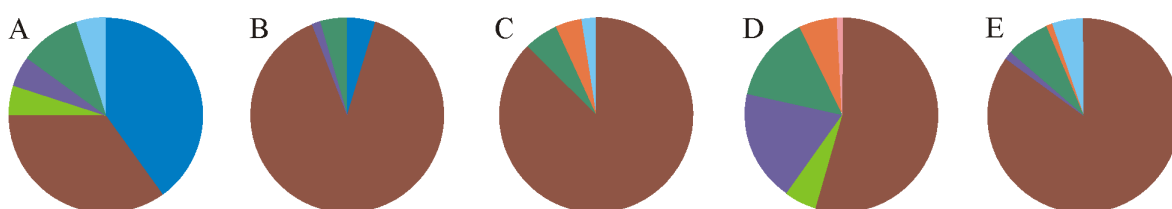
5.1.1. attēls. Dažādu mugurkaulnieku grupu proporcionālais sadalījums pēc sugu skaita grupā Baltijas provincē (A) un Galvenajā devona laukā (B, pēc Esin et al., 2000)

Figure 5.1.1. Mean number of species belonging to different vertebrate groups of the Baltic province (A) and the Main Devonian Field (B, after Esin et al., 2000)



5.1.2. attēls. Mugurkaulnieku sakopojumu taksonomiskais sastāvs un struktūra pēc NISP Ērmaņu (A), Ķūķu (B), Langsēdes (C), Ižmas (D), Klūnu (E) un Cieceres (F) oriktocenoze (apzīmējumus skat. 5.1.1. attēlā)

Fig. 5.1.2. Vertebrate assemblage taxonomical composition and structure by the NISP at Ērmaņi (A), Ķūķi (B), Langsēde (C), Izhma (D), Klūnas (E) and Ciecere (F) oryctocoenosis (see Fig. 5.1.1 for legend)



5.1.3. attēls Mugurkaulnieku sakopojumu taksonomiskais sastāvs un struktūra pēc MNI Ķūķu (A), Langsēdes (B), Ižmas (C), Klūnu (D) un Cieceres (E) oriktocenoze (apzīmējumus skat. 5.1.1. attēlā)

Fig. 5.1.3. Vertebrate assemblage taxonomical composition and structure by the MNI at Ķūķi (A), Langsēde (B), Izhma (C), Klūnas (D) and Ciecere (E) oryctocoenosis (see Fig. 5.1.1 for legend)

Pēc taksonomiskā sastāva un struktūras Cieceres oriktocenoze ir ļoti tuva Ižmas oriktocenozei. Cieceres oriktocenoze no Ižmas oriktocenozes atšķiras ar akantožu fosiliju klātbūtni, nedaudz lielāku tetrapodu un mazāku plaušzivju skaitu (skat. 5.1.3. attēlu). Langsēdes, Ižmas un Cieceres oriktocenozeīs antiarhu bruņuzivju īpatsvars ir praktiski vienāds (attiecīgi 89%, 86% un 85%). Langsēdes oriktocenozeī akantožu īpatsvars ir tuvs Cieceres oriktocenozei, bet daivspurzivju īpatsvars ir nedaudz mazāks, nekā Cieceres un Ižmas oriktocenozeīs, nav plaušzivju fosiliju. Ķūķu un Klūnu oriktocenozeīs mugurkaulnieku asociācijas struktūra atšķiras no pārējo triju oriktocenožu struktūras, arī savā starpā tās ir ļoti atšķirīgas. Pirmkārt, Ķūķu oriktocenozei ir raksturīgs liels psammosteīdu īpatsvars, tas ir pat nedaudz lielāks, nekā antiarhu bruņuzivīm, un ar šo īpatnību tā līdzinās vidusdevona oriktocenozeīs, kur liela loma (gan NISP gan MNI ziņā) ir dažādveidīgu fosilijām; otrkārt, Ķūķu oriktocenozeī nav atrastas plaušzivju fosilijas. Klūnu oriktocenoze taksonomiskā sastāva ziņā bez šaubām ir tuvāka Ižmas un Cieceres

oriktocenozei un kopā ar tām veido „Famenas tafocenožu tipu”, kur asociācijā dominē antiarhu bruņuzivis, bet pārējo grupu skaitā ir daivspurzivis, ieskaitot plaušzivis. Tomēr, ir atšķirības gan taksonomiskajā sastāvā, kas izpaužas kā artrodīru un starspurzivju klātbūtne, gan asociācijas struktūrā – neparasti liels, salīdzinot ar citām oriktocenozēm, akantožu un daivspurzivju (arī plaušzivju) īpatsvars. Atšķirībā no pārējām Baltijas augšdevona oriktocenozēm, kur antiarhi ir pārstāvēti ar vienu sugu katrā atrodnē, Klūnu asociācijā botriolepīdus pārstāv divas sugas. Līdz ar to, Klūnu oriktocenozē ir divas dominējošās sugas, vienai no tām (*B. ornata*) piederošo īpatņu īpatsvars veido ap vienu piektdaļu, otrai (*B. jani*) – ap vienu trešdaļu no īpatņu kopskaita oriktocenozē. Šo divu sugu pārstāvjiem ir visai atšķirīgs ķermeņa garums: *B. jani* vidējais muguras bruņu garums ir bijis tikai 6,5 cm, bet *B. ornata* muguras daļas rumpja bruņu garums 23-24 cm (Lukševičs, 2001). Proporcionālais sadalījums starp plēsējiem un primārajiem un sekundārajiem konsumentiem Klūnu oriktocenozē un citās augšdevona oriktocenozēs ir atšķirīgs. Klūnu oriktocenozē plēsēju īpatsvars ir lielāks, bet primāro un sekundāro konsumentu īpatsvars mazāks, nekā citās oriktocenozēs. Par „barības bāzi” lielajiem plēsējiem, tādiem, kā, *Glyptolepis* un *Holoptychius*, varēja kalpot lielākas antiarhu bruņuzivis, *B. ornata*, un citi atbilstoša izmēra sekundārie konsumenti, savukārt *B. jani* nelielais izmērs un lielais īpatsvars varētu norādīt uz mazāka plēsēja klātbūtni, kas varētu šo „barības bāzi” izmantot. Šādu augšdevonam neraksturīgu mugurkaulnieku asociācijas struktūru oriktocenozē var izskaidrot ar citādu paleobiocenozes struktūru un trofisko attiecību īpatnībām tajā, vai arī ar tafocenozes struktūras neatbilstību paleobiocenozes struktūrai un atlieku šķirošanu pirms apglabāšanas.

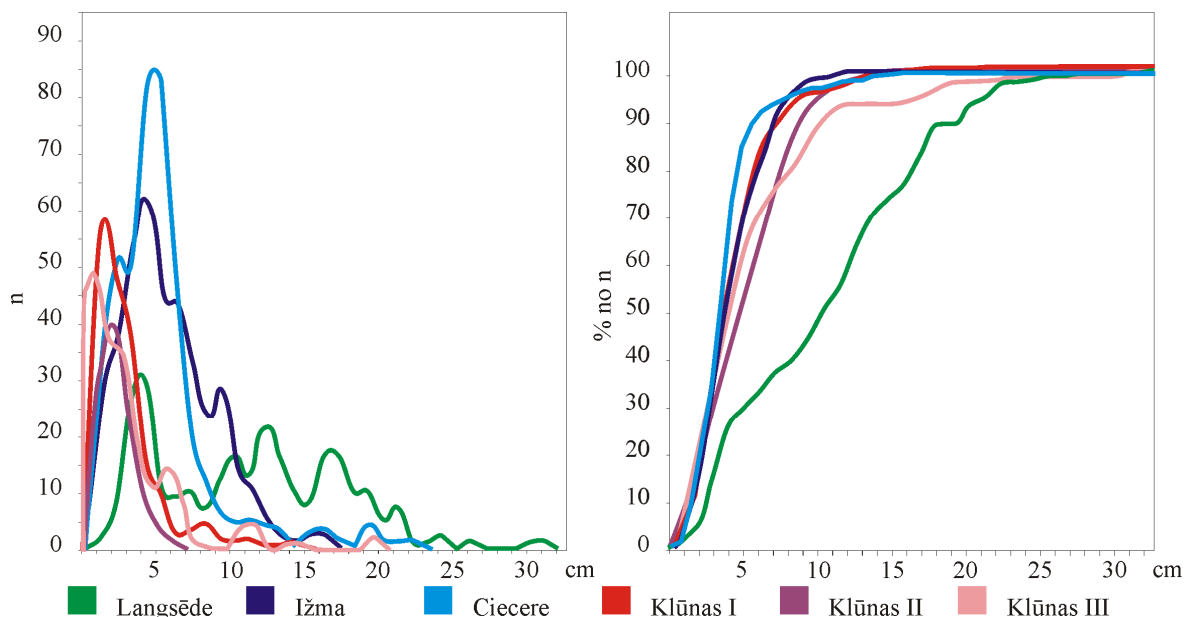
Skeleta elementu sadalījums pa izmēru klasēm

Ķūķu, Langsēdes, Ižmas, Klūnu un Cieceres oriktocenozes ir salīdzinātas pēc fosiliju izmēra, izmantojot Stjudenta kritēriju. Analīzes rezultāti rāda, ka pēc skeleta elementu izmēra Ķūķu oriktocenoze būtiski neatšķiras no Langsēdes oriktocenozes, savukārt visas pārējās oriktocenozes būtiski atšķiras gan no Ķūķu, gan no Langsēdes oriktocenozes, gan savā starpā. Pēc izmēra vislabāk šķirotas ir fosilijas Cieceres oriktocenozē (5.1.4. attēls, 5.1.5. tabula), nedaudz sliktāk - Ižmas, un Klūnu I oriktocenozē, Klūnu II un III oriktocenozē, bet Langsēdes oriktocenozē tās ir šķirotas ievērojami sliktāk, nekā citās atrodnēs.

Langsēdes oriktocenozē vidējais kaulu garums (Md) ir 10,2 cm, bet mazas, trauslas atliekas ir sastopamas salīdzinoši reti. Mazākais vidējais kaulu garums ir Klūnu trijās oriktocenozēs (1,7-2,0 cm), bet arī Cieceres un Ižmas oriktocenozē tas ir krietni mazāks, nekā Langsēdes oriktocenozē. Klūnu oriktocenozēs atšķirības sugu reprezentativitātē, tādas, kā attiecība starp *B. ornata* un *B. jani* NISP un bruņuzivs *Chelyophorus* klātbūtne tikai otrajā oriktocenozē, varētu tikt izskaidrotas ar *B. jani* un *Chelyophorus* īpatņu nelielo izmēru. Klūnu otrās oriktocenozes ietvaros ir vislielākais to sugu īpatsvars, kuru pārstāvjiem ir bijis neliels ķermeņa izmērs, un līdz ar to arī mazāki kauli (*B. jani*, *Cryptolepis* sp., *Devononchus tenuispinus*), vai arī īpatņiem ar lielu ķermeni ir raksturīgi neliela izmēra skeleta elementi, piemēram, zvīņas (*Holoptychius* cf. *nobilissimus*).

Skeletu disartikulācija

Visizteiktāk skeletu disartikulācija izpaužas Pastamuižas un Ķūķu oriktocenozē (skat. 5.1.2. tabulu). Domājams, tas ir izskaidrojams ar lielu psammosteīdu fosiliju īpatsvaru šajās atrodnēs. Psammosteīdu skeletiem vispār ir raksturīga augsta disartikulācijas pakāpe, artikulēti skeleti ir zināmi no karbonātiskajiem iežiem, bet klastiskajos nogulumos ārkārtīgi reti ir sastopamas tikai to daļas (Obruchev, Mark-Kurik, 1965), kas ir izskaidrojams ar šo dzīvnieku morfoloģijas īpatnībām – izturīgo savienojumu trūkumu starp bruņu daļām. Dati par Pastamuižas un Ķūķu oriktocenozēm ir nepilnīgi, iespējams, ka atrasts ir vairāk artikulētu skeleta daļu (piemēram, bruņuzivju spuru fragmentu), nekā dokumentēts. Visaugstākās artikulācijas pakāpes zivju ķermeņi ir atrasti Lodes mālu karjerā (Kuršs et al., 1998, 1999, Upeniece, 2011). Ja Lodes karjera mālos ir atrasts liels skaits pilnīgi saglabājušos pieaugušo zivju un mazuļu skeleti, tad Ižmas oriktocenozes dolomitizētajos kaļķakmeņos atrasto veselu skeletu (*Holoptychius* zvīņojumu) skaits ir daudz pieticīgāks, tomēr skeletu artikulācijas pakāpe ir ievērojami augstāka, nekā Baltijas augšdevona oriktocenozēs. Starp tām Cieceres oriktocenozei ir raksturīgs augstākais artikulētu skeleta fragmentu īpatsvars, bet Klūnu un Langsēdes oriktocenozē tas ir zemāks. Langsēdes oriktocenozē starp vairāk nekā 650 kauliem un 74 indivīdiem ir atrasts tikai viens artikulēts *B. maxima* galvas vairogs un daži artikulēti spuru segmenti. Klūnu otrās oriktocenozes raksturīga iezīme, līdzīgi Pastamuižas un Ķūķu oriktocenozei, ir pilnīga skeletu disartikulācija, bet šajā atrodnē tas ir izskaidrojams ar citām īpatnībām.



5.1.4. attēls. Kaulu sadalījums pa izmēra klasēm apskatītajās augšdevona fosiliju atrodnēs un tam atbilstošās kumulatīvās līknes

Figure 5.1.4. Bone size distribution at the observed Upper Devonian fossil sites and respective cumulative curves

Starptur artikulētām skeleta daļām atrodnēs dominē antiarhu bruņu fragmenti. Citas grupas pārstāv samērā neliels artikulēto elementu skaits. Daivspurzivis pārsvarā pārstāv žokļu fragmenti, ir atrasti arī daži *Holoptychius* zvīņojuma fragmenti. Veseli daivspurzivju skeleti ir zināmi no Lodes un Ižmas oriktocenozes. Tetrapodus pārstāv žokļu, plecu joslas un galvaskausa fragmenti. Akantodes un starspurzivis apskatītajās atrodnēs ir zināmas tikai no pilnīgi disartikulētām skeleta daļām.

5.1.5. tabula

Galvenie parametri, kas raksturo fosiliju šķirošanās pakāpi apskatītajās augšdevona fosiliju atrodnēs. Md – mediāna; So – šķirošanās koeficients; Sk – asimetrijas koeficients; k – ekscess

Table 5.1.5.

Basic parameters, characterising the sorting degree of the observed Upper Devonian fossil sites. Md – median; So – sorting coefficient; Sk – skewness; k - kurtosis

Oriktocenoze	Md	So	Sk	k
Langsēde	10,20	1,90	0,58	89,90
Ižma	3,80	1,60	0,76	9,30
Klūnas I	3,80	1,60	0,74	9,20
Klūnas II	4,90	1,80	0,62	19,50
Klūnas III	4,00	1,80	0,93	22,50
Ciecere	3,20	1,40	0,84	4,50

Antiarhu bruņu fragmentus pārstāv galvas vairogi, spuru distālie un proksimālie segmenti, AVL plātnes savienojumā ar spurām, vēdera un muguras sienas. *Bothriolepis* ģints pārstāvjiem visaugstākā artikulācijas pakāpe ir spuru distālajiem segmentiem (10,9%) un galvas vairogiem (11,6%, 5.1.6. tabula), kaut arī dažādām sugām tā ir visai atšķirīga, no 1,2% *B. jani* līdz 19% *B. ornata* (spuru distālajiem segmentiem) un no 2,4% *B. jani* līdz 21% *B. jeremejevi* un *B. ornata* (galvas vairogiem). Galvas vairogi vai to artikulētas daļas ir atrastas visās četrās augšdevona oriktocenozēs; spuru distālie segmenti arī ir zināmi no visām četrām, bet Cieceres oriktocenozē to precīzs skaits nav zināms. Pateicoties lielam skaitam artikulēto vēdera sienu Ižmas oriktocenozē, šī skeleta daļa starp artikulētiem skeletu fragmentiem ir otrajā vietā (8,9%), bet tās ir atrastas tikai divās oriktocenozēs, pārējās atrodnēs artikulācijas indekss šim elementam ir 0%. Spuras proksimālie segmenti ir atrasti *B. jeremejevi* (14%), *B. ornata* (1,9%) un *B. ciecere* (3,3%), bet AVL plātnes savienojumā ar spuru *B. jeremejevi* (18%) un *B. ciecere* (6%). Muguras bruņu daļas ir retāk sastopamas, divas no tām ir zināmas no Cieceres (*B. ciecere*) un viena no Klūnu oriktocenozes (*B. ornata*).

5.1.6. tabula

Bothriolepis ģints pārstāvju dažu skeleta daļu artikulācijas indeksi

Table 5.1.6.

The articulation indexes of some skeletal parts of the representatives of *Bothriolepis* genus

Suga	Artikulācijas indekss (Ai, %)				
	Galvas vairogs	Spuras dist. segments	Spuras prox. daļa	AVL + spura	Vēdera siena
<i>B. maxima</i> (La)	1,4	5,4	0,0	0,0	0,0
<i>B. jeremejevi</i> (Iž)	21,0	18,0	14,0	18,0	43,0
<i>B. ornata</i> (K)	21,0	19,0	1,9	0,0	0,0
<i>B. jani</i> (K)	2,4	1,2	0,0	0,0	0,0
<i>B. ciecere</i> (C)	10,0	nav datu	3,3	6,0	1,5
Vidēji	11,6	10,9	3,8	4,8	8,9

(La) – Langsēdes oriktocenozē, (Iž) - Ižmas oriktocenozē, (K) – Klūnu oriktocenozē, (C) - Cieceres oriktocenozē.

Saskaņā ar I. Upenieces asterolepīdu bruņuzivju skeleta disartikulācijas secības pētījumu datiem (Upeniece, 1999, 2005, 2011), pirmie sāk atdalīties žokļu elementi, pēc tam orbitālie kauli, pēc tam notiek vienlaicīga galvas, astes un AMD plātnes atdalīšanās no

rumpja, kam seko rumpja bruņu priekšējās un aizmugurējās daļas sadalīšanās. Pēc tam MxL plātnes atdalās no PVL un ADL no AVL un sākas galvas vairoga dezintegrācija, kurai seko labās un kreisās PVL un AVL plātņu savstarpējā atdalīšanās, spuru atdalīšanās no AVL plātnēm, atsevišķu plātņu atdalīšanās no spurām, spuru proksimālo segmentu dezintegrācija, atsevišķu plātņu fragmentācija un fragmentu noapaļošānās (5.1.7. tabula). Katrai no šīm dezintegrācijas stadijām atbilst noteikta hidrodinamiskā vide (skat. 5.1.7. tabulu). Salīdzinājums (Upeniece, 2011) ar botriolepīdu bruņu dezintegrāciju ir parādījis, ka šo divu grupu skeletu sairšana notiek līdzīgi, bet ir novērotas dažas atšķirības. Žokļu elementu atdalīšanās no galvas vairoga botriolepīdiem notiek vēlāk, savukārt AMD plātne, pateicoties lielākam pārklājuma laukumam vietās, kur tā pieguļ pārējām bruņu plātnēm, atdaloties no rumpja, izkustina apkārt esošās plātnes no sākotnējā stāvokļa.

Saskaņā ar I. Upenieces piedāvāto hidrodinamiskās vides interpretāciju (skat. 5.1.7. tabulu) 0.-3. bruņu dezintegrācijas stadija norisinās vājas un pat mērenas straumes ietekmē. Tomēr, domājams, šīm stadijām atbilstoša bruņu sadalīšanās var norisināties arī absolūti mierīgā vidē, bez viļņu un straumju ietekmes. Savukārt 4.-12. stadijas, acīmredzot, norisinājās ne tikai straumju, bet arī viļņu ietekmē, un nav izslēgts, ka straumju ietekmei uz Lodes tafocenožu veidošanos, vismaz 4. un 5. tipa tafocenozēs, ir bijusi pakārtota loma. Atbilstoša alternatīva hidrodinamiskās vides interpretācija ir piedāvāta 5.1.7. tabulā.

Augšdevona atrodnēs novērotās botriolepīdu bruņuzivju bruņu disartikulācijas likumsakarības liecina par to, ka pret sairšanu visnoturīgākie elementi ir spuru distālie segmenti, par ko liecina gan to salīdzinoši liels daudzums, gan klātbūtne visās oriktocenozēs. Diezgan noturīgs elements ir botriolepīdu galvas vairogs, tas arī ir zināms visās apskatītajās augšdevona oriktocenozēs visām botriolepīdu sugām, lai gan, salīdzinot ar spuru distālajiem segmentiem, tas biežāk ir nepilnīgi saglabājies (par 40-60% no vesela vairoga). Domājams, ka, līdzīgi asterolepīdu skeletam, šis botriolepīdu skeleta daļas ir sevišķi noturīgas pret disartikulāciju pateicoties īpašam savienojumam starp atsevišķām plātnēm. Muguras un vēdera sienas, kā arī AVL savienojumā ar spuru ir zināmas no divām oriktocenozēm (skat. 5.1.6. tabulu).

Ziņas par augšdevona atrodnēs novērotajām botriolepīdu bruņu disartikulācijas stadijām ir apkopotas 5.1.8. tabulā. Disartikulācijas stadijas ir izvērtētas sekojoši. Visās oriktocenozēs ir atrastas AVL plātnes bez spurām, līdz ar to visās tafocenozēs zivju bruņas ir izgājušas šo sadalīšanās stadiju, savukārt Ižmas oriktocenozē ir atrastas gan AVL plātnes savienojumā ar spurām, gan atsevišķas spuras, kas jau atdalījušas no AVL plātnēm un atrodas netālu no tām. Līdzīgi, atsevišķi spuru proksimālo segmentu elementi ir sastopami visās oriktocenozēs, bet tikai dažās oriktocenozēs ir novērotas šīs artikulētas bruņu daļas, kurām iztrūkst atsevišķas plātnes. Ižmas oriktocenozē atrastām vēdera sienām, atšķirībā no Cieceres un Lodes oriktocenozēs atrastajiem skeletiem, aizmugurējā un priekšējā bruņu daļa ir atrodama vienkopus. Domājams, tas nenorāda uz atšķirīgu, tikai *B. jeremejevi* skeletiem raksturīgu disartikulācijas secību, bet, kā ir atzīmējuši Lukševičs et al. (2010), uz īpašiem apstākļiem, kas veicinājuši to saglabāšanos - dzīvnieku ķermeņu (vēderu) iestigšanu aļģu-karbonātu dūņās.

Kopumā šie dati apstiprina I. Upenieces (1999, 2005, 2011) iegūtos datus par bruņuzivju skeleta disartikulāciju, tomēr autores novērotā botriolepīdu bruņu dezintegrācijas secība dažādās devona atrodnēs ir nedaudz atšķirīga no I. Upenieces novērotās asterolepīdu dezintegrācijas secības (skat. 5.1.7. tabulu). Pirmkārt, MxL no PVL, ADL no AVL atdalīšanās un labās un kreisās PVL un AVL plātņu savstarpējā atdalīšanās, acīmredzot, norisinājās vienlaicīgi, otrkārt, galvas vairoga plātņu atdalīšanās norisinājās jau pēc šo plātņu savstarpējās atdalīšanās un, domājams, arī pēc spuru atdalīšanās no AVL plātnēm (skat. 5.1.7. tabulu).

Pieaugušas bruņuzivs *Asterolepis ornata* skeleta sadalīšanās stadijas dažādos tafocenožu tipos Lodes karjerā (izmantojot: Upeniece, 2011, 3.1. tabula)

Table 5.1.7.

Desintegration stages of placoderm *Asterolepis ornata* grown-up individuals in different types of taphocoenoses at Lode clay pit (after Upeniece, 2011, table 3.1.)

Dezintegrācijas stadija	Dezintegrācijas secība	Lodes tafocenozes tips	Iespējamā hidrodinamiskā vide	
			pēc šī pētījuma autores	pēc Upeniece, 2011
0	Veseli skeleti	1, 2	Mierīga vide	Ļoti vāja straume
1	Žokļu elementu atdalīšanās	2	Mierīga vide	Vāja un mērena straume
2	Orbitālo kaulu atdalīšanās	2	Mierīga vide	Vāja un mērena straume
3	Vienlaicīga galvas vairoga, astes daļas un AMD plātnes atdalīšanās	3	Mierīga vide, vāja straume vai viļņošanās	Mērena straume
4	Rumpja priekšējās daļas atdalīšanās no aizmugurējās	4	Vāja straume vai viļņošanās	Mērena un vidēji stipra straume
5*	PMD plātnes atdalīšanās no rumpja aizmugures daļas	4	Vāja straume vai viļņošanās	Mērena un vidēji stipra straume
6	1) MxL no PVL, 2) ADL no AVL un 3) galvas vairoga plātņu atdalīšanās	4	Mērena straume un/vai viļņošanās	Vidēji stipra straume
7	Labās un kreisās PVL un AVL plātņu savstarpējā atdalīšanās	5	Mērena straume un/vai viļņošanās	Vidēji stipra straume
8	Spuru atdalīšanās no AVL plātnēm	5	Vidēji stipra straume un/vai viļņošanās	Vidēji stipra straume
9	Atsevišķu plātņu atdalīšanās no spurām	5	Vidēji stipra straume un/vai viļņošanās	Vidēji stipra straume
10	Atsevišķu plātņu atdalīšanās no spuru proksimālajiem segmentiem	5	Stipra straume un/vai viļņošanās	Vidēji stipra straume
11	Atsevišķu plātņu fragmentācija	6	Stipra straume un/vai viļņošanās	Stipra straume
12	Fragmentu noapaļošanās	7	Stipra un ļoti stipra straume un/vai viļņošanās, vētras	Stipra straume

* teorētiska dezintegrācijas stadija, kas Lodes materiālā nav novērota

Augšdevona fosiliju atrodnēs novērotās *Bothriolepis* ģints pārstāvju bruņu dezintegrācijas stadijas un iespējamā hidrodinamiskā vide

Table 5.1.8.

Observed armour desintegration stages of the representatives of *Bothriolepis* genus in the fossil sites of the Upper Devonian and probable hydrodynamic environment

Dezintegrācijas stadija	Dezintegrācijas secība	Augšdevona fosiliju atrodnes	Hidrodinamiskās vides interpretācija
0	Veseli skeleti		Mierīga vide
1	Žokļu elementu atdalīšanās		Mierīga vide
2	Orbitālo kaulu atdalīšanās		Mierīga vide
3	Vienlaicīga galvas vairoga, astes daļas un AMD plātnes atdalīšanās		Mierīga vide, vāja straume vai viļņošanās
4	Rumpja priekšējās daļas atdalīšanās no aizmugurējās	Iž	Vāja straume vai viļņošanās
5	PMD plātnes atdalīšanās no rumpja aizmugures daļas		Vāja straume vai viļņošanās
6	1) MxL no PVL, 2) ADL no AVL un 3) labās un kreisās PVL un AVL plātņu savstarpējā atdalīšanās	La, Iž, K, C	Mērena straume un/vai viļņošanās
7	Spuru atdalīšanās no AVL plātnēm	Iž	Vidēji stipra straume un/vai viļņošanās
8	Galvas vairoga plātņu atdalīšanās	La, Iž, K, C	Vidēji stipra straume un/vai viļņošanās
9	Atsevišķu plātņu atdalīšanās no spurām	La, Iž, K, C	Vidēji stipra straume un/vai viļņošanās
10	Atsevišķu plātņu atdalīšanās no spuru proksimālajiem segmentiem	Iž, K	Stipra straume un/vai viļņošanās
11	Atsevišķu plātņu fragmentācija	La, Iž, K, C	Stipra straume un/vai viļņošanās
12	Fragmentu noapaļošanās	La, K, C	Stipra un ļoti stipra straume un/vai viļņošanās, vētras

La – Langsēdes tafocenoze, Iž - Ižmas tafocenoze, K – Klūnu tafocenoze, C - Cieceres tafocenoze.

Skeleta elementu reprezentativitāte

Psammosteīdus apskatītajās oriktocenozēs pārstāv *Psammolepis* un *Psammosteus* ģints. *Psammolepis* ģinti pārstāv branhiālās plātnes (93,8% no sagaidāmā skaita), dorsālie (62,5%) un ventrālie (25%) vairogi. Gaujas un Amatas svītas nogulumos ir atrastas arī zvīņas, bet Ērmaņu oriktocenozē – kores zvīņas. *Psammosteus* ģinti pārstāv septiņas branhiālās plātnes, kas veido 87,5% no sagaidāmā skaita un viens ventrālais vairogs (25% no sagaidāmā skaita). Citas bruņu daļas šai grupai apskatītajās atrodnēs nav dokumentētas. Tāda skeleta elementu reprezentativitāte psammosteīdiem ir raksturīga, daudzas šīs grupas sugas un pat ģintis ir zināmas tikai no atsevišķu, visbiežāk branhiālo plātņu un zvīņu

atradumiem, retāk ir aprakstīti arī dorsālie un ventrālie vairogi un citas plātnes (Obruchev, Mark-Kurik, 1965).

Akantodes visās oriktocenožēs pārstāvētas ar lielu skaitu zvīņu, bet starp makroskopiskajām atliekām ir atrasti tikai to dzelkšņi, paleoniskus pārstāv tikai zvīņas. Starp daivspurzivju fosilijām noteikto paraugu skaita ziņā izteikti dominē zvīņas un zobi. Holoptihīdiem ir atrasti vairāki apakšžokļi, operkulārie un preoperkulārie kauli, kleitrumi un atslēgas kauli. Ir atpazīti vairāki atsevišķi galvaskausa kauli, tādi kā augšžokļa kauls, stūra kauls, zobu kauls, postspleniālais kauls, aukslēju-kvadrāta skrimslis un zvīņas kauls (Cieceres oriktocenožē) bet daži *Holoptychius* galvaskausa un plecu joslas kauli vispār nav pārstāvēti. Atrastie holoptihīdu galvaskausa un plecu joslas kauli veido 25-50% no to sagaidāmā skaita, zvīņas – ap 7-10%, bet šie reprezentativitātes rādītāji ir nedroši, jo visās oriktocenožēs minimālais īpatņu skaits šai grupai ir neliels.

Platycephalichthys ģinti, neskaitot zvīņas un zobus, pārstāv trīs apakšžokļi un daži galvaskausa kauli. No citiem daivspurzivju atradumiem ir zināmi: *Cryptolepis* atslēgas kauls, divi kleitrumi, viens gulārais kauls, viens žaunu vāka kauls un trīs parietālie vairogi; *Glyptopomus* galvaskausa kauli un atslēgas kauls. Divējādi elpojošas zivis pārstāv vairāki galvaskausa kaulu atradumi, starp kuriem ir viens parasfenoīds (pieder *Orlovichthys* cf. *limnatis*), vairākas zobu plātnes un ribas.

Tetrapodu *Ventastega curonica* materiālā, kas iegūts no Ketleru svītas nogulumiem, pārstāv galvaskausa (žokļu un vaigu) un plecu joslas kauli, skriemeļi un spuras staru kauliņi. Vislabāk pārstāvēti ir labās puses apakšžokļi, bet kreisie apakšžokļi un starpatslēgu kauliņi veido tikai trešdaļu no to sagaidāmā skaita. Kleitrumi un vaigi ir pārstāvēti par 16,7%, skriemeļi veido 3,7%, bet spuras staru kauliņi – 2% no sagaidāmā skaita. Jauna tetrapoda suga *Ižmas* oriktocenožē ir pārstāvēta ar vairāk nekā desmit galvaskausa kauliem un žokļa elementiem. Šie dati sevī neiekļauj jaunu materiālu, kas ir iegūts 2012. gada izrakumos.

Phyllolepis tolli, salīdzinot ar botriolepīdiem ir pārstāvēts sliktāk, ir atrastas sešas spināles, divas ADL, viena AVL, viena PVL un Pn plātne, kā arī liels skaits nenosakāmu fragmentu. Pārējās ne-antiarhu bruņuzivis ir zināmas no atsevišķiem fragmentāriem atradumiem.

Starp botriolepīdu bruņu plātnēm vislabāk pārstāvētas ir AMD plātnes, vidēji par 84,5% no sagaidāmā skaita (5.1.9. tabula). *B. maxima* un *B. jani* AMD plātnes ir izmantotas minimālā īpatņu skaita noteikšanā, tāpēc veido 100% no sagaidāmā skaita. Tikai *B. cieceres* šo skeleta elementu reprezentativitāte ir neparasti zema, 46,6%. PMD plātnes ir pārstāvētas vidēji par 57,8%, tās ir izmantotas *B. ornata* minimālā īpatņu skaita noteikšanā, savukārt *B. cieceres* arī šo plātņu reprezentativitāte ir zemāka, nekā citām sugām un veido tikai 21,7% no sagaidāmā skaita. PVL plātnes (vidēji 41,1%) *B. cieceres* ir pārstāvētas daudz labāk, par 66,8%. MxL un AVL ir pārstāvētas par 28,5% un 30,2% attiecīgi. Abas šīs plātnes ir labi pārstāvētas *B. ornata* un *B. cieceres* (vairāk par 30%) un pieticīgi pārstāvētas *B. maxima* (mazāk par 20%). ADL plātnes ir pārstāvētas sliktāk par citām rumpja bruņu plātnēm (vidēji par 18,3%), tikai *B. ornata* tās veido 39,3% no sagaidāmā skaita.

B. ornata galvas vairogi (21,5%) ir pārstāvēti ļoti labi, salīdzinot ar šo skeleta elementu citiem botriolepīdiem (vidēji 9%), arī atsevišķu galvas vairoga plātņu reprezentativitāte šai sugai ir augstāka par vidējo – La 46,4% (14,5%, šeit un tālāk iekavās vidēji), Nu 57,1% (16,5%), Prm 42,9% (11,1%), Pmg 3,7% (0,7%), Pi 3,6% (1,0%), Pn 9,3% (3,4%). Spuru proksimālie (17,9%) un distālie (21,4%) segmenti vislabāk ir pārstāvēti *B. jeremejevi*, bet atsevišķas spuru plātnes *B. ornata* visas ir pārstāvētas labāk, nekā citām sugām.

Vissliktāk pārstāvēti botriolepīdu skeleta elementi ir atsevišķas spuru un galvas vairoga plātnes - Mm₁ (vidēji 0,3%) Mm₃ (0,4%), Pi (1,0%) Pmg (0,7%). Mm₁ elements apskatītajās orikocenožēs ir atrasts tikai *B. maxima*, Pi, Pp un T plātnes - *B. maxima* un *B. ornata*, Pmg tikai *B. ornata*. *B. maxima*, *B. jeremejevi*, *B. jani* un *B. ciecerē* bruņu skeleta elementi ir pārstāvēti līdzīgi – par 12,2%, 12,6%, 12,8% un 11,1% attiecīgi. Savukārt *B. ornata* bruņu plātnes starp visām apskatītajām botriolepīdu sugām ir vispīlnīgāk pārstāvētas – par 29,5%.

5.1.9. tabula

Bothriolepis ģints pārstāvju bruņu plātņu un dažu skeleta daļu reprezentatīvitāte (% no sagaidāmā skaita)

Table 5.1.9.

The representation of the armour plates and some skeletal parts of *Bothriolepis* genus (% of the expected number)

Plātne	<i>B. maxima</i>	<i>B. jeremejevi</i>	<i>B. ornata</i>	<i>B. jani</i>	<i>B. ciecerē</i>	Vidēji
ADL	10,8	9,2	39,3	15,9	16,3	18,3
AMD	100,0	93,9	82,1	100,0	46,6	84,5
AVL	18,9	21,4	55,4	24,4	30,8	30,2
Cv ₁	12,1	7,1	25,9	13,4	1,5	12,0
Cv ₂	11,5	0,0	5,6	2,4	0,5	4,0
Cd ₁	11,5	3,6	29,6	11,0	13,5	13,8
Cd ₂	2,0	0,0	20,4	1,2	0,0	4,7
La	6,1	0,0	46,4	12,2	7,8	14,5
Ml ₂	5,4	7,1	57,4	13,4	7,1	18,1
Mm ₁	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3
Mm ₂	2,7	0,0	35,2	1,2	1,53	8,1
Mm ₃	0,0	0,0	1,9	0,0	0,0	0,4
MV	16,2	20,4	7,1	0,0	7,3	10,2
MxL	12,1	23,5	41,1	22,0	44,0	28,5
Nu	2,7	0,0	57,1	19,5	3,0	16,5
Pi	1,4	0,0	3,6	0,0	0,0	1,0
PMD	62,1	46,9	100	58,5	21,7	57,8
Pmg	0	0,0	3,7	0,0	0,0	0,7
Pn	0,7	7,1	9,3	0,0	0,0	3,4
Pp	2,7	0,0	3,6	0,0	0,0	1,3
Prm	6,8	0,0	42,9	4,9	1,00	11,1
PVL	24,3	36,7	48,2	29,3	66,8	41,1
T	0,7	0,0	11,1	0,0	0,0	2,4
Galvas vairogs	1,4	10,2	21,4	2,4	9,8	9,0
Dist. s.	4,7	21,4	16,7	1,2	0,0	8,8
Prox. s.	0,0	17,9	1,9	0	8,2	5,6
Vidēji	12,2	12,6	29,5	12,8	11,1	15,6

Divu antiarhu skeleta elementu reprezentativitātes salīdzinājums Klūnu oriktocenoze rāda, ka *B. ornata* pārstāv praktiski visi skeleta elementi, kamēr *B. jani* pārstāv dažu plātņu vairāki eksemplāri, bet pārējās pilnībā iztrūkst. Šī atšķirība *B. ornata* un *B. jani* skeleta elementu reprezentativitātē parāda, cik liela loma atlieku šķirojumā ir plātņu izmēram un formai. Nedaudz izliektas AMD un PMD plātnes ir pārstāvētas ievērojami lielākā skaitā, salīdzinot ar izteikti „divdimensionālām” (divplakņu) rumpja plātnēm. Citās oriktocenoze šī īpatnība izpaužas vēl vairāk.

Cita īpatnība, kas ir raksturīga visām apskatītajām oriktocenoze, ir izteikta asimetrija labo un kreiso divplakņu plātņu reprezentativitātē. Gan Langsēdes, gan Skujaines, gan Cieceres, gan Ižmas oriktocenoze dominē labās MxL plātnes. Plātņu hidrodinamisko īpašību pētījumi ir parādījuši, ka MxL plātnes, ieņemot hidrodinamiski stabilāku pozīciju, rotē. Šī īpatnība, visticamāk, nosaka labo un kreiso plātņu šķirošanu, kaut arī pagaidām nav skaidrs, kāpēc tieši labās puses MxL plātnes uzkrājušās lielākā daudzumā. Šai likumsakarībai varētu būt nejaušs raksturs – apskatīts tika ierobežots atrodņu skaits, iespējams, ka kreiso MxL plātņu sakopojumi netika atsegti. Cits izskaidrojums varētu būt saistīts ar to, ka apskatītas oriktocenozes atrodas ziemeļu puslodē, kur visām straujtecēm tiek pastiprināti skalots labais krasts. Saskaņā ar novērotajām hidrodinamiskajām īpatnībām, kreiso MxL sakopojumiem erozijas kanālos vajadzētu veidoties tieši labajā pusē, kur tās ar lielāku varbūtību tiktu pārskalotas, fragmentētas un, iespējams, pat pilnībā iznīcinātas pirms galīgas apglabāšanas.

AVL, PVL un ADL plātnēm šī īpatnība, acīmredzot, neizpaužas tik krasi, vai arī šeit darbojas citas, vēl nenoskaidrotas likumsakarības. Kaut arī asimetrija šo plātņu reprezentativitātē ir novērota visās atrodnēs, tā izpaužas dažādi, kas neļauj izsekot noteiktu tendenci. Piemēram, Ižmas oriktocenoze labāk pārstāvētas ir labās puses AVL un PVL plātnes un kreisās ADL, bet Cieceres oriktocenoze dominē kreisās puses AVL, PVL un ADL, pie tam, dažādu gadu datu variabilitāte vienas oriktocenozes ietvaros (skat. 4.3.4. tabulu) ir lielāka, nekā dažādās oriktocenoze, kas padara šo parametru par visai nedrošu hidrodinamiskās vides indikatoru.

Plātņu hidrodinamisko īpašību pētījumi ir ļāvuši velves veida (AMD, PMD) un divplakņu (AVL, PVL, ADL, MxL) plātnes attiecināt uz dažādām Vorhīsa grupām. AMD un PMD salīdzinoši ātri ieņem hidrodinamiski stabilu pozīciju, to pilnīga aprakšana notiek lēni, bet atkārtota atsegšana, izskalošana un nonākšana nogulumu virspusē notiek ar mazāku varbūtību, nekā divplakņu plātnēm, kuras hidrodinamiski stabilu pozīciju ieņem vairākos soļos, tiek ātri apraktas, bet var tikt arī samērā viegli izskalotas no nogulumiem. Atšķirības šo plātņu reprezentativitātē dažādās oriktocenoze, visticamāk, ilustrē līdzsvaru starp vairākiem faktoriem: straumes ātrumu, kas ir nepieciešams, lai paceltu un transportētu šādas plātnes, vēl lielāku straumes ātrumu, kura ietekmē atsevišķi skeleta elementi varētu tikt salauzti, kā arī klastiskā materiāla klātbūtni plūsmā un transportēšanas attālumu.

Kaulu fragmentācija un abrāzija

Zemākais fragmentācijas indekss (23,5%, skat. 5.1.2. tabulu) ir Langsēdes oriktocenoze. Fragmentācijas un disartikulācijas pakāpe un abrāzijas pazīmes (noapaļotas kaulu malas) norāda uz varbūtējo skeletu pārskalošanu pirms galīgās apglabāšanas, tomēr, ir sastopami arī atsevišķi trausli kauli, kas izslēdz tālu transportēšanu. Uz atlieku pārskalošanu norāda arī tas fakts, ka kauli kopā ar mālu saveltņiem ir atrodami erozijas kanāla apakšējā daļā. Cieceres oriktocenoze fragmentācijas indekss ir nedaudz augstāks,

26,5%, bet salīdzinoši liels artikulēto skeleta daļu daudzums un trauslu elementu klātbūtne arī norāda uz to, ka atliekas pirms apglabāšanas nav tālu transportētas.

Ižmas oriktocenoze fragmentācijas indekss ir 39,3%, bet abrāzijas un kaulu noapaļošanas pazīmes praktiski nav novērotas. Tas, acīmredzot, ir izskaidrojams ar tafocenozes veidošanos viļņu (ne straumju) ietekmē un ar kaulu un artikulēto skeleta daļu salīdzinoši ātru apglabāšanu karbonātu dūņās bez atkārtotas pārskalošanas. Tas fakts, ka atsevišķi kaulu fragmenti ir atrodamī vienkopus vai nedaudz pārvietoti (skat. 4.4.3. attēlu) varētu norādīt uz īslaicīgu nonākšanu subaerālos apstākļos, piemēram, plūdmaiņu vai viļņu bangu zonā. Atsevišķi fragmenti ir izkustināti no vietas un pārvietoti, acīmredzot, viļņu ietekmē. Tomēr, noapaļošanās pēdu un iegareno fosiliju orientācijas trūkums izslēdz sakopojuma veidošanos bangu viļņu tiešā ietekmē. Plātnes varētu tikt salauztas, karbonātskajiem nogulumiem ievērojami mainot tilpumu, bet tas fakts, ka nav novērotas žūšanas plaisas, liecina par to, ka nogulumu pilnīga izžūšana nav notikusi.

Klūnu oriktocenoze fosiliju fragmentācijas indekss ir visaugstākais (79,6%), ir atrasts arī liels daudzums noapaļotu fragmentu. Noapaļoto fragmentu atrašanās kopā ar ļoti trauslām un plānām *B. jani* plātnēm, visticamāk, norāda uz to, ka noapaļoti fragmenti tafocenoze ir nonākuši no citiem līmeņiem, pārdzīvojot, iespējams, pat vairākas pārskalošanas epizodes. Artikulētu skeleta daļu fragmentāciju (atsevišķu plātņu nepilnīgu saglabāšanos) *B. ornata* muguras bruņu fragmentam LDM Ģ 100/542 un galvas vairogam LDM Ģ 100/543 ir grūti interpretēt. Visticamāk plātnes tikušas salauztas kādas plēsoņas vai maitēdāja darbības rezultātā neilgu laiku pirms galīgās apglabāšanas. Visticamāk, ka šādas darbības varēja veikt vai nu gigantiska bruņuzivs *Dunkleosteus* vai liela daivspurzivs *Holoptychius*.

Skeleta elementu orientācija

Eksperimenti laboratorijā un dabā ir parādījuši, ka izliektām *B. maxima* plātnēm stabilākā pozīcija gan straumē gan viļņos ir ar izliekumu uz augšu. Kopumā visās oriktocenozes dominē ar izliekumu uz augšu orientētas plātnes, kas norāda uz samērā hidrodinamiski aktīvu vidi. Lielākais to īpatsvars (87,8%, skat. 5.1.2. tabulu) ir Cieceres oriktocenoze, kas varētu liecināt gan par aktīvākiem hidrodinamiskajiem apstākļiem tafocenozes veidošanās laikā, gan arī būt saistīts ar mazāku un vieglāku atlieku klātbūtni, salīdzinot, piemēram, ar Langsēdes atrodni. Starp Klūnu oriktocenoze augstākais izliekuma koeficients 83,7% ir trešajā, bet otrajā oriktocenoze (71,3%) tas ir salīdzināms ar šo rādītāju Langsēdes atrodnē (75,9%). Diezgan tuvi ir izliekuma koeficienti Klūnu pirmajā oriktocenoze (54,7%) un Ižmas fosiliju atrodnē (56,4%). Kaut arī šo atrodņu veidošanās ir saistīta ar divām krasi atšķirīgām vidēm, šādiem izliekuma koeficientiem vajadzētu norādīt uz mierīgiem hidrodinamiskajiem apstākļiem abos gadījumos.

Langsēdes oriktocenoze izrakumu laukuma ziemeļu daļā dominē plātnes, kuras ir orientētas ar izliekumu uz augšu, hidrodinamiski stabilā pozīcijā, bet izrakumu laukuma dienvidu daļā pieaug ar izliekumu uz leju orientēto plātņu skaits, kas varētu norādīt uz mainīgu straumes ātrumu un turbulences pieaugumu šajā apgabalā. *Bothriolepis maxima* AMD plātnes, kas iegūļ ar izliekumu uz augšu, ir noorientētas attiecībā pret straumi tā, ka to forma profilā maksimāli tuvojas pludlīnijas formai (skat. 3.9. attēlu). Tādējādi, pret straumi ir vērstas tas plātnes gals, kas praktiski pieguļ gultnei, kas acīmredzot ir stabilākā no visām iespējamās pozīcijām, kuras plātne var ieņemt. Lai plātnes šādu stāvokli ieņemtu, būtu nepieciešams, lai tās, jau novietotas ar izliekumu uz augšu, noorientētos ar aizmugures galu pret straumi. Ņemot vērā gultnes nelīdzenumu un spiedienu, kas plātnei piespiež pie gultnes, tas varētu būt vēl viens indikators, kas norāda uz pastāvīgu un spēcīgu

straumi. Šī likumsakarība izrakumu laukuma dienvidu daļā nesaglabājas. Kaulu horizontālā izplatība nav vienmērīga, tajā ir izsekojamas lineāras zonas, kas ir orientētas gandrīz perpendikulāri dominējošam slīpslāņojuma krituma virzienam Ogres svītas smilšakmeņos, kas ļauj pieņemt, ka šie kaulu sakopojumi ir veidojušies padziļinājumos starp zemūdens grēdām.

Cieceres oriktocenoze zonas ar paaugstinātu kaulu blīvumu (koncentrāciju laukuma un tilpuma vienībā) iezīmē lielāka mēroga zemūdens reljefa formas. To platums varētu sasniegt 1,5 m un vairāk, kas ir diezgan tuvs šo zonu platumam Langsēdes oriktocenoze, savukārt Klūnu oriktocenoze tas nepārsniedz 0,7 m. Kaulu izvietojuma blīvums Cieceres oriktocenoze ir zemāks, nekā Langsēdes un Klūnu pirmajā oriktocenoze, bet ir augstāks, nekā Klūnu otrajā oriktocenoze. Cieceres un Klūnu trešajā oriktocenoze fosiliju izvietojuma blīvums ir apmēram vienāds. Ižmas oriktocenoze blokos RD-1 – RD-10 (skat.4.4.4. attēlu) fosiliju izvietojuma blīvums ir mazāks, salīdzinot ar pārējām atrodnēm, savukārt muzeja kolekciju materiālā (skat. 4.4.5. attēlu) tas ir zemāks, nekā Langsēdes oriktocenoze, bet nedaudz augstāks, salīdzinot ar Klūnu atrodni. Ķūķu un Pastamuižas atrodnēs fosilijas ir izvietotas ne tik blīvi kā Langsēdes oriktocenoze, bet blīvāk, nekā Klūnu oriktocenoze, savukārt Ērmaņu oriktocenoze to izvietojuma izklaidēts raksturs padara šo atrodni līdzīgu Cieceres atrodnei. Kaut arī fosiliju koncentrācija visās oriktocenozēs ir nevienmērīga, atrodnes pēc fosiliju izvietojuma blīvuma varētu tikt saražētas sekojoši (no mazāka uz lielāku blīvumu): Ižmas (RD blokos), Cieceres, Ērmaņu, Klūnu II, Klūnu I, Ķūķu, Pastamuižas un Langsēdes oriktocenoze.

Atšķirības fosiliju izvietojuma blīvumā varētu izskaidrot gan ar atšķirīgu atlieku daudzumu tanatocenoze, gan ar atšķirīgu aģentu ietekmi uz sakopojumu veidošanos, gan ar šo aģentu dažādu spēku, gan ar citiem faktoriem, tādiem, kā kaulu svārs un forma (laukuma/biezuma attiecība). Eksperimenti dabā ir parādījuši, ka noteiktos apstākļos viļņu ietekmē notiek fosiliju izklaidē, nevis to koncentrācija. Iespējams, ka biežākas un vieglāk grimstošas plātnes (*B. maxima* plātnes Langsēdes atrodnē, psammosteīdu plātnes Ķūķu un Pastamuižas atrodnē) veido blīvākus sakopojumus, nekā plānākas *B. ciecere*, *B. ornata*, *B. jani* bruņu plātnes, holoptihīdu zvīņas un citas fosilijas, kurām ir liela laukuma/biezuma attiecība (Klūnu, Cieceres atrodnē). Iespējams arī, ka erozijas kanālos, kur sakopojumu veidošanos noteica straumes, bet viļņu ietekmei ir bijusi pakārtota loma, veidojās blīvāki fosiliju sakopojumi, salīdzinot ar zonām, kur viļņu loma tafocenozes veidošanās ir bijusi dominējoša, kā tas, domājams, ir bijis Ižmas tafocenoze .

Langsēdes atrodnē iegareno fosiliju orientācijā dominē DRR-ZAA virziens, bet slīpslāņojuma krituma azimutu mērījumi pārsvarā rāda DDR virzienu. Iegareno kaulu linearitātes mērījumi Klūnu oriktocenozēs uzrāda virzienu, kas ir tuvs dominējošam plūsmas virzienam (DDA) pēc slīpslāņojuma elementu mērījumu rezultātiem. Cieceres oriktocenoze iespējama paleostraumes virziens ir no ZZA uz DDR. Iegareni skeleta elementi, tādi, kā akantožu dzelkšņi, ar garuma un platuma attiecību no 10 līdz 17 (atkarībā no saglabātības pakāpes), daivspurzivju zobi, kuriem raksturīga iegarena konusa forma, dažreiz jūtami izliekti, ar garuma un platuma attiecību no 2,1 līdz 5,3, kā arī iegareni bruņuzivju un daivspurzivju kauli, rāda līdzīgu orientāciju. Kaut arī lielākā daļa šo kaulu ir orientēta paralēli galvenajam straumes virzienam, tomēr salīdzinoši liels skaits kaulu ir orientēts perpendikulāri tam. Iegareni bruņuzivju un daivspurzivju zobi īpaši labi uzrāda divvirzienu orientāciju. Pretēji tam, akantožu dzelkšņu orientācija uzrāda daudz plašāku diapazonu. Šo atšķirību varētu izskaidrot ar to, ka dažādas formas un blīvuma skeleta elementiem ir dažādas kustības īpatnības ūdens straumē. Akantožu dzelkšņi un daivspurzivju zobi, pateicoties lielākam blīvumam, visticamāk, nav nonākuši suspendētā stāvoklī, bet tikuši ripināti pa gultni. Pretstatā tiem, iegareni bruņuzivju un daivspurzivju skeleta elementi, visticamāk, ir pārvietojušies saltācijas veidā vai īslaicīgi uzpeldot, un

tāpēc noorientējušies pārsvarā paralēli straumei vai perpendikulāri tai (iespējams, padziļinājumos starp zemūdens grēdām). Tātad, domājams, iegareni bruņuzivju un daivspurzivju kauli var kalpot par labāku straumes virziena indikatoru, nekā blīvi akantožu dzelkšņi un koniski daivspurzivju zobi.

Ižmas oriktocenozē orientācija ZZR-DDA virzienā, gan ne sevišķi labi izteikta, ir novērota tikai viegli izliektiem (AMD, PMD u.c.) kauliem, bet kopumā fosilijas ir izvietotas diezgan haotiski. Visticamāk šāds izvietojums ir izskaidrojams ar to, ka tafocenozes veidošanās nav ietekmējusi straumju darbību, šis mugurkaulnieku fosiliju sakopojums acīmredzot ir veidojies seklūdens (bet ne bangu) zonā viļņu ietekmē.

5.2. Mugurkaulnieku bruņu plātņu hidrodinamisko īpašību analīze

Tafonomiskajā analīzē plaši izmanto datus par organismu atlieku izvietojumu telpā, to saglabāšanās pakāpi, reprezentativitāti, šķirotību pēc izmēra un formas. Šie parametri tiek izmantoti, lai noskaidrotu, vai fosiliju sakopojumi ir autohtoni (veidojušies "uz vietas") vai alohtoni (fosilijas ir pārvietotas pirms apglabāšanas vai pārgulsnētas), kā arī lai iegūtu papildus ziņas par sedimentācijas vidi un aģentiem, kas tajā darbojušies (viļņošānās, straumes, plūdmaiņu procesi). Gliemeņu čaulu orientācijas pētījumi (Seilacher, 1973; Clifton, 1971), kuros ir novērtēta ar izliekumu uz augšu vai uz leju novietoto čaulu savstarpējā attiecība, ir parādījuši, ka mierīgajā ūdenī dominē orientācija ar izliekumu uz leju, bet tekošajā ūdenī – ar izliekumu uz augšu. Apkopojot eksperimentāli iegūtos datus par *Bothriolepis maxima* bruņu plātņu poliestera modeļu orientāciju ūdens straumju ietekmē, redzam, ka MxL, AMD, PMD plātnēm, galvas vairogam, daļēji arī Cd/Cv – hidrodinamiski aktīvā vidē visstabilākā pozīcija ir ar izliekumu uz augšu, MxL – ar izliekumu uz augšu un ar muguras plakni pret straumi, Cd/Cv – ar distālo galu pret straumi. AMD, PMD un MxL (tāpat, kā AVL, PVL, ADL) plātnes var ieņemt vēl stabilāku pozīciju, novietojoties zemūdens grēdu vai ripsnojuma grēdiņu pretstraumes nogāzē. Domājams, ka no šādas pozīcijas šīs plātnes var tikt izkustinātas tikai augšējās plūsmas režīmā. Tomēr, lai šo hipotēzi pārbaudītu, būtu nepieciešams veikt novērojumus dažādos dziļumos un lielākos straumes ātrumos, kas šādos dziļumos atbilstu augšējās plūsmas režīmam.

Secība, kurā notiek plātņu izkustēšanās no vietas gludajā un nelīdzenajā gultnē, vienmērīgi pieaugot straumes ātrumam, ir atšķirīga. Gludajā gultnē vispirms sāk pārvietoties *Bothriolepis maxima* Cd/Cv un MxL, pēc tam AMD un PMD plātnes, atsevišķi galvas vairoga kauli, tad garas, sirpjveidīgas *Psammosteus falcatus* branhiālās plātnes, daivspurzivju zvīņas un *Bothriolepis maxima* galvas vairogs. Savukārt smilšainā gultnē, kurā ir ripsnojuma grēdiņas vai grēdas, visātrāk sāk kustēties *Psammosteus* branhiālās plātnes, daivspurzivju zvīņas un zobi, vēlāk izkustas atsevišķi galvas vairoga kauli, bet "visinertākie" ir *Bothriolepis maxima* AMD.

Plātņu pārvietošana ar straumi norisinās dažādos veidos. *Bothriolepis maxima* MxL (AVL, PVL, ADL), AMD, PMD plātnes, galvas vairogs, Cd/Cv plātne, kā arī daivspurzivju zvīņas tiek pārvietotas, slīdot gar gultni; MxL (AVL, PVL, ADL), Cd/Cv un galvas vairogs ieņem pret izkustināšanu noturīgāku pozīciju, griežoties ap vertikālo asi; MxL (AVL, PVL, ADL), AMD, PMD plātnes var arī velties pa gultni, balstoties uz vienu malu un griežoties ap horizontālo asi. *Psammosteus falcatus* branhiālās plātnes un daivspurzivju zobi tiek transportēti, tiem ripojot pa gultni.

Jāatzīmē gan, ka sava loma kaulu apglabāšanā ir plātnes sākotnējai pozīcijai attiecībā pret dzīvnieka ķermeni. Tā, piemēram, AMD, PMD, ADL un MxL plātnes bruņuzivīm sedza muguru un dzīves pozīcijā bija vērstas ar izliekumu uz augšu. Līdz ar to,

ja dzīvnieka ķermenis pēc nāves iegrima un gultnē tika novietots tādā pozīcijā, kā dzīves laikā, tad šo plātņu sastopamība tafocenozēs pozīcijā ar izliekumu uz augšu būtu sagaidāma ar lielāku varbūtību, nekā AVL, PVL un MV plātnēm, kas zivīm sedza vēderu un dzīves pozīcijā atradās ar izliekumu uz leju.

Lukševičs un Zupiņš (2004) norāda uz *B. ciecere* MxL, AVL, ADL un PVL labo un kreiso plātņu reprezentativitātes asimetriju Pavāru oriktocenoze. Eksperimentos gan viļņu, gan straumju ietekmē MxL un Cd/Cv plātnes rotē, ieņemot pret izkustināšanu noturīgāko stāvokli. Domājams, šeit varētu rast izskaidrojumu tam, kāpēc notiek labo un kreiso plātņu šķirošana. Tafonomiskā analīze Langsēdes, Klūnu, Pavāru un Ižmas oriktocenoze rāda, ka labās puses MxL plātnes mugurkaulnieku fosiliju sakopojumos dominē (Lukševičs et al., 2011, Vasiļkova et al., 2012, Lukševičs, Zupiņš, 2004, Lukševičs et al., 2010). Šai likumsakarībai varētu būt nejaušs raksturs – apskatīts tika ierobežots atrodņu skaits, iespējams, ka kreiso MxL plātņu sakopojumi netika atsegti. Cits izskaidrojums varētu būt saistīts ar Koriolisa spēku darbību.

AVL, PVL un ADL plātnēm šī īpatnība, acīmredzot, neizpaužas tik krasi, vai arī šajā gadījumā darbojas citas, vēl nenoskaidrotas likumsakarības. Kaut arī asimetrija šo plātņu reprezentativitātē ir novērota visās atrodnēs, tā izpaužas dažādi, kas neļauj izsekot noteiktu tendenci. Piemēram, Ižmas oriktocenoze labāk pārstāvētas ir labās puses AVL un PVL plātnes un kreisās ADL, bet Cieceres oriktocenoze dominē kreisās puses AVL, PVL un ADL, pie tam, dažādu gadu datu variabilitāte vienas oriktocenozes ietvaros (Lukševičs, Zupiņš, 2004, Lukševičs et al., 2010) ir lielāka, nekā dažādās oriktocenozes, kas padara šo parametru par visai nedrošu hidrodinamiskās vides indikatoru.

Plātnes, kuras ir novietotas krasta zemūdens nogāzē viļņu laušanās zonā, tiek pārvietotas krasta virzienā. Ņemot vērā to, ka virzienā uz augšu pa zemūdens nogāzi plātnes kustība ir pretēja – uz jūras pusi – zemūdens nogāzē, domājams, ir pastāvējušas „dinamiskā līdzsvara” zonas, kur plātnes koncentrējās savdabīgās joslās. Iespējams, ka tieši tā notika, kaulu sakopojuma veidošanās, piemēram, Ižmas oriktocenoze.

M. Vorhīss (Voorhies, 1969) ir veicis eksperimentu sēriju ar mērķi noskaidrot mugurkaulnieku (koijotu un aitu) pilnīgi dezintegrēto skeletu atsevišķu kaulu pārvietošanās potences straumēs ar ātrumu no 0,2 līdz 1,5 m s⁻¹. Pēc šīs pazīmes viņš ir nodalījis trīs grupas. Pirmajā (I) grupā ietilpst kauli, kas tiek pārvietoti uzreiz - saltācijas ceļā vai pilnībā uzpeldot. Šajā grupā ietilpst ribas, skriemeļi, krusta un krūšu kauli. Pārejas grupā ietilpst lāpstiņas, falangas, elkoņa kauli. Otrajā (II) grupā ietilpst kauli, kas straumes ietekmē sāk pārvietoties pakāpeniski un kuru transportēšana notiek velkot – augšstilba kauli, lielie lielakauli, pleca kauli, veseli iegurņi, spieķkauli. Pārejas grupā starp šo un nākamo ietilpst atsevišķi iegurņa kauli. Trešajā (III) grupā ietilpst galvaskausi un apakšžokļi.

Pēc eksperimenta rezultātiem gludajā gultnē I grupā būtu jāiekļauj *Bothriolepis maxima* Cd/Cv un MxL, II grupā AMD un PMD plātnes, atsevišķi galvas vairoga kauli un *Psammosteus falcatus* branhiālās plātnes, bet trešajā - daivspurzivju zvīņas un *Bothriolepis maxima* galvas vairogs. Tomēr, eksperimenti smilšainā gultnē, vidē, kas ir tuvāka devona baseinu videi, liecina par to, ka šis sadalījums ir nedaudz citādāks, un ka I grupā būtu jāiekļauj *Psammosteus falcatus* branhiālās plātnes, *Holoptychius* zvīņas, *Bothriolepis maxima* Cd/Cv plātnes, II grupā - *Bothriolepis maxima* MxL (AVL, ADL, PVL) plātnes un atsevišķus galvas vairoga kaulus. Transportēšanas attālums tādām plātnēm, kā MxL (AVL, ADL, PVL) var būt atšķirīgs atkarībā no tā, kādā vidē šis skeleta elements nonāk sākotnēji, un kā tas sākotnēji tiek noorientēts attiecībā pret gultni. Tātad, MxL (AVL, ADL, PVL) plātnes var iekļaut arī III grupā, kopā ar PMD un AMD plātnēm. Lukševičs un Zupiņš (2004) izteikuši pieņēmumu, ka MxL un AMD plātnes pieder pie III grupas. Šim pieņēmumam varētu piekrist, bet tikai ar nosacījumu, ka plātnes, sevišķi MxL, jau sākotnēji nonāk gultnē pret izkustināšanu noturīgākā pozīcijā, ar izliekumu uz augšu.

Anna Bērensmējere (Behrensmeyer, 1975) ir secinājusi, ka kauli, kas pieder I grupai, var pārvietoties normālos straumes ātrumos, bet II un III grupa pieprasa plūdus, lai notiktu kaut cik būtiska pārvietošana. Eksperimenta rezultāti liecina par to, ka *Bothriolepis maxima* AMD, PMD un MxL plātņu pārvietošanās 0,2 m dziļumā sākas plūsmā, kuras ātrums ir $0,4 \text{ m s}^{-1}$, un praktiski uzreiz tās iegūst pret izkustināšanu noturīgu pozīciju, tātad, transportēšanas attālums ir 0,2-0,5 m. No stabilās pozīcijas tās var tikt izkustinātas tikai augšējās plūsmas režīmā.

Sedimentoloģiskā analīze ir ļāvusi aprēķināt iespējamo baseina (erozijas kanāla) dziļumu, kurš Klūnu tafocenozes veidošanās laikā varētu sasniegt 2,5-4,0 m (Vasiļkova et al., 2012). Šāds dziļums ievērojami pārsniedz baseina dziļumu eksperimenta laikā, gan laboratorijā, gan dabā. Lai veiktu eksperimentu apstākļos, kas ir maksimāli tuvināti nogulumu uzkrāšanās apstākļiem devonā attiecīgajā dziļumā, būtu nepieciešams izmantot citu laboratorijas aprīkojumu. Dabā šādu eksperimentu norisi būtu grūti novērot un dokumentēt. To, cik lielā mērā eksperimentu rezultāti var tikt attiecināti uz senās jūras apstākļiem, nosaka tādi devona baseina ūdens fizikālie parametri, kā ķīmiskais sastāvs (sālums), temperatūra, un, līdz ar to, arī blīvums.

Veiktie eksperimenti aptvēra tikai nelielu daļu no Baltijas devona mugurkaulnieku bruņu plātņu un paleovides apstākļu daudzveidības. Aktuopaleontoloģiskie pētījumi ir perspektīvi, tos veiksmīgi var izmantot devona mugurkaulnieku fosiliju apglabāšanas un transportēšanas īpatnību noskaidrošanā. Turpmākie pētījumi šajā jomā var sniegt vēl plašāku un detalizētāku ieskatu devona paleobiocenožu attīstībā.

5.3. Baltijas devona mugurkaulnieku atrodņu veidošanās apstākļi

I. Upenieces (2011) veiktā tafonomisko apstākļu analīze Lodes atrodnē ir ļāvusi pierādīt, ka zivju mazuļu sakopojumi (1. tipa tafocenozes) ir veidojušies straujas apglabāšanas rezultātā, kuru izraisījuši noslīdeņi deltas zemūdens nogāzē, kas, kopā ar fosilizāciju bezskābekļa vidē, veicināja labu saglabāšanos. Autore piekrīt viedoklim, ka labi saglabājušos veselu pieaugušo īpatņu (bruņuzivju un daivspurzivju) ķermeņu sakopojumi (2. tipa tafocenozes pēc Upeniece, 2011) nav veidojušies, zivīm noslāpstot izžūstošā baseinā, kā iepriekš ir rakstījusi Ļ. Ļarska (Lyarskaya, 1981). Par labu tam liecina arī jaunāko pētījumu rezultāti (Blāķe, 2012), saskaņā ar kuriem Lodes svītas nogulumu uzkrāšanās Latvijas teritorijā ir notikusi deltas nogāzes daļā. Domājams, ka Lodes sakopojumu veidošanās un zivju ķermeņu orientācija tajos nav notikusi vājo strauņu ietekmē, kā apgalvo Upeniece (2011), bet, visticamāk, šo sakopojumu veidošanās ir notikusi deltas nogāzē, noslīdeņa nogulām masveidā aprokot zivju barus. Par labu šim pieņēmumam runā tas fakts, ka lielākai daļai bruņuzivju ne tikai nav notikusi galvas vairoga, astes daļas un AMD plātnes atdalīšanās, bet dažos gadījumos ir saglabājušies gan žokļu elementi gan orbitālie kauliņi. Daži daļēji disartikulēti ķermeņi acīmredzot pieder zivīm, kuru nāve notikusi zināmu laiku pirms katastrofiskā notikuma. Šīs rumpja bruņas, no kurām jau ir atdalījušies galvas vairogi un astes, noslīdeņa brīdī, visticamāk, atradās gultnē un tikušas apglabātas kopā ar dzīvajām zivīm. Ķermeņu orientācija šādā gadījumā ir notikusi noslīdeņa brīdī.

Savukārt, 3. tipa tafocenozes (Upeniece, 2011, 3.7. attēls), kurās ir pārstāvēti labi saglabājušies daļēji disartikulēti pieaugušo īpatņu (bruņuzivju un daivspurzivju) ķermeņi, domājams, demonstrē citu apglabāšanas modeli. Neizraisa šaubu fakts, ka AMD plātņu atdalīšanās no asterolepīdu ķermeņiem un šo plātņu atrašanās tuvu to sākotnējai pozīcijai, taču apvērsta stāvoklī, parāda, ka šo skeleta elementu atdalīšanās brīdī zivju ķermeņus nav klājušas nogulas. Gribas atzīmēt, ka, pretēji izteiktajam viedoklim par sakopojumu

veidošanos ļoti vāju straumju ietekmē (Upeniece, 2011, 3.2. tabula), nogulumu granulometriskais sastāvs (sīkdispersie māli) norāda uz ļoti mierīgu sedimentācijas vidi, bet ķermeņu laba saglabātība liecina par ātru apglabāšanu. Oriktocenoze ir sastopami artikulēti bruņuzivju skeleti bez žokļiem un orbitālajiem kauliem, skeleti ar atdalījušos AMD plātņi, skeleti, kuriem daļēji vai pilnīgi iztrūkst astes daļa un/vai galvas vairogs, kā arī atsevišķas dezintegrētu skeletu daļas. Apkopojot visus augšminētos faktus, gribētos piedāvāt šādu 3. tipa tafocenožu veidošanās modeli. Tafocenozes, domājams, ir veidojušās vismaz trijos posmos. Atsevišķas skeleta daļas ir saistītas ar senāku fosiliju sakopojumu, kas ir pastāvējis pietiekami ilgu laiku, lai varētu notikt zivju ķermeņu pilnīga disartikulācija. Nav izslēgts, ka ķermeņu sadalīšanās ir norisinājusies citur, un plātnes tafocenoze ir nonākušās jau pēc disartikulācijas. Bruņuzivju artikulēti rumpji bez AMD plātnes, galvas vairogiem un/vai astes daļas tafocenoze ir nonākuši neilgu laiku pirms noslēdzošā posma, šo skeletu sadalīšanās bija tikai sākusies, kad katastrofiskais noslīdenis apraka šīs atliekas un tuvumā esošās dzīvas zivis, kuras oriktocenoze arī pārstāv vislabāk saglabājušies skeleti.

Domājams, ka artikulēto bruņuzivju ķermeņu atrašanās 4. tipa tafocenoze kopā ar pārsvarā pilnīgi disartikulētiem skeleta elementiem (Upeniece, 2011) arī norāda uz vairākiem sakopojuma veidošanās posmiem, savukārt, 5., 6., un 7. tipa tafocenožu veidošanās, acīmredzot, ir saistīta ar arvien aktīvāku hidrodinamisko vidi.

Langsēdes oriktocenoze no piecām bruņuzivju sugām, kas ir zināmas no Pamūšas reģionālā stāva Galvenajā devona laukā - *Bothriolepis maxima*, *B. evaldi*, *Asterolepis? amulensis*, *Grossilepis spinosa* un *Walterilepis speciosa* (Esin et al., 2000) – 2008. gada izrakumos ir atrasta tikai viena, *B. maxima*. Tam varētu būt vairāki izskaidrojumi, no kuriem ticamākais varētu būt kaulu šķirotība. Langsēdes oriktocenoze lielākā daļa kaulu ir garāki par 10 cm, bet mazas, trauslas atliekas ir sastopamas salīdzinoši reti. Mazo bruņuzivju, tādu kā *Asterolepis? amulensis*, *Grossilepis spinosa*, *Walterilepis speciosa* un *Bothriolepis evaldi*, atliekas pieder cita izmēra kaulu grupai un, visticamāk, tām vajadzētu būt saistītām ar citu sedimentācijas vidi. *Grossilepis spinosa* un *Walterilepis speciosa* ir zināmas no cita līmeņa smilšakmeņiem Velna Alā (Gross, 1942; Lyarskaya, 1981), bet *Bothriolepis evaldi* un *Asterolepis? amulensis* ir atrasti Ogres svītas aleirolītos atsegumā lejpus Kalnamuižas (Lyarskaya, 1986). *Bothriolepis evaldi* ir zināms arī no, smalkgraudainiem smilšakmeņiem Kaibalas atsegumā Daugavas labajā krastā (Lukševičs, 2001). Ar to pašu iemeslu (atlieku šķirotība pēc izmēra) varētu izskaidrot arī faktu, ka Langsēdes oriktocenoze nav atrasti *Bothriolepis maxima* mazuli un „pusaudži”.

Kaut arī bruņuzivju atliekas sakopojumā dominē, starp vairāk nekā 650 kauliem un 74 indivīdiem ir atrasts tikai viens artikulēts *Bothriolepis maxima* galvas vairogs. Tas parāda, ka starp nāves brīdi un galīgo apglabāšanu ir pagājis pietiekami ilgs laiks, lai notiktu arī bruņu cietāko daļu dezintegrācija (ir sasniegta 8. dezintegrācijas stadija). Fragmentācijas un disartikulācijas pakāpe norāda uz varbūtējo skeletu pārskalošanu pirms galīgās apglabāšanas. Tomēr, Langsēdes oriktocenoze ir sastopami arī atsevišķi trausli kauli, kas izslēdz tālu transportēšanu.

Izrakumu laukuma ziemeļu daļā dominē ar izliekumu uz augšu orientētas plātnes, savukārt tā dienvidu daļā ar izliekumu uz augšu un uz leju orientēto plātņu skaits ir aptuveni vienāds, kas varētu norādīt uz mainīgo straumes ātrumu un turbulences pieaugumu šajā apgabalā. *Bothriolepis maxima* AMD plātņu novietojums, kas hidrodinamiski aktīvā vidē atbilst visstabilākai pozīcijai, iespējams, ir vēl viens indikators, kas norāda uz pastāvīgu un spēcīgu straumi. Šī likumsakarība novērota tikai izrakumu laukuma ziemeļu daļā. Kaulu horizontāla izplatība nav vienmērīga, tajā ir izsekojamas lineāras zonas, kas ir orientētas gandrīz perpendikulāri dominējošam slīpslāņojuma krituma virzienam Ogres svītas smilšakmeņos, kas ļauj pieņemt, ka šie kaulu sakopojumi ir

veidojušies padziļinājumos starp zemūdens grēdām. Sedimentoloģiskās un tafonomiskās analīzes rezultāti liecina par to, ka Langsēdes tafocenoze visticamāk ir izveidojusies plūdmaiņu kanāla pamatnē, straujo ūdens plūsmu ietekmē.

Līdzību un atšķirību analīze starp trijām Klūnu oriktocenozēm rāda, ka tās visas ir sedimentogēnas koncentrācijas – alohtonas asociācijas, kuras atšķiras pēc vairākām tafonomiskām pazīmēm, sākot ar fosiliju iegulas ģeometriju. Tomēr, spriežot pēc neliela transportēšanas attāluma un mugurkaulnieku fosiliju labas saglabātības, visticamāk, visas oriktocenozes pārstāvētas zivis dzīvoja tajā pašā vidē, kur to atliekas ir apglabātas. Pirmā un otrā oriktocenoze ir trīsdimensiju iegulas, otrās oriktocenozes gadījumā ar izteikti lielāku fosilijas saturošas lēcas biežumu. Savukārt, trešā oriktocenoze ir tipiska pamatnes tipa divdimensiju iegula (Martin, 1999), veidojums, kas ir raksturīgs erozijas kanāliem. Tomēr, taksonomiskā sastāva līdzība, NISP, kā arī daudzas citas tafonomiskās īpatnības, ieskaitot skeleta elementu sadalījumu pa izmēru klasēm, orientāciju un šķirotību, norāda uz lielāku līdzību starp pirmo un trešo oriktocenozi, nekā starp pirmo un otro vai otro un trešo oriktocenozi. Atšķirības sugu reprezentativitātē, tādas, kā attiecība starp *B. ornata* un *B. jani* NISP un bruņuzivs *Chelyophorus* klātbūtne tikai otrajā oriktocenozē, varētu tikt izskaidrotas ar *B. jani* un *Chelyophorus* īpatņu nelielu izmēru, kā arī vispārēju *Chelyophorus* retu sastopamību.

Otrās oriktocenozes ietvaros ir vislielākais to sugu īpatsvaru, kuras pārstāvjiem ir bijis neliels ķermeņa izmērs, un, līdz ar to, arī mazāki kauli (*B. jani*, *Cryptolepis* sp., *Devononchus tenuispinus*), vai arī īpatņiem ar lielu ķermeni ir raksturīgi neliela izmēra skeleta elementi, piemēram, zvīņas (*Holoptychius* cf. *nobilissimus*). No otrās puses, šīs oriktocenozes raksturīga iezīme ir pilnīga skeletu disartikulācija. Salīdzinājums starp divu antiarhu skeleta elementu reprezentativitāti rāda, ka vienāds *B. ornata* un *B. jani* īpatņu skaits otrajā oriktocenozē ir pārstāvēts lielākās zivs gadījumā (*B. ornata*) ar praktiski visiem skeleta elementiem, kamēr mazāko *B. jani* pārstāv dažu plātņu vairāki eksemplāri, bet pārējās (vieglāk transportējamas?) pilnībā iztrūkst. Šī atšķirība *B. ornata* un *B. jani* skeleta elementu reprezentativitātē izteikti parāda, cik liela loma atlieku šķirojumā ir plātņu izmēram un formai. *B. ornata*, salīdzinoši liela zivs, ar muguras daļas rumpja bruņu garumu 230-240 mm un vismaz 100 mm garu galvas vairogu (Lukševičs, 2001), ir diezgan labi pārstāvēta ar dažādiem skeleta elementiem, izņemot MV un dažas nelielas galvas vairoga plātnes. Otra šīs ģints suga, *B. jani*, ir neliela zivs ar vidējo muguras bruņu garumu tikai 65 mm (Lukševičs, 2001), kas demonstrē diezgan labu atlieku šķirotību atkarībā no plātņu formas: nedaudz izliektas AMD un PMD plātnes ir pārstāvētas ievērojami lielākā skaitā, salīdzinot ar izteikti „divdimensionālām” (divplakņu) rumpja plātnēm. Visticamāk, šādu plātņu slikta reprezentativitāte ilustrē līdzsvaru starp vairākiem faktoriem: straumes ātrumu, kas ir nepieciešams, lai paceltu un transportētu šādas plātnes, vēl lielāku straumes ātrumu, kura ietekmē atsevišķi skeleta elementi varētu tikt salauzti, kā arī klastiskā materiāla klātbūtni plūsmā un transportēšanas attālumu. Pirmajai un trešajai oriktocenozei raksturīgas iezīmes, tādas, kā lielu un mazu skeleta elementu sajaukums, labāka dažādas formas un izmēra skeleta elementu reprezentativitāte, zemāks disartikulācijas indekss, kopumā liecina par sliktāku šķirošanu un visticamāk īsāku transportēšanas attālumu kopā ar sanešu plūsmu. Būtiska atšķirība starp veselu kaulu īpatsvaru pirmajā un trešajā oriktocenozē, kā arī dažāds sīko fragmentu īpatsvars (liels daudzums pirmajā pretstatā nelielam daudzumam trešajā oriktocenozē) varētu liecināt par to, ka mugurkaulnieku atliekas trešajā oriktocenozē ir apglabātas salīdzinoši mierīgākajā sedimentācijas vidē vai transportētas vistuvāk. Šo apliecina arī sedimentoloģiskās analīzes rezultāti, saskaņā ar kuriem, gan pirmās, gan trešās oriktocenozes mugurkaulnieku atliekas ir uzkrājušās erozijas kanāla pamatnē, bet māla materiāla (iespējamā kanāla aizpildījuma) klātbūtne, kas veido trešo slāni, norāda uz salīdzinoši lielāku dziļumu. Lielākais skaits ar izliekumu uz

augšu novietoto plātņu trešajā oriktocenoze norāda uz būtisku straumes ietekmi tās veidošanā. Līdz ar to visticamākais skaidrojums atšķirībām starp pirmo un trešo oriktocenozi varētu būt lielāks straumes ātrums, bet īsāks kaulu transportēšanas attālums pirms galīgas apglabāšanas trešās oriktocenozes gadījumā.

Holoptychius zvīņojuma daļa visticamāk norāda uz ātru ādas segmentu apglabāšanu kopā ar zvīņām bez izskalošanas un atkārtotas apglabāšanas. Pretēji šiem ātras apglabāšanas gadījumiem noapaļotas kaulu malas, kuras ir sevišķi raksturīgas pirmajai oriktocenozei, norāda uz pārskalošanu un atkārtotu apglabāšanu. Fragmentācijas pakāpe un abradēto fosiliju skaits samazinās, bet ar izliekumu uz augšu novietoto plātņu skaits un šķirošanas pakāpe pieaug virzienā uz augšu. Apkopojot visus tafonomiskās analīzes rezultātus, redzam, ka atšķirības starp trijām oriktocenezēm izpaužas sekojoši. Pirmajā oriktocenoze ir novērots pārgulsnēta materiāla piejaukums svaigam materiālam, kurš ticis apglabāts ātri, pēc salīdzinoši īsas transportēšanas nelielā straumes ātrumā. Otru oriktocenozi raksturo pilnīgi disartikulēti, labi šķīroti mazi un trausli dažādām zivīm piederoši skeleta elementi, kas norāda uz vēl zemāku straumes ātrumu. Savukārt, trešajai oriktocenozei, domājams, ir raksturīga vāji šķīrotu skeleta elementu ar augstāku artikulācijas pakāpi transportēšana straumē ar lielāku ātrumu ļoti nelielā attālumā (izņemot pārskalotus elementus). Iegareno kaulu linearitātes mērījumi uzrāda virzienu, kas ir tuvs dominējošam plūsmas virzienam (DDA) pēc slīpslāņojuma elementu mērījumu rezultātiem, un, tāpat, arī paleotraumes virzienam erozijas kanālā.

Salīdzinot tafonomiskos un sedimentoloģiskos datus no Ērmaņu, Ķūķu, Pastamuižas, Langsēdes, Klūnu un Cieceres atrodnēm, redzam, ka, neskatoties uz atšķirīgo vecumu un tafonomisko sastāvu, starp tām pastāv līdzība, jo visas ir sedimentogēnas koncentrācijas, visi sakopojumi, izņemot Lodes 1., 2. un 3. tipa tafocenozes, ir alohtoni; visām atrodnēm ir pazīmes, kas liecina par vairākiem tafocenožu veidošanās posmiem. Apskatītājās Franās un Famenās oriktocenezēs fosiliju noapaļotības pakāpe ir neliela, kas izslēdz sakopojumu veidošanos bangu tiešā ietekmē. Baltijas atrodnēs fosilijām nav novērotas pazīmes, kas liecinātu par to nonākšanu subaerālajos apstākļos. Visi pieminētie fosiliju sakopojumi ir veidojušies seklūdens baseinā tuvu krastam fluviālo procesu ietekmē un, visticamāk, ir saistīti ar deltu vai estuāru vidi. Šie dati apstiprina iepriekš veikto pētījumu datus (Pontén, Plink-Bjorklund, 2007), saskaņā ar kuriem Gaujas svītas nogulumu uzkrāšanās vide ir interpretēta kā plašs plūdmaiņu ietekmēts deltu līdzenums, un nav pretrunā ar jaunāko pētījumu datiem (Blāķe, 2012), kas ir ļāvuši noslīdeņu un gravitācijas plūsmu pazīmes Lodes svītas nogulumos Latvijas teritorijā interpretēt kā deltas nogāzes daļas veidojumus. Ogres svītas sedimentācijas apstākļu analīze Langsēdes atsegumā liecina par mugurkaulnieku fosiliju sakopojuma veidošanos, pakāpeniski aizpildoties plūdmaiņu kanālam (Lukševičs et al., 2011). Pagaidām nav drošu ziņu par to, vai Klūnu fosiliju sakopojums ir veidojies deltas vai estuāra apstākļos. Sedimentoloģiskā analīze (Vasiļkova et al., 2012) liecina par nepastāvīgiem hidrodinamiskiem apstākļiem, strauju sedimentāciju un noslīdeņu procesiem. Cieceres mugurkaulnieku sakopojums ir attiecināms uz plūdmaiņu vāji ietekmēto piekrastes zonu, kur starp sanešu veidotajām salām pastāvēja sekli kanāli (Lukševičs, Zupiņš, 2004). Kaut arī atrodnes atšķiras pēc vairākām tafonomiskām pazīmēm, ieskaitot fosiliju iegulas ģeometriju, transportēšanas attālumu, laiku starp dzīvnieku nāvi un apglabāšanu, tomēr, neliels transportēšanas attālums un salīdzinoši laba fosiliju saglabātība visticamāk liecina par to, ka visās oriktocenezēs pārstāvētas zivis ir dzīvojušas vidē, kur viņu atliekas ir apglabātas. Tāpat, deltu un estuāru vide ne tikai veicināja mugurkaulnieku fosiliju sakopojumu veidošanos, bet, domājams, bija arī piemērota dzīvesvieta devona mugurkaulniekiem.

Ja Baltijas provincē tafonomiskie dati norāda uz mugurkaulnieku atrodņu veidošanos saistību ar plūdmaiņu kanālu pastāvēšanu deltas līdzenumā, tad Dienvidu

Timanā fosiliju sakopojumi ir veidojušies citos apstākļos. Kā ir atzīmēts iepriekš (Lukševičs et al., 2010), Ižmas oriktocenozei veidojoties, acīmredzot, galvenā loma ir bijusi nevis straumju, bet viļņu darbībai. Autori ir interpretējuši vidi, kurā notikusi fosiliju uzkrāšanās, kā seklu lagūnu. Veiktie tafonomiskie pētījumi ir snieguši papildus argumentus par labu šim modelim. Kaulu īpatnējā fragmentācija varētu norādīt uz īslaicīgu nonākšanu subaerālos apstākļos, piemēram, plūdmaiņu vai viļņu bangu zonā. Tomēr, noapaļošanās pēdu un iegareno fosiliju orientācijas trūkums izslēdz sakopojuma veidošanos bangu viļņu tiešā ietekmē. Plātnes varētu tikt salauztas, karbonātiskajiem nogulumiem ievērojami mainot tilpumu; tomēr tiešas pazīmes, tādas, kā, piemēram, žūšanas plaisas, kas liecinātu par nogulumu pilnīgu izžūšanu, fosilijas saturošajā slānī nav novērotas. Kopumā tafocenozes veidošanās modelis, domājams, ir bijis tuvs tam, kas ir aprakstīts šajā darbā 4. nodaļā, 4.8. apakšnodaļā un ir saistīts ar „dinamiskā līdzsvara” zonu pastāvēšana un savdabīgu mugurkaulnieku bruņu plātņu joslu veidošanos krasta zemūdens nogāzē.

6. Secinājumi

Šī pētījuma rezultāti ļauj izdarīt vairākus svarīgus secinājumus par faktoriem, kas ir ietekmējuši ūdens mugurkaulnieku fosilo atlieku atrodņu veidošanos un noteikuši šo atlieku sakopojumu telpiskā un temporālā (stratigrāfiskā) izvietojuma likumsakarībās devonā Baltijas dienvidaustrumu daļā un Baltijas paleoģeogrāfiskajā provincē kopumā. No pētījuma rezultātiem izriet, ka visas darbā apskatītās Baltijas provinces devona mugurkaulnieku atrodnes ir sedimentogēnas koncentrācijas, bet vidējā un augšējā devona mugurkaulnieku atlieku sakopojumu veidošanās procesi ir visai līdzīgi un tafocenožu veidošanos noteicis sedimentācijas ātrums, hidrodinamiskais režīms un skābekļa saturs nogulumos. Savukārt tādas mugurkaulnieku ķermeņa uzbūves īpatnības kā atsevišķu skeleta elementu izmēri un forma, to hidrodinamiskās īpašības, kā arī kaulu savienojuma raksturs būtiski ietekmējis atlieku sadalījumu pa izmēru klasēm, šķirotību, disartikulācijas un fragmentācijas pakāpi atlieku sakopojumos. Acīmredzot, iegarenie zivju un tetrapodu kauli var kalpot par labāku straumes virziena indikatoru, nekā blīvie akantožu dzelkšņi un koniskie daivspurzivju zobi.

Visi pētītie Baltijas provinces mugurkaulnieku fosiliju sakopojumi, izņemot Lodes pirmā, otrā un trešā tipa tafocenozes, ir alohtoni, tie ir veidojušies vairākos attīstības posmos, seklūdēns apstākļos samērā tuvu krastam fluviālo procesu ietekmē un, visticamāk, ir saistīti ar deltu vai estuāru vidi. Šie dati apstiprina iepriekš veikto pētījumu autoru interpretācijas, saskaņā ar kurām Gaujas reģionālā stāva nogulumi uzkrājušies plašā plūdmaiņu ietekmētā deltu līdzenumā. Savukārt salīdzinošie dati par Ižmas tafocenozi no Dienvidu Timana liecina par tās veidošanos lagūnas apstākļos, kur mugurkaulnieku atliekas uzkrāšanos ietekmēja nevis straumju, bet viļņu darbība litorālē, iespējams, ar kaulu īslaicīgu nonākšanu subaerālos apstākļos. Turpretī devona Baltijas provinces atrodnēs mugurkaulnieku fosilijām nav novērotas pazīmes, kas liecina par atlieku subaerālo ekspozīciju; raksturīga neliela fosiliju noapaļotības pakāpe, kas ļauj izslēgt bangu tiešo ietekmi no sakopojumu veidošanās faktoru skaita.

Lodes svītas nogulumos atrodamās tafocenzēs mugurkaulnieku atlieku uzkrāšanās notikusi depresijās, kas saistītas ar deltas zemūdens nogāzes attīstību. Šī pētījuma rezultāti ļauj precizēt citu pētnieku izdarītos secinājumus par Lodes tafocenožu veidošanās apstākļiem: pirmā tipa tafocenozes ir veidojušās dzīvu zivju masveida aprakšanas rezultātā noslīdēja irdeno nogulu masā, bet otrā un trešā tipa tafocenožu veidošanās notikusi vairākos posmos un noslēgusies ar jau iepriekš bojā gājušo un dzīvo zivju masveida aprakšanu noslīdēja rezultātā; attiecīgi zivju ķermeņu orientāciju noteicis īslaicīgs nogulu masas pārvietošanās process, nevis ilglaicīga vājo straumju ietekme. Langsēdes, Klūnu un Cieceres tafocenzēs atlieku uzkrāšanās notikusi straumes ietekmē padziļinājumos starp zemūdens grēdām - erozijas kanālos, kas lēnām aizpildījušies ar nogulu masu.

Pētījuma rezultāti ļauj secināt, ka visās oriktocenzēs pārstāvētās zivis ir dzīvojušas to atlieku apglabāšanas zonas tuvumā, tādējādi apstiprinot iepriekšējo autoru pieņēmumu, ka seno upju deltu un estuāru vide ne tikai veicinājusi sekmīgu fosilizāciju un mugurkaulnieku atlieku sakopojumu veidošanos, bet ir bijusi piemērota devona bezžokļeņu, zivju un primitīvo četrkājaino eksistencei.

Pētījuma gaitā veiktie aktuopaleontoloģiskie eksperimenti ļāvuši noskaidrot dažu izmirušo zivju sugu atsevišķu skeleta elementu hidrodinamiskās īpatnības, kas ietekmēja

pētīto sakopojumu sastāvu un īpatnības. Eksperimentos ar bruņuzivs *Bothriolepis maxima* Gross konstanta blīvuma skeleta elementu atlējumiem ir noskaidrots, ka izliektas bruņu plātnes gan viļņu, gan straumju ietekmē ieņem pret izkustināšanu noturīgāko stāvokli ar izliekumu uz augšu, kamēr pozīcija ar izliekumu uz leju ir mazāk stabila un pret izkustināšanu nenoturīga. Pamatojoties uz eksperimentu rezultātiem ar *B. maxima* divu plakņu plātnēm (ADL, AVL, MxL, PVL), ir secināts, ka reprezentativitātes asimetrija pētītajās oriktocenozēs ir izskaidrojama ar šo plātņu hidrodinamiskajām īpatnībām un ir saistīta ar to asimetrisko formu. Pateicoties labās un kreisās puses plātņu formas atšķirībām, daļa plātņu (tajā skaitā labās puses MxL) tiek ātri apklātas ar nogulām bez atkārtotas izskalošanas, savukārt pretējās, kreisās, puses plātnes mēdz tikt pārvietotas. Atsevišķu *B. maxima* bruņu divu plakņu plātņu transportēšanā ūdens plūsmā liela nozīme pieder plātnes sākotnējam stāvoklim attiecībā pret gultni. Eksperimentos noskaidrots, ka 0,2 m dziļumā straume var izkustināt izliektas bruņu plātnes, kas attiecībā pret gultni novietotas stabilā pozīcijā (ar izliekumu uz augšu) tikai sasniedzot augšējās plūsmas režīmam atbilstošu ātrumu.

Hidrodinamiskos eksperimentos pētītās fosilijas var iedalīt trijās Vorhīsa grupās (*Voorhies groups*) pēc atlieku formas un to spējām tikt pārvietotām ūdens straumju ietekmē. Pirmajā (I) grupā ietilpst vieglāk transportējamās *Psammosteus falcatus* branhiālās plātnes, psammosteīdu ventrālie vairogi, *Holoptychius* sp. zvīņas, *Bothriolepis maxima* spuras centrālās plātnes; otrajā (II) grupā ierindojami atsevišķi *B. maxima* galvas vairoga kauli; pārejas grupā starp II un III grupu iekļaujas tādas *B. maxima* divu plakņu plātnes kā priekšējā muguras sānu, priekšējā vēdera sānu, sānu jauktā un aizmugurējā vēdera sānu plātne; trešajā (III) grupā ietilpst grūtāk transportējamās *B. maxima* priekšējā vidējā muguras un aizmugurējā vidējā muguras plātne, kā arī *Psammolepis undulata* branhiālās plātnes.

Literatūra

Publicētie avoti

- Ahlberg, P. E., 1991. Tetrapod or near-tetrapod fossils from the Upper Devonian of Scotland. *Nature* 354, 298-301.
- Ahlberg, P.E., 1995. *Elginerpeton pancheni* and the earliest tetrapod clade. *Nature* 373, 420-425.
- Ahlberg, P. E., 1998. Postcranial stem tetrapod remains from the Devonian of Scat Craig, Morayshire, Scotland. *Zoological Journal of the Linnean Society* 122, 99-141.
- Ahlberg, P.E., Clack, J.A., 1998. Lower jaws, lower tetrapods - a review based on the Devonian genus *Acanthostega*. *Trans. Roy. Soc. (Edinburgh), Earth Sci.* 89, 11-46.
- Ahlberg, P.E., Clack, J.A., Lukševičs, E., Blom, H., Zupiņš, I., 2008. *Ventastega curonica* and the origin of tetrapod morphology. *Nature* 453, 1199-1204.
- Ahlberg, P.E., Lukševičs, E., Levedev, O., 1994. The first tetrapod finds from the Devonian (Upper Famennian) of Latvia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B.* 343, 303-328.
- Ahlberg, P.E., Lukševičs, E., Mark-Kurik, E., 2000. A near-tetrapod from the Baltic Middle Devonian. *Palaeontology* 43, 533-548.
- Anthony, J. W., Bideaux, R. A., Bladh, K. W., Nichols, M. C., 2000. *Handbook of Mineralogy. Volume IV. Arsenates, Phosphates, Vanadates.* Mineral Data Publishing, Tucson, 680 pp.
- Aslan, A., Behrensmeyer, A.K., 1996. Taphonomy and Time Resolution of Bone Assemblages in a Contemporary Fluvial System: The East Fork River, Wyoming. *Palaios* 11(5), 411-421.
- Behrensmeyer, A.K., 1975. The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 146, 473-578.
- Behrensmeyer, A.K., 1988. Vertebrate preservation in fluvial channels. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 63, 183-199.
- Behrensmeyer, A.K., 1990. Transport-hydrodynamics: bones. In Briggs, D.E.G., Crowther, P.R. (eds), *Palaeobiology: a synthesis.* Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 232-235.
- Beznosov, P., 2009. Sosnogorskaya svita – novoje mestnoje stratigrafitsheskoje podrazdelenije verkhnego devona na Juzhnom Timane. In Yushkin, N.P. (ed.), *Geologiya i mineral'nye resursy evropeyskogo severo-vostoka Rossii: materialy XV Geologicheskogo s'yezda Res-publiki Komi II*, Institute of Geology SC UD RAN, Syktyvkar, pp. 9–12 (Russian).

- Blanton, P. L., Biggs, N. L., 2005. Density of fresh and embalmed human compact and cancellous bone. *American Journal of Physical Anthropology* 29 (1), 39-44.
- Blāķe, D. 2012. Devona lodes svītas nogulumi un to veidošanās apstākļi. *Acta Universitatis Latviensis* 785, 71-81.
- Boisvert, C. A., Mark-Kurik, E., Ahlberg, P. E., 2008. The pectoral fin of *Panderichthys* and the origin of digits. *Nature* 456, 636-638.
- Clifton, H.E., 1971. Orientation of empty pelecypod shells and shell fragments in quiet water. *Journal of Sedimentary Research* 41, 671-682.
- Delle, N., 1937. Zemgales līdzenuma, Augšzemes un Lietuvas devona nogulumi. *Latvijas Universitātes raksti. Matemātikas un dabas zinātņu fakultātes sērija* 2(5), 106-384t.
- Ekdale, A. A., 1985. Paleocology of the marine benthos. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 50, 63-81.
- Esin, D., Ginter, M., Ivanov, A., Lebedev, O., Luksevics, E., Avkhimovich, V., Golubtsov, V., Petukhova, L., 2000. Vertebrate correlation of the Upper Devonian and Lower Carboniferous on the East European Platform. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 223, 341-359.
- Georgescu, M.D., Braun, W.K., 2006. Devonian Charophyta of Western Canada. *Revista Española de Micropaleontología* 38(1), 1-9.
- Gross, W., 1931. *Asterolepis ornata* Eichw. und das Antiarchi-Problem. *Palaeontographica* 75, 1-62.
- Gross, W., 1933. Die Fische des baltischen Devons. *Paleontographica* 79 A, 1-74.
- Gross, W., 1942. Die Fischfaunen des baltischen Devons. *Korrespondenzblatt des Naturforscher Vereins zu Riga* 64, 373-436.
- Ivanov, A., Cherepanov, G., Lukševičs, E., 1995. Ontogenetic development of Antiarchi dermal ossifications. *Geobios, M.S.* 19, 97-102.
- Irmis, R.B., Elliott, D.K., 2006. Taphonomy of a Middle Pennsylvanian marine vertebrate assemblage and an actualistic model for marine abrasion of teeth. *Palaios* 21, 466-479.
- Junqueira, L. C., Carneiro, J., 2003. *Basic Histology, Text & Atlas* (10th ed.). McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, 144 pp.
- Jurina, A., Raskatova, M., 2012. New data on the Devonian plant and miospores from the Lode Formation, Latvia. *Acta Universitatis Latviensis* 783, 46-56.
- Kudryashova, T.G., 2002. *Osnovy paleontologii*. Orenburgskij gosudarstvennyj universitet, Orenburg, 78 s (Russian).
- Kuršs, V., 1975. *Lithologija i poleznyje iskopajemyje terrigenogo devona Glavnogo polya*. Zinatne, Riga, 216 s (Russian).

- Kuršs, V., 1992. *Devonskoje terrigennoje osadkonakoplenije na Glavnom devonskom pole*, Zinatne, Riga, 208 s (Russian).
- Kuršs, V., Lukševičs, E., Upeniece, E., Zupiņš, I., 1998. Augšdevona klastiskie nogulumi un zivju atliekas Lodes mālu karjerā Latvijā (I daļa). *Latvijas ģeoloģijas vēstis* 5, 7.-19.
- Kuršs, V., Lukševičs, E., Upeniece, E., Zupiņš, I., 1999. Augšdevona klastiskie nogulumi un zivju atliekas Lodes mālu karjerā Latvijā (II daļa). *Latvijas ģeoloģijas vēstis* 6, 10.-17.
- Kuršs, V.M., Vijding, H.A., Mark-Kurik, E.Y., 1981. Gaujskaya svita. In Sorokin, V.S. (ed.), *Devoni karbon Pribaltiki*, Zinatne, Riga, s. 146–157 (Russian).
- Lebedev, O.A., Lukševičs, E., Zakharenko, G.V., 2010. Palaeozoogeographic connections of the Devonian vertebrate communities of the Baltica Province. Part II. Late Devonian. *Palaeoworld* 19, 108–128.
- Leclair, S. F., Bridge, J. S., 2001. Quantitative interpretation of sedimentary structures formed by river dunes. *Journal of Sedimentary Research* 72(5), 713-716.
- Liepiņš, P., 1959. *Famenskie otlozheniya pribaltiki*. Izd. Akademii Nauk Latvijas SSR, Riga. 139 s (Russian).
- Long, J., 1995. *The Rise of Fishes*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London. 223 p.
- Lukševičs, E., 1986. Novaya pantsirnaya ryba (Antiarchi) iz tervetskoj svity Latvii In Brangulis, A. (ed.), *Biofatsii i fauna silurijskogo i devonskikh bassejnov Pribaltiki*. Zinatne, Riga, pp. 131-137 (Russian).
- Lukševičs, E., 1992a. Bothriolepis ornata Eichwald i jejo stratigraficheskoje znachenije. In Sorokin, V.S. (ed.), *Paleontologiya i stratigrafija fanerozoya Latvii i Baltijskogo morya*. Zinatne, Riga, pp. 63-76 (Russian).
- Lukševičs, E., 1992b. Palaeoichthyofauna of the Famennian brackish seas of the Baltic area. In E. Mark-Kurik (ed.), *Fossil fishes as living animals*. Academia 1, Tallinn pp. 273-280.
- Lukševičs, E., 1995. Famennian vertebrate assemblages and zonation of the Main Devonian Field. In Turner S. (ed.): *Special Publication 1 of Ichthyolith Issues*. New Mexico, p. 70.
- Lukševičs, E., 2001. Bothriolepid antiarchs (Vertebrata, Placodermi) from the Devonian of the north-western part of the East European Platform. *Geodiversitas* 23(4), 489-609.
- Lukševičs, E., 2012. Pavāru mugurkaulnieku oriktocenozes tafonomiskā un telpiskā analīze. Latvijas Universitātes 70. zinātniskā konference. *Ģeogrāfija, ģeoloģija, vides zinātne. Referātu tēzes*. LU Akadēmiskais apgāds, Rīga, 191-193.

- Lukševičs, E., Ahlberg, P., Stinkulis, Ģ., Vasiļkova, J., Zupiņš, I., 2011. Frasnian Vertebrate Taphonomy and Sedimentology of Macrofossil Concentrations From the Langsēde Cliff, Latvia. *Lethaia* 45, 356-370.
- Lukševičs, E., Beznosov, P.A., Majdl', T.V., Ahlberg, P.E., Stinkulis, G., 2010. Taphonomy of a Late Devonian vertebrate assemblage from Izhma River site, Sosnogorsk Formation, South Timan, Russia. In: *3rd International Palaeontological Congress, London, June 28 – July 3, 2010*. Abstracts: 255.
- Lukševičs, E., Ivanov, A., 1996. Late Devonian placoderm zonation of the Main Devonian Field. In Meidla T., Puura I, Nemliher J., Raukas A., Saarse L. (eds). *The Third Baltic Stratigraphical Conference. Abstracts. Field Guide*. Tartu. 37-38 p.
- Lukševičs, E., Stūris, V., 2010. Bruņuzivs *Bothriolepis jeremejevi* Rohon (augšējais devons, Dienvidtimans) morfoloģija. Latvijas Universitātes 68. zinātniskā konference. *Ģeogrāfija, ģeoloģija, vides zinātne. Referātu tēzes*. LU Akadēmiskais apgāds, Rīga, 329-331.
- Lukševičs, E., Stūris, V., Lukševičs, J., 2010. Vēlā devona mugurkaulnieku oriktocenoze atsegumā pie Ižmas upes Sosnogorskā, Komi republika. Latvijas Universitātes 68. zinātniskā konference. *Ģeogrāfija, ģeoloģija, vides zinātne. Referātu tēzes*. LU Akadēmiskais apgāds, Rīga, 331-333.
- Lukševičs, E., Zupiņš, I., 2004. Sedimentology, fauna, and taphonomy of the Pavari site, Late Devonian of Latvia. *Acta Universitatis Latviensis* 679, 99-119.
- Lyarskaya, L., 1972. A classification of devonian vertebrate localities of Latvia. *Esti NSV teaduste akadeemia toimetised. Keemia. Geoloogia* 21 (3), 259-268.
- Lyarskaya, L., 1981. *Pantsyrnyje ryby devona Pribaltiki. Asterolepididae*. Zinatne, Riga, 152 s (Russian)..
- Lyarskaya, L., Lukševičs, E., 1992. Sostav i rasprostraneniye bestshelyustnyh i ryb v silurijjskikh i devonskikh otlozheniyah Latvii. In Sorokin V.S. (ed.) *Paleontologiya i stratigrafiya fanerozoya Latvii i Baltijskogo morya*. Zinatne, Riga, s. 46-62 (Russian).
- Lyarskaya, L.A., Savvaitova, L.S., 1974. Strojenije i ikhtiofauna ketlerskoj svity Latvii. In *Regionalnaya geologiya Pribaltiki*. Riga, s. 90-106 (Russian).
- Lyman, R.L., 1994a. Relative Abundances of Skeletal Specimens and Taphonomic Analysis of Vertebrate Remains. *Palaios* 9(3), 288-298.
- Lyman, R.L., 1994b. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge, 524 pp.
- Mark-Kurik, E., Blicck, A., Loboziak, S., Candilier, A-M., 1999. Miospore assemblage from the Lode Member (Gauja Formation) in Estonia and the Middle-Upper Devonian boundary problem. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Geology*, 48(2), 86-98.

- Martin, R. E., 1999. *Taphonomy: A Process Approach*. Cambridge University Press, Cambridge, 508 pp.
- McDonald, J.H., 2009. *Handbook of Biological Statistics* (2nd ed.). Sparky House Publishing, Baltimore, Maryland, 319 pp.
- Milne-Thomson, L.M., 1968. *Theoretical Hydrodynamics*. Palgrave Macmillan, 768 pp.
- Narbutas, V.V., 1984. *Krasnotsvetnaya formaciya nizhnego devona Pribaltiki i Podolii*. Vilnius, 136 s (Russian).
- Nichols, G.J., 1999. Experimental sedimentology. In Jones, T. P., Rowe, N. P. (eds) *Fossil Plants and Spores: modern techniques*. Geological Society, London, 189-193.
- Obruchev, D.V., Mark-Kurik, E., 1965. *Psammosteidy (Agnatha, Psammosteidae) devona SSSR*, Institut geologii Akademii Nauk Estonskoi SSR, Tallinn 304 s (Russian).
- Parfitt, A. M., 1998. A Structural Approach to Renal Bone Disease. *Journal of Bone and Mineral Research* 13(8), 1213-1220.
- Polivko, I. A., 1977. *Paleogeografiya i paleotektonika rannego i srednego devona Srednej Pribaltiki*. Riga, 164 s (Russian).
- Pontén, A., Plink-Björklund, P., 2007. Depositional environments in an extensive tide influenced delta-plain, Middle Devonian Gauja Formation, Devonian Baltic Basin. *Sedimentology* 54, 969–1006.
- Pontén, A., Plink-Björklund, P., 2009. Regressive to transgressive transits reflected in tidal bars, Middle Devonian Baltic Basin. *Sedimentary Geology* 218, 48 –60.
- Reineck, H.-E., Singh, I.B., 1980. *Depositional Sedimentary Environments: With Reference to Terrigenous Clastics*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New-York, 440 pp.
- Robinson, R.A., 1960. Chemical analysis and electron microscopy of bone. In Rodahl K., Nicholson T., Brown E.M. (eds), *Bone as a tissue*. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, NY, U.S.A., pp. 186–250.
- Rzhonsnitskaya, M.A., Kulikova, V.F., 1990. *Reshenije mezhhvedomstvennogo regionalnogo stratigrafitsheskogo sovestshaniya po srednemu i verkhnemu paleozoju russoj platformy (s regionalnimi stratigrafitsheskimi skhemami)*. Devonskaja sistema. VSEGEI, Leningrad, 57 s (Russian).
- Savvaitova, L., 1977. *Famen Pribaltiki*. Zinatne, Riga. 128 s (Russian).
- Savvaitova, L. S., 1981. Tervetskaya svita. In Sorokin V. S. (ed.) *Devon i karbon Pribaltiki*. Zinatne, Riga, s. 323-325 (Russian).
- Savvaitova, L., 1998. Tērvetes svīta. In Kavacs G. (ed.) *Latvijas Daba V*, Preses Nams, Riga, lpp. 211-212.

- Seilacher, A., 1973. Biostratinomy: The sedimentology of biologically standardized particles. In Ginsburg, R.N. (ed.) *Evolving Concepts in Sedimentology*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, pp. 159–177.
- Smith, C., 2005. Taphonomy: A Resource Guide. *Info 674 – Resources in Science and Technology*, 1-43.
- Smith, H.C., 1992. *The Illustrated Guide to Aerodynamics*. McGraw-Hill Professional, 337 pp.
- Sorokin, V.S., 1967. Drevnije karstovye brektshii, khimitsheskije psevdobrektshii razdolomitshivanija i vtoritshnye izvestnyaki v otlozhenijakh franskogo yarusa Glavnogo devonskogo polya. In *Voprosy geologii srednego i verkhnego paleozoya Pribaltiki*. Riga, s. 106-136 (Russian).
- Sorokin, V., 1978. *Etapy razvitiya severo-zapada Russkoy platformy vo franskom veke*. Riga, Zinatne, 282 s (Russian).
- Sorokin, V.S., 1981a. Franskij yarus. In Sorokin, V.S. (ed.) *Devon i karbon Pribaltiki*. Zinātne, Rīga, s. 142-301 (Russian).
- Sorokin, V.S., 1981b. Famenskij yarus. In Sorokin, V.S. (ed.) *Devon i karbon Pribaltiki*. Zinātne, Rīga, s. 301-333 (Russian).
- Sorokin, V.S., 1981c. Ogrskaya svita. In Sorokin, V.S. (ed.), *Devon i karbon Pribaltiki*. Zinatne, Riga, s. 275–281 (Russian).
- Sorokin, V.S., 1981d. Stipinayskaya svita. Imul'skije i bauskije sloi. In Sorokin, V.S. (ed.), *Devon i karbon Pribaltiki*. Zinatne, Riga, s. 285–291 (Russian).
- Sorokin, V.S., 1981e. Amul'skij gorizont. In Sorokin, V.S. (ed.), *Devon i karbon Pribaltiki*. Zinatne, Riga, 293–300 (Russian).
- Sorokins, V., 1997. Ogres svīta. In Kavacs G. (ed.) *Latvijas Daba IV*. Preses Nams, Rīga, lpp. 52-53.
- Stevens, M. M., Marini, R. P., Schaefer, D., Aronson, J., Langer, R., Shastri, V. P., 2005. In vivo engineering of organs: The bone bioreactor. *PNAS 102(32)*, 11450-11455.
- Stinkulis, Ģ., 1998. Latvijas devona klastisko - karbonātiežu un kaļķakmeņu - dolomītu pārejas zonu sedimentoloģija un mineraloģija. *Disertācija doktora grāda iegūšanai ģeoloģijā*, Rīga, 228. lpp.
- Stinkulis, Ģ. 2004. Karbonātu veidojumi Šķerveļa svītas nogulumos. LU 62. zinātniskā konference. *Ģeogrāfija, ģeoloģija, vides zinātne. Referātu tēzes*. LU Akadēmiskais apgāds, Rīga, 177.
- Tānavsū-Milkevičiene, K., Plink-Björklund, P., 2009. Recognizing tide-dominated versus tide-influenced deltas: Middle Devonian strata of the Baltic basin. *Journal of Sedimentary Research 79*, 887–905.

- Tänavsuu-Milkeviciene, K., Plink-Björklund, P., Kirsimäe, K., Ainsaar, L., 2009. Coeval versus reciprocal mixed carbonate–siliciclastic deposition, Middle Devonian Baltic Basin, Eastern Europe: implications from the regional tectonic development. *Sedimentology* 56, 1250–1274.
- Toots, H., 1965. Sequence of disarticulation in mammalian skeletons. *University of Wyoming Contributions to Geology* 4, 37-39.
- Tovmasyan, K., 2004. Tidal features in siliciclastic deposits of Parnu Formation, Middle Devonian, Estonia. *32nd International Geological Congress, Resumes, Part 2*, 902–903.
- Trewin, N.H., 1986. Paleocology and sedimentology of the Achanarras fish bed of the Middle Old Red Sandstone, Scotland. *Trans. Royal Soc. Edinburgh: Earth Sci.* 77, 21-46.
- Upeniece, I., 1999. The sequence of disarticulation of *Asterolepis ornata* body and associated taphocenoses. *Ichthyolith Issues Special Publication* 5, 48-50.
- Upeniece, I., 2005. Types of sutural connections in juveniles and adults of the placoderm *Asterolepis ornata*. In Ivanov A., Young G. (eds). *Middle Palaeozoic Vertebrates of Laurussia: Relationships with Siberia, Kazakhstan, Asia and Gondwana. Ichthyolith Issues Special Publication, St.Petersburg* 9, 37-41.
- Upeniece, I., 2011. Palaeoecology and juvenile individuals of the Devonian placoderm and acanthodian fishes from Lode site, Latvia. *Disertationes geologicae Universitas Latviensis* Nr. 21, Rīga, 221. lpp.
- Vasiļkova, J., 2012. Bruņuzivs *Bothriolepis maxima* bruņu plātņu hidrodinamika viļņu un straumju ietekmē: aktuopaleontoloģiskā pieeja un modelēšana. *Acta Universitatis Latviensis* 789, 87-104.
- Vasiļkova, J., Lukševičs, E., Stinkulis, Ģ., Zupiņš, I., 2012. Taphonomy of the vertebrate bone beds from the Klūnas fossil site, Upper Devonian Tērvete Formation of Latvia. *Estonian Journal of Earth Sciences* 61(2), 105-119.
- Voorhies, M.R., 1969. Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *University of Wyoming Contributions to Geology Special Paper* 1, 1-69.
- Vorobyeva, E.I., 1962. Rizodontnye kisteperye ryby Glavnogo devonskogo polya SSSR. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta* 104, 1–108 (Russian).
- Vorobyeva, E.I., 1977. Morfologiya i osobennosti evolyutsii kisteperikh ryb. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta* 163, 1–240 (Russian).
- Vorobyeva, E.I., 1992. *The Problem of the Terrestrial Vertebrate Origin*. Nauka, Moscow, 344 pp.
- Worsley, D., Mørk, A., 2001. The environmental significance of the trace fossil *Rhizocorallium jenense* in the Lower Triassic of western Spitsbergen. *Polar Research* 20 (1), 37–48.

- Yanin, B.T., 1983. *Osnovy tafonomii*. Nedra, Moskva, 184 s (Russian).
- Yefremov, I. A., 1950. *Tafonomiya i geologicheskaya l'etopis'*. Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR, Moskva, 179 s (Russian).
- Zakharov, V.A., Meyen S.V., Otshev, V.G, Yanin, B.T., 1988. Tafonomitsheskije issledovaniya. In Menner, V.V., Makridin V.P. (eds), *Sovremennaya paleontologiya*. Nedra, Moskva, s. 416-434 (Russian).
- Zupiņš, I., 2003. Daivspurzivju (Sarcopterygii) tafonomijas īpatnības Lodes mālu karjerā. *Daba un Muzejs* 8, 114-116.
- Zupiņš, I., 2008. A new tristichopterid (Pisces, Sarcopterygii) from the Devonian of Latvia. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B*, 62 (1/2), 40-46.
- Zupiņš, I., 2009. Galvenā devona lauka osteolepiformu kārtas daivspurzivis (Sarcopterygii, Osteolepiformes). *Disertationes geologicae Universitas Latviensis* Nr. 11. Rīga, 124 lpp.
- Zupiņš, I., Lukševičs, E., Ozoliņa, I., Stūris, V., 2010. Jauni dati par Tērvetes svītas mugurkaulnieku kompleksu. Latvijas Universitātes 68. zinātniskā konference. *Ģeogrāfija, ģeoloģija, vides zinātne. Referātu tēzes*. LU Akadēmiskais apgāds, Rīga, 393-394.
- Žeiba, S., 1981. Shveteskaya svita. In Devon i karbon Pribaltiki. In Sorokin, V.S. (ed.), *Devoni karbon Pribaltiki*. Zinatne, Riga, s. 275–281 (Russian).
- Žeiba, S., Valiukevičius J. 1972. Novye dannye o famenskih konodontah yuzhnoj Pribaltiki. *Trudy Vysshyh Shkol Litovskoy SSR. Geogr. geol.* 9, 167-171 (Russian).

Nepublicētie avoti

- Gailīte, L., Kuršs V., Lukševiča, L., Lukševičs, E., Pomeranceva, R., Savvaitova, L., Stinkulis, Ģ., Zabele, A., 2000. Latvijas pamatiežu ģeoloģisko karšu apzīmējumi. Rokraksts. Valsts ģeoloģijas dienests, Rīga. 101 lpp.

Interneta resursi

www.mhdonline.sal.lv/files/bibliography/1808093344_hidrod_lekc.pdf A. Cēbera lekciju kursa "Teorētiskā hidrodinamika" ievadlekcijas. Skatīts 21.09.2012.

http://www.centennialofflight.gov/essay/Theories_of_Flight/coefficients/TH12G8.htm U.S. Centennial of Flight Comission. Essays. Skatīts 21.09.2012.



ISSN
ISBN