

DISERTATIONES GEOLOGICAE UNIVERSITATIS LATVIENSIS
Nr. 11

IVARS ZUPIŅŠ

**GALVENĀ DEVONA LAUKA
OSTEOLEPIFORMU KĀRTAS DAIVSPURZIVIS
(SARCOPTERYGII, OSTEOLEPIFORMES)**

DISERTĀCIJA

RĪGA 2009

DISERTATIONES GEOLOGICAE UNIVERSITATIS LATVIENSIS
Nr. 11

IVARS ZUPIŅŠ

**GALVENĀ DEVONA LAUKA
OSTEOLEPIFORMU KĀRTAS DAIVSPURZIVIS
(SARCOPTERYGII, OSTEOLEPIFORMES)**

DISERTĀCIJA

doktora grāda iegūšanai ģeoloģijas nozares
pamatiežu ģeoloģijas apakšnozarē

LATVIJAS UNIVERSITĀTE

Promocijas darbs izstrādāts

Latvijas Universitātes Ģeoloģijas nodaļas Pamatiežu ģeoloģijas katedrā no 2001. gada līdz 2009. gadam

Promocijas darba vadītājs:

Ervīns Lukševičs, profesors, Dr. ģeol. (Latvijas Universitāte)

Recenzenti:

Promocijas padomes sastāvs:

Vitālijs Zelčs, profesors, Dr. ģeol. – padomes priekšsēdētājs

Ervīns Lukševičs, profesors, Dr. ģeol. – padomes priekšsēdētāja vietnieks

Guntis Eberhards, emeritētais profesors, Dr. h. ģeog.

Laimdota Kalniņa, asoc. profesore, Dr. ģeog.

Māris Kļaviņš, profesors, Dr. h. ķīm.

Uldis Sedmalis, profesors, Dr. h. ķīm.

Padomes sekretārs:

Ģirts Stinkulis, Dr. ģeol.

Promocijas darbs pieņemts aizstāvēšanai ar LU Ģeoloģijas promocijas padomes gada
..... sēdes lēmumu nr. .../.....

Promocijas darba atklāta aizstāvēšana notiks LU Ģeoloģijas promocijas padomes sēdē
gada, Rīgā, Alberta ielā 10, Jāņa un Elfrīdas Rutku auditorijā (313. telpa).

Promocijas darba kopsavilkuma izdošanu ir finansējusi Latvijas Universitāte.

Ar promocijas darbu ir iespējams iepazīties Latvijas Universitātes Zinātniskajā bibliotēkā
Rīgā, Kalpaka bulvārī 4 un Latvijas Akadēmiskajā bibliotēkā Rīgā, Lielvārdes ielā 4.

Atsauksmes sūtīt: Dr. Ģirts Stinkulis, Latvijas Universitātes Ģeoloģijas nodaļa, Raiņa bulvāris
19, LV-1586, Rīga. Fakss: +371 6733 2704, e-pasts: Girts.Stinkulis@lu.lv

© Ivars Zupiņš

Latvijas Universitāte
www.lu.lv

ANOTĀCIJA

Revidēts osteolepiformu kārtas daivspurzivju taksonomiskais sastāvs un stratigrāfiskā izplatība Galvenā devona lauka (Austrumeiropas platformas ziemeļrietumu daļas) teritorijā. Kritiski izvērtēts morfoloģisko pazīmju kopums un sniegtas sugu precizētas diagnozes. Materiāla analīze liecina, ka darbā apskatāmajā teritorijā kārta pārstāvēta ar 16 sugām, kas pieder 9 ģintīm. Aprakstīta jauna tristihopterīdu suga *Eusthenopteron kurshi* sp. nov., izvērtējot osteolepiformu iespējamo pielietojamību devona nogulumu biostratigrāfijā, konstatēts, ka grupai ir zināma nozīme kā vienam no mugurkaulnieku faunas kompleksu elementiem līdzās biežāk pieejamam bruņuzivju un bezžokļu materiālam, ko pierāda korelācijas piemēri, salīdzinot Galvenā devona lauka, Skotijas un Centrālā devona lauka griezumus. Analizēti daivspurzivju tafonomijas aspekti īpaši pievēršoties Lodes mālu karjerā konstatēto fosiliju sakopojumu veidošanās apstākļiem.

ANNOTATION

The diversity and stratigraphical distribution of osteolepiform sarcopterygians from the Main Devonian Field (north-western part of the East European Platform) are analysed. Morphological characters have been critically evaluated and amended diagnoses are given. It is concluded that the order is represented by 16 species, which belong to 9 genera. A new species of tristichopterids, *Eusthenopteron kurshi* sp. nov., is described. Evaluation of the potential application of the osteolepiforms in biostratigraphy shows that the group has certain value as elements in Devonian vertebrate assemblages along with the more frequently available placoderm and agnathan material as approved by the correlation examples between the sequences of the Main Devonian Field, Scotland and the Central Devonian Field. Certain aspects of sarcopterygian taphonomy have been discussed paying special attention to the fossil accumulations in the Lode clay quarry and their formation conditions.

SATURS

IEVADS.....	7
1. OSTEOLEPIFORMU KĀRTAS RAKSTUROJUMS.....	14
1.1. Pētījumu vēsture un teritorijas raksturojums.....	14
1.2. Osteolepiformiem raksturīgās īpašības.....	20
1.3. Sistemātika.....	22
2. MATERIĀLS UN METODES.....	25
3. GALVENĀ DEVONA LAUKA OSTEOLEPIFORMU SISTEMĀTISKAIS APRAKSTS.....	30
TRISTICHOPTERIDAE.....	31
<i>Eusthenopteron</i>	31
<i>Jarvikina</i>	50
<i>Platycephalichthys</i>	52
OSTEOLEPIDIDAE.....	61
<i>Cryptolepis</i>	62
<i>Latvius</i>	69
<i>Osteolepis</i>	73
<i>Gyroptychius</i>	75
<i>Thursius</i>	83
<i>Glyptopomus</i>	86
Piezīmes par atsevišķām osteolepidīdu formām.....	89
4. OSTEOLEPIFORMU STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA, TO PIELIETOJAMĪBA BIOSTRATIGRĀFIJĀ UN PALEOBIOĢEOGRĀFISKIE ASPEKTI.....	91
5. DAIVSPURZIVJU TAFONOMIJAS ASPEKTI.....	100
SECINĀJUMI.....	111
LITERATŪRA.....	113

CONTENTS

INTRODUCTION.....	7
1. PRINCIPAL ASPECTS OF THE OSTEOLEPIFORM SARCOPTERYGIANS.....	14
1.1. History of research and characteristics of the study area.....	14
1.2. Characteristics of Osteolepiformes	20
1.3. Systematics.....	22
2. MATERIAL AND METHODS.....	25
3. SYSTEMATIC DESCRIPTION OF OSTEOLEPIFORMS OF THE MAIN DEVONIAN FIELD.....	30
TRISTICHOPTERIDAE.....	31
<i>Eusthenopteron</i>	31
<i>Jarvikina</i>	50
<i>Platycephalichthys</i>	52
OSTEOLEPIDIDAE.....	61
<i>Cryptolepis</i>	62
<i>Latvius</i>	69
<i>Osteolepis</i>	73
<i>Gyroptychius</i>	75
<i>Thursius</i>	83
<i>Glyptopomus</i>	86
Remarks on certain osteolepidid forms.....	89
4. STRATIGRAPHICAL DISTRIBUTION OF OSTEOLEPIFORMS, THEIR BIOSTRATIGRAPHICAL VALUE AND PALAEOBIOGEOGRAPHICAL ASPECTS.....	91
5. PECULIARITIES OF SARCOPTERYGIAN TAPHONOMY.....	100
CONCLUSIONS.....	111
REFERENCES.....	113

IEVADS

Veiktie pētījumi veltīti Galvenā devona lauka (Austrumeiropas platformas ziemeļrietumu daļas) osteolepiformu kārtas daivspurzivju izpētei. Apskatāmajā teritorijā devona ieži daudzviet ir sastopami dabīgajos atsegumos, kā arī derīgo izrakteņu ieguves vietās gandrīz visā Latvijas teritorijā, Igaunijas dienviddaļā, daļā Lietuvas un Baltkrievijas, Krievijā – Ļeņingradas, Pleskavas, Novgorodas, Tveras un Vologdas apgabalā. Ņemot vērā devona sistēmas iežu plašo izplatību Latvijā, tie ir nozīmīgs Latvijas ģeoloģiskās vēstures izpētes objekts. Daivspurzivis, tai skaitā osteolepiformi, bija būtiski faunas elementi tā laika biocenozēs.

Kārtas raksturojums un nozīmība. Osteolepiformu kārtā ietilpst divas dzimtas – osteolepidīdi (Osteolepididae) un tristihopterīdi (Tristichopteridae). Kopumā, atbilstoši pašreizējām zināšanām, osteolepiformu kārtā pārstāvēta ar 28 ģintīm. Novērota arī plaša to ģeogrāfiskā izplatība. Pirmie šīs grupas pārstāvji aprakstīti jau 19. gadsimta 30-os gados, kad publicēti pirmie dati par osteolepidīdiem no Skotijas. Šis laiks sakrīt arī ar devona sistēmas izdalīšanu Anglijā. Drīz vien parādās pirmie dati par osteolepiformiem piederošu atlieku atradumiem toreizējā Krievijas teritorijā. 19. gadsimta otrajā pusē aizsākas Skotijas un Kanādas tristihopterīdu izpēte (Egerton, 1861; Whiteaves, 1881; Hussakof, 1888). 20. gadsimta 30.-40. gados tiek publicēti dati par osteolepidīdiem no Baltijas (Gross, 1933, 1942; Paul, 1940).

Attiecībā uz citiem apgabaliem jāatzīmē vairāki ziņojumi par osteolepidīdiem un tristihopterīdiem no Turcijas (Janvier, Marcoux 1977; Janvier, 1983), Marokas (Janvier *et al.*, 1979; Lelièvre, Janvier, 1986) un Indijas (Gupta, Janvier, 1981). Daudzveidīga devona osteolepiformu fauna zināma no Austrālijas – *Gyroptychius? australis* (Young, Gorter, 1981); *Canowindra grossi* Thomson, 1973 (Thomson, 1973; Long, 1985b), *Beelarongia patrichae* (Long, 1987), *Marsdenichthys longioccipitus* (Long, 1985a), *Eusthenodon* cf. *wängsjöi*, *Yambira thomsoni* (Johanson, Ritchie, 2000; Johanson, 2004) un Antarktīdas – *Gyroptychius? antarcticus*, *Koharalepis jarviki* Young, Long & Ritchie, 1992, *Mahalalepis resima* Young, Long & Ritchie, 1992, *Platyethmoidia antarctica* Young, Long & Ritchie, 1992, *Vorobjevaia dolondon* Young, Long & Ritchie, 1992 (Young, 1991; Young *et al.*, 1992). Pateicoties materiāla izcilai saglabātībai, starp visdetalizētāk izpētītajiem osteolepidīdiem jāmin *Medoevia*

lata Lebedev, 1995 no Krievijas teritorijas (Lebedev, 1995a) un *Gogonasmus andrewsi* Rietuma Austrālijā (Long, 1985c, 1987; Long *et al.*, 1997). Līdzās daudzskaitlīgiem tristihopterīda *Eusthenopteron foordi* atradumiem Kanādā, no Ziemeļamerikas aprakstītas vairākas devona osteolepidīdu sugas: *Hyneria lindae* (Thomson, 1968), *Sterropterygion brandei* (Thomson, 1972), *Gyroptychius* sp. un *Litoptychus bryanti* (Schultze, Chorn, 1998).

Vissenākās līdz šim konstatētās osteolepiformu fosilijas Galvenā devona lauka teritorijā pieder Pērnavas svītas nogulumiem – tie ir osteolepidīdi *Thursius talsiensis* Vorobyeva, 1971, ? *Gyroptychius latvicus* Vorobyeva, 1981. Tristihopterīdu dzimtas osteolepiformi konstatēti tikai vēlajā devonā. Galvenā devona lauka teritorijā jaunākie osteolepiformi konstatēti Ketleru svītā (*Cryptolepis grossi*, *Glyptopomus ? bystrowi*), kamēr pēdējā tristihopterīdu pārstāvja – *Platycephalichthys skuenicus* – atliekas atrastas Tērvetes svītas iežos. Ārpus darbā apskatāmās teritorijas osteolepiformu atliekas konstatētas arī karbona (*Megalichthys hibberti*, ? *Megalichthys* sp., *Cladarosymblema narrienense*, *Geptolepis donensis*, *Greiserolepis tulensis*), kā arī agrā perma (*Ectosteorhachis nitidus*) nogulumos Rietumeiropā, Austrālijā un Ziemeļamerikā (Thomson, 1964; Zodrow *et al.*, 1989; Fox, Campbell, Barwick, Long, 1995; Vorobjova, Lebedev, 1986).

Jaunākie osteolepiformu filoģenēzes pētījumi (Ahlberg, Johanson, 1998) liecina par grupas parafilētisko izcelsmi, uz ko ticis norādīts jau agrāk (Lebedev, 1995a). Osteolepiformus interpretējot kā parafilētisku grupu attiecībā pret tetrapodiem – “sānzaru” tetrapodveidīgo (Tetrapodomorpha) filoģenētiskajā kokā, tos vienojošās īpašības, piemēram, spuru iekšējā skeleta, intrakraniālās locītavas uzbūve, hoānas (iekšējās nāss atveres) klātbūtne, uzskatāmas par šīs grupas un ‘elpistostegīdu’ + tetrapodu priekšteci raksturojošām simpleziomorfām (primitīvām) pazīmēm. Tai pat laikā morfoloģijas datu analīzes rezultāti liecina, ka sinapomorfās (specializētākas) tetrapodveidīgo pazīmes, kā, piemēram, ekstratemporālo kaulu un kosmīna zaudēšana, atsevišķu smadzeņu kapsulas rajonu un apakšžokļa pagarināšanās un proporciju izmaiņas, ir kopīgas ‘elpistostegīdu’ + tetrapodu grupai un tieši tristihopterīdiem. Turklāt ‘elpistostegīdu’ + tetrapodu, specializētāko augšdevona tristihopterīdu un vēl vienas daivspurzivju grupas – rizodontīdu, pārstāvju kopīgās īpašības liecina par paralēlām tendencēm, izmainoties morfoloģijai: izmēru palielināšanās, lielu zobu pāra attīstība apakšžokļa priekšējā galā, smadzeņu kapsulas priekšējās daļas pagarināšanās. Jāuzsver, ka senākos no līdz šim zināmajiem specializētajiem tristihopterīdiem pārstāv *Platycephalichthys*

ģints (Franas stāvs), kuras pārstāvju fosilijas atrodamas tikai Galvenā devona lauka teritorijā. Šie pētījumi, kuros izmantota kladistiskā pieeja, visai precīzi saskan arī ar agrākajiem priekšstatiem par osteolepiformu un pirmo tetrapodu tuvo radniecību. Par klasisku piemēru atzinumam par tetrapodu evolūciju, attīstoties no devona daivspurzivīm, kalpojīs tristihopterīds *Eusthenopteron foordi*, kura krūšu spuras iekšējā skeletā atpazīstami visiem tetrapodiem raksturīgie elementi: augšdelma kauls (*humerus*), elkoņa kauls (*ulna*), spieķa kauls (*radius*).

Tēmas aktualitāte un novitāte. Jau 19. gs. beigās J. Rohons aprakstījis lielā daļā Baltijas un Krievijas ziemeļrietumu apgabalos iegūtu materiālu (Rohon, 1889), kura piederība tristihopterīdiem un osteolepiformiem pierādīta turpmākajos Ē. Jarvika (Jarvik, 1937) un E. Vorobjovas (Vorobjova-Blohina, 1959; Vorobjova, 1962, 1977) veiktajos pētījumos. Turpmākajos gados arī R. Gross ievācis materiālu no devona nogulumiem Latvijā, un tā interpretācija parādās V. Grossa (Gross, 1933, 1936a, 1936b), Ē. Jarvika (Jarvik, 1937) un jau minētajās E. Vorobjovas publikācijās. 20. gs. 60-os un 70-os gados Vorobjova apkopojusi un izvērtējusi ziņas par jau zināmajām osteolepiformu sugām no šajā darbā apskatāmās teritorijas, kā arī sniegusi jaunu formu (*Gyroptychius elgae*, *Gyroptychius pauli*, *Thursius estonicus*, *Thursius talsiensis*), to skaitā *Platycephalichthys* ģints, aprakstus (Vorobjova-Blohina, 1959; Vorobjova, 1962, 1971, 1977). Šie Vorobjovas darbi ir plašākie un pēdējie pētījumi, kuros analizēti Galvenā devona lauka osteolepiformi. Jaunākais apkopjošais darbs par kārtas taksonomisko sastāvu, kā arī ģeogrāfisko un stratigrāfisko izplatību ir E. Vorobjovas 1977. gadā publicētā monogrāfija. Tajā apkopotie dati 1981. gadā papildināti ar divu jaunu sugu (? *Gyroptychius grossi*, *Gyroptychius latvicus*) aprakstiem (Vorobjova, 1981). Izņemot O. Lebedeva darbu (Lebedev, 1995b) pie divu sugu – *Cryptolepis grossi* un *Glyptopomus ? bystrowi* materiāla no Ketleru svītas, pētījumi šajā jomā pēdējo divdesmit gadu laikā nav veikti. Šie augstāk minētie darbi tad arī kalpojuši par pamata materiālu grupas taksonomiskā sastāva un izplatības izvērtēšanai promocijas darbā.

Pēdējās desmitgades laikā apstrādāti papildus *Platycephalichthys* paraugi no Ogres un Tērvetes svītas nogulumiem, kā arī iegūts jauns tristihopterīdu materiāls no Lodes mālu karjera (Gaujas reģionālais stāvs) – senākās no līdz šim zināmajām tristihopterīdu atliekām Galvenā devona lauka teritorijā un līdzās *Eusthenopteron foordi* (agrais Franass laikmets) otras senākās aiz *Tristichopterus alatus* no Skotijas Živetas stāva. Jāuzsver arī Lodes mālu karjerā

autora iegūtā materiāla augstā saglabāšanās pakāpe, t.sk. atrasts viens vesels skelets. Turklāt, no vairuma šajā atradnē iegūto paraugu ir iespējams gūt informāciju par ļoti smalku, trauslu struktūru uzbūvi, kas citos apstākļos parasti saglabājas ievērojami sliktāk vai nesaglabājas vispār. Darba izstrādei pieejamas agrākajos gados ievāktās un iepriekšējo pētījumu autoru izmantotās kolekcijas, kas glabājas Latvijas Dabas muzejā, Latvijas Universitātes Ģeoloģijas muzejā, Tallinas Tehniskās Universitātes Ģeoloģijas institūtā, Tartu Universitātes Ģeoloģijas muzejā, Upsalas Universitātes Evolūcijas muzejā un Zviedrijas Dabas Vēstures muzejā, Krievijas ZA Paleontoloģijas institūtā, Pēterburgas Valsts Universitātes Paleontoloģijas katedrā, Kopenhāgenas Universitātes Ģeoloģijas muzejā, Humbolta Universitātes Dabaszinātņu muzejā Berlīnē, Skotijas Karaliskajā muzejā, kā arī Dabas Vēstures muzejā Londonā.

Jāuzsver, ka darba ietvaros analizēts pilnīgi jauns autora vākts materiāls no Latvijas un Krievijas ziemeļrietumu daļas, īpaši atzīmējot materiālu no devona iežu atsegumiem Andomas kalnā (Krievija, Vologdas apgabals), kura paleoihtiofauna, tai skaitā arī daivspurzivju, nav tikusi detalizēti pētīta un raksturota.

Pētījumā izmantots doktoranta ievāktais materiāls, kopš 1996. gada veicot regulārus izrakumus Lodes mālu karjerā un piedaloties Latvijas Dabas muzeja organizētajos izrakumos devona nogulumu atsegumos pie Skujaines (1998. g.), Cieceres (2001. g.) un Lodes mālu karjerā (2001. g.), Krievijā (2001. g.-2005. g.). Piedalīšanās Latvijas Universitātes un Pēterburgas Universitātes kopīgi organizētajā ekspedīcijā Pleskavas un Ļeņingradas apgabalā, iepazīstoties ar devona nogulumu atsegumiem un ievācot materiālu Veļikajas un Oreģežas upes krastos un atsevišķās derīgo izraktnu ieguves vietās (2000. g.) un Galvenā devona lauka ZA apgabalā – vidus- un augšdevona atsegumos Krievijā Vologdas apgabalā pie Oņegas ezera (2002. g. - 2005. g.), sniegusi priekšstatu par devona nogulumu sastāvu, sedimentācijas īpatnībām un fosīlās faunas kompleksiem Galvenā devona lauka teritorijā ārpus Latvijas. Kopumā pētījumā izmantoti 482 fosiliju paraugi.

Agrākajos pētījumos bijis pieejams tikai ļoti fragmentārs materiāls; visas zināmās Galvenā devona lauka tristihopterīdu sugas pārstāvētas ar atsevišķiem apakšžokļa, smadzeņu kapsulas un tās dermālā pārsega un vaiga plātnes elementu fragmentāriem paraugiem, kas gan joprojām lielā mērā ierobežo iespējas iegūt pilnīgāku informāciju par šo sugu morfoloģiju. Osteolepidīdu materiāls ir vēl nepilnīgāks, un tā identifikāciju pat ģinšu līmenī bieži vien

ievērojami apgrūtina fakts, ka ģinšu diagnozes balstītas uz veselu īpatņu fosiliju aprakstu (spuru izvietojuma, astes formas u.c. pazīmēm).

Tomēr, izvērtējot jaunākos pētījumus par devona osteolepiformu un īpaši tristihopterīdu iekšsugas mainību un pazīmju izmaiņām īpatņiem augot (Jarvik, 1985; Schultze, 1984), ir vērts pārskatīt pieejamo informāciju par šīs teritorijas tristihopterīdu morfoloģiju, novērtējot dažādu pazīmju pielietojamību sugu atšķiršanai. Ņemot vērā augstāk minēto pētījumu rezultātus, kas liecina par tristihopterīdu tuvu radniecību ar pirmo tetrapodu senčiem, tristihopterīdu pētījumi izraisa interesi tetrapodu un tetrapodveidīgo evolūcijas gaitas rekonstruēšanas kontekstā. Darba rezultāti ir noderīgi turpmākiem plašākiem pētījumiem par osteolepiformu evolūciju.

Augstāk minētais ļauj formulēt sekojošu **promocijas darba mērķi**: veikt Galvenā devona lauka osteolepiformu kārtas daivspurzivju monogrāfisko izpēti, izzināt osteolepiformu stratigrāfisko un ģeogrāfisko izplatību, un to fosilo atlieku uzkrāšanās apstākļus devona paleobaseinā.

Mērķa sasniegšanai veicami sekojoši **uzdevumi**:

- iepazīties ar vairāku Eiropas dabaszinātņu muzeju kolekcijās glabājošos fosilo materiālu, kas iegūts promocijas darbā apskatāmajā teritorijā, kā arī turpināt jauna materiāla ievākšanu;
- izvērtēt dažādu morfoloģisko pazīmju pielietojumu osteolepiformu sistemātikā, sniedzot Galvenā devona lauka tristihopterīdu papildinātās diagnozes;
- veikt osteolepiformu kārtas taksonomiskā sastāva revīziju, precizēt jau agrāk zināmo sugu aprakstus un papildināt tos ar informāciju, ko sniedz jauniegūtie paraugi;
- detalizēti izpētīt jauno, Lodes mālu karjerā iegūto tristihopterīdu materiālu un noteikt tā sistemātisko piederību;
- salīdzināt Galvenā devona lauka un blakusreģionu (Skotijas, Grenlandes u.c.) osteolepiformu materiālu;
- izvērtēt grupas iespējamo nozīmi biostratigrāfijā;
- raksturot osteolepiformu kārtas daivspurzivju tafonomijas aspektus;
- apkopot, papildināt un izvērtēt datus par formu ģeogrāfisko un stratigrāfisko izplatību.

Aizstāvēšanai izvirzāmās tēzes.

1. Veicot osteolepiformo daivspurzivju monogrāfisko izpēti, sniedzot jaunās tristihopterīdu sugas aprakstu un izvērtējot pieejamo materiālu par agrāk aprakstīto taksonu izdalīšanas pamatotību, ir izdevies precizēt osteolepiformu taksonomisko sastāvu Galvenajā devona laukā. Noskaidrots, ka apskatāmajā teritorijā osteolepiformu kārtā ir pārstāvēta ar 16 sugām, kas pieder 9 ģintīm. Noskaidrots, ka *Latvius obrutus* Vorobyeva nepieder apskatāmajai kārtai. Izdalīta jauna tristihopterīdu suga.
2. Starp Galvenā devona lauka osteolepiformiem ir formas, kas morfoloģiski līdzīgas tādu paleoģeogrāfiski netālu teritoriju kā Skotijas paleofaunas pārstāvjiem, kas nosaka to, ka pētītajai grupai varētu būt zināma nozīme biostratigrāfijā. Tomēr osteolepiformās zivis nevar tikt plaši izmantotas biostratigrāfijā, jo to atliekas lielāloties atrodamas ļoti reti, un materiāls parasti ir visai fragmentārs.
3. Daivspurzivju fosilo atlieku sakopojumu veidošanās tafonomiskās analīzes rezultāti liecina, ka daivspurzivju atlieku saglabāšanos nosaka ne vien nogulu sedimentācijas apstākļi, bet arī zivju morfoloģiskās – kaulu savienojumu – īpatnības.

Rezultātu aprobācija. Veikto pētījumu rezultāti un atsevišķas tēzes ir aprobētas vairākās starptautiskās konferencēs: Mugurkaulnieku paleontoloģijas un salīdzināmās anatomijas 46. simpozijā (Bornmuta, Lielbritānija, 1998), Vīmana konferencē (Upsala, 2000), Obručeva simpozijā (Maskava, 2001), Piektajā Baltijas stratigrāfijas konferencē (Viļņa, 2002), Otrajā V.Grosa simpozijā – Paleoihtioloģijas sasniegumi (Rīga, 2003), iekļaujoties starptautiska pētījumu projekta (IGCP Nr. 491 – “Viduspaleozoja mugurkaulnieku bioģeogrāfija, paleoģeogrāfija un klimats”) darbā, IGCP 491 projekta konferencē “Laurāzijas viduspaleozoja mugurkaulnieki” (Sanktpēterburga, 2005), Septītajā Baltijas stratigrāfijas konferencē (Tallina, 2008), kā arī trijās LU zinātniskajās konferencēs. Pētījuma galvenie rezultāti atspoguļoti 8 publikācijās (6 – ar līdzautoriem).

Publicētās tēzes un autora publikācijas par disertācijas darba tēmu pievienotas promocijas darbam atsevišķā iesējumā.

PATEICĪBAS. Promocijas darbs izstrādāts ar Latvijas Zinātnes padomes doktorantūras atbalsta granta finansiālu palīdzību (nr. Z 688-110 “Galvenā devona lauka daivspurzivju (Sarcopterygii, Osteolepiformes) revīzija, stratigrāfiskā un ģeogrāfiskā izplatība”). Pētījumu laikā veiktie izrakumi un komandējumu izdevumi, strādājot ar osteolepiformu kolekcijām ārvalstu muzejos un prezentējot rezultātus starptautiskās konferencēs, finansēti arī ar LZP pētījumu grantu (LZP grantu 01.0089 “Galvenā devona lauka vēlā Živetas – agrā Franas laikmeta biotas rekonstrukcija” (1999. - 2001.); LZP grantu 02.0871 “Baltijas devona mugurkaulnieku izpēte un agrīno četrkāju evolūcijas paleoģeogrāfiskie un paleoekoloģiskie aspekti” (2002. - 2004.); LZP grantu 05.1506 “Paleoģeogrāfiskie apstākļi un vides izmaiņas Baltijas paleobasēnā viduspaleozojā” (2005.-2008.)), kā arī Latvijas Dabas muzeja un Latvijas Universitātes finansiālu atbalstu, nodrošinot iespēju veikt materiālu vākšanu un osteolepiformu kolekciju izpēti muzejos ārpus Latvijas. Pētījumus atbalstījis Eiropas Sociālais fonds (ESF) (projekts W-ESS3-007).

Autors pateicas Dr. E. Kurikai (Tallinas Tehniskās universitātes Ģeoloģijas institūts), Dr. O. Ļebedevam un Dr. O. Afanasjevai (Krievijas ZA Paleontoloģijas institūts), Dr. A. Ivanovam (Sanktpēterburgas Universitāte), M. Isakarai (Tartu Universitātes, Ģeoloģijas muzejs), Prof. H. Šulcem (Berlīnes Dabaszinātņu muzeja Paleontoloģijas institūts), R. Peitonei (Skotijas Nacionālais muzejs), Dr. P. Forijam (Londonas Dabas muzejs) par piekļuvi kolekcijām, kuras satur promocijas darbā analizēto osteolepiformu materiālu. Dr. A. Ivanovam īpašs paldies par viesmīlību, organizējot kopīgos Sanktpēterburgas Universitātes, Latvijas Universitātes un Latvijas Dabas muzeja izrakumus Andomas kalnā Krievijā.

Liela pateicība promocijas darba vadītājam Dr. E. Lukševičam par padomiem un konsultācijām darba izstrādes laikā un Dr. Ģ. Stinkulim par ieteikumiem manuskripta uzlabošanā. Autors pateicas Dr. E. Kurikai par V. Paula publikācijas tulkojumu no igauņu valodas.

ATSLĒGAS VĀRDI: mugurkaulnieki, taksonomija, biostratigrāfija, tafonomija.

1. OSTEOLEPIFORMU KĀRTAS RAKSTUROJUMS

Osteolepiformu fosilijas konstatētas tagadējā Ziemeļamerikas, Grenlandes, Eiropas, Austrālijas un Antarktīdas teritorijā. Turpmāk piedāvāts arī ārpus Galvenā devona lauka teritorijas atrastā osteolepiformu materiāla īss raksturojums, jo ziņas par atsevišķām formām ir būtiskas, interpretējot darbā apskatāmo materiālu, kā arī, lai sniegtu priekšstatu par grupas daudzveidību, izvērtējot noderību biostratigrāfijā.

1.1. Pētījumu vēsture un teritorijas raksturojums

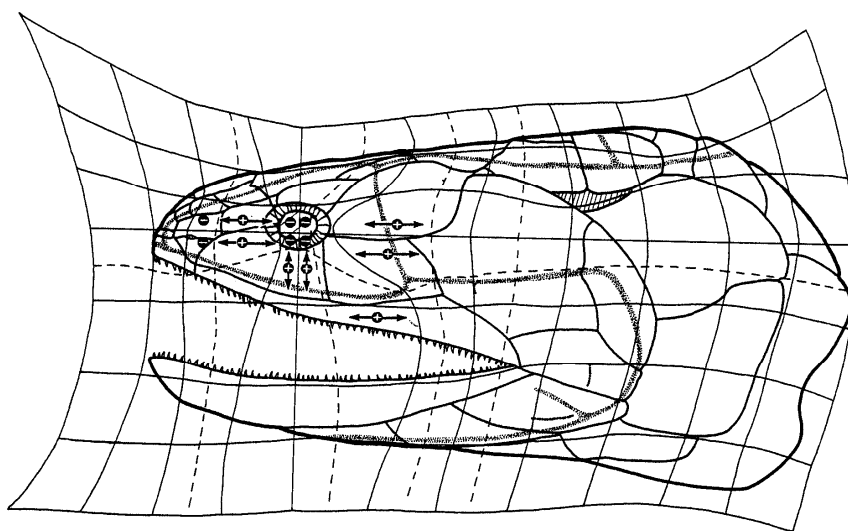
1861. gadā P. Egertons sniedz *Tristichopterus alatus* aprakstu (Egerton, 1861). Autora rīcībā bijuši tikai divi eksemplāri: paraugs, kurā saglabājusies ķermeņa aizmugurējā daļa, ļāvis samērā detalizēti aprakstīt šīs daļas proporcijas, kā arī ass un spuru skeleta uzbūvi. Nepilnīga informācija par galvas skeleta uzbūvi iegūta no otra parauga, kurā tas saglabājies, galvenokārt, kā nospiedums iezī, ļaujot gūt priekšstatu par kaulu formu un ornamentējuma īpatnībām.

Vēlāk, iegūstot papildus materiālu, sniegts detalizētāks galvas skeleta uzbūves apraksts, pievērsta uzmanība arī sistemātikas jautājumiem (Traquair, 1875; Jarvik, 1950a), kā arī papildinātas un apkopotas zināšanas par mugurkaula un spuru skeleta uzbūvi (Andrews, Westoll, 1970 a, 1970b).

Hronoloģiski visnenāk aprakstīts osteolepiformu materiāls no Skotijas, uz kura pamata jau 19. gs. pirmajā pusē izdalītas vairākas plaši zināmas osteolepidīdu sugas – *Osteolepis macrolepidotus*, *Thursius macrolepidotus* un *Gyroptychius agassizi*. Labi saglabājušies veseli skeleti ļāvuši detalizēti raksturot šo un dažu citu radniecīgu formu uzbūvi apkopojošā publikācijā par Skotijas osteolepiformiem (Jarvik, 1948). Lielais Skotijas materiāla daudzums ļāvis apzināt arī iekšsugas mainību vairākām osteolepidīdu sugām (Säve-Söderbergh, 1941; Graham-Smith, 1978).

1881. gadā no Miguašas atradnes (augšdevons, Kanāda) aprakstīta pirmā *Eusthenopteron* suga – *E. foordi* (Whiteaves, 1881). Tagad lielāko dabas vēstures muzeju kolekcijās glabājas vairāk nekā 2000 šīs sugas fosiliju (Parent, Cloutier, 1996). Lielais paraugu skaits un to izcilā saglabāšanās pakāpe ļāvusi detalizēti iepazīties ar šīs sugas morfoloģiju, un to pamatoti var

uzskatīt par vislabāk izpētīto paleozoja zivi, kā tas atzīmēts vairākās publikācijās. Vairāki desmiti publikāciju veltīti dažādiem *E. foordi* uzbūves un iespējamo filoģenētisko attiecību aprakstam (piemēram, Jarvik, 1942, 1944a, 1944b, 1996; Andrews, Westoll, 1970a). Samērā pilnīgs *E. foordi* veltīto publikāciju saraksts atrodams R. Klotjē rakstā (Coutier, 1996), kurā, norādot lektotipu un paratipus, sniegta arī ģints un sugas papildinātā diagnoze. Kā nozīmīgākie datu apkopojumi minami Ē. Jarvika darbi (Jarvik, 1980, 1996). Lielais materiāla apjoms, kurā pārstāvēti dažāda izmēra (tātad, atbilstoši arī dažāda vecuma) eksemplāri, devis iespēju izsekot ķermeņa un atsevišķu tā daļu proporciju maiņai, zivij augot, un noskaidrot likumsakarības, kādām šīs izmaiņas pakļautas (Thomson, Hahn, 1968; Jarvik, 1980; Schultze, 1984). Tas ļāvis noskaidrot atsevišķu kvantitatīvo (plastisko) pazīmju pielietojamību sugu izdalīšanā un sniedz zināmu priekšstatu par iekšsugas mainību (Andrews, Westoll, 1970a, Fig. 3; Jarvik, 1944a, Fig. 5, 1985). Novērots, ka galvas skeleta gadījumā augšana notiek alometriski, turpretim spuru novietojums attiecībā pret ķermeņa galējiem punktiem augšanas laikā nemainās. Būtiskas izmaiņas saistītas ar acs orbītas diametra samazināšanos attiecībā pret citu galvas skeleta elementu parametriem (1.1. attēls), ko rada vaiga plātnes preorbitālo un postorbitālo kaulu pastiprināta augšana (Schultze, 1984). Šiem pētījumu rezultātiem ir būtiska nozīme, izvērtējot sugu diferencēšanai izmantojamās pazīmes, kas ir viens no šā darba uzdevumiem.



1.1. attēls. *Eusthenopteron foordi* galvas skeleta atsevišķu daļu atšķirīga augšanas ātruma radītās izmaiņas (Schultze, 1984).

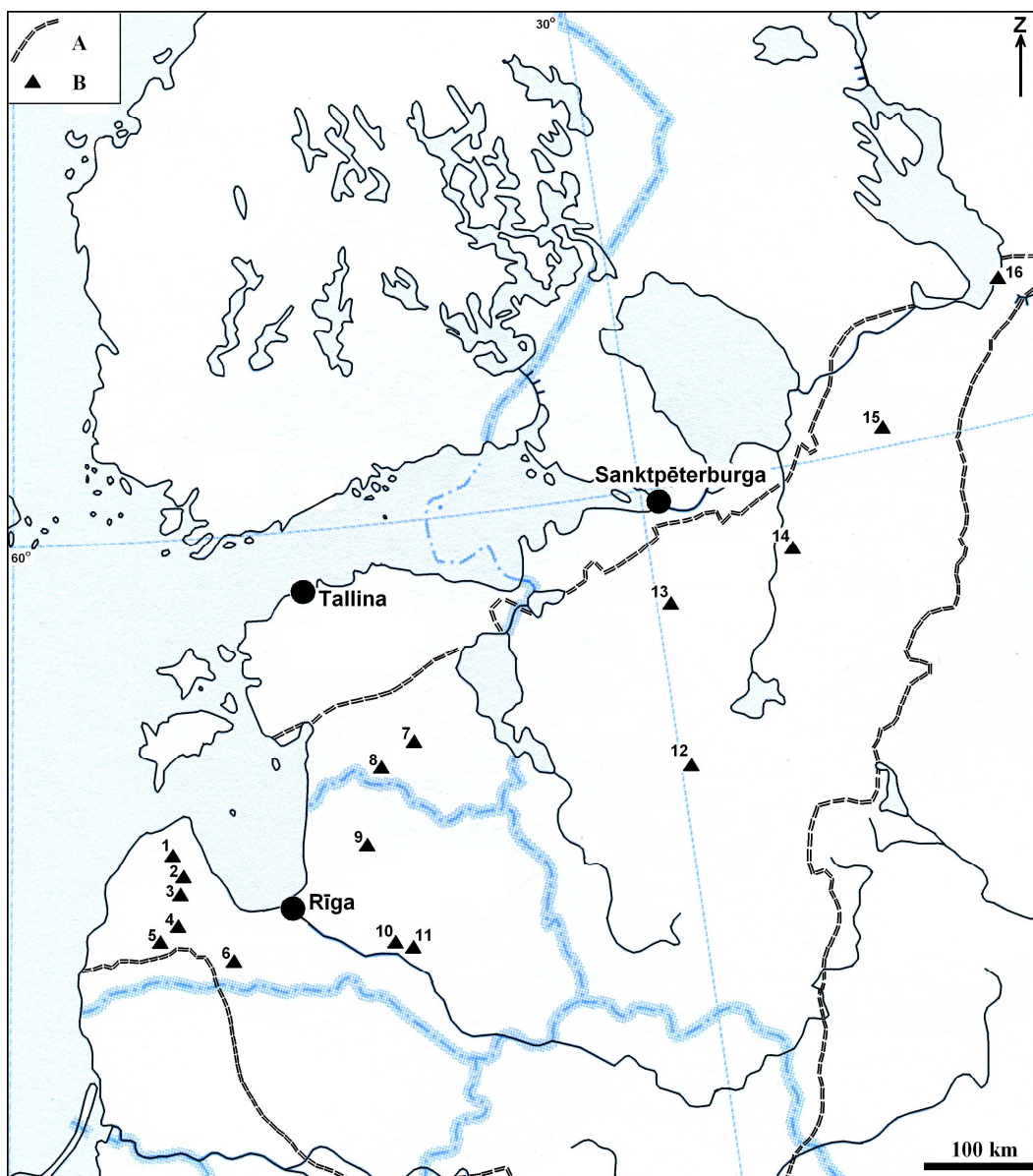
Apzīmējumi: + - notikusi izmēra palielināšanās; - - notikusi izmēra samazināšanās.

Figure 1.1. Transformation of the head proportions in *Eusthenopteron foordi* due to differential growth rates (Schultze, 1984).

Symbols: + - increase of relative size; - - decrease of relative size.

Diskusijas izraisījis jautājums, vai pastāv pietiekami būtiskas atšķirības starp senāko - *Tristichopterus* un J. Vitīvsa (*Whiteaves*) izdalīto "jauno" - *Eusthenopteron* ģinti. Pēc iepazīšanās ar materiālu R. Traquair apstiprina divas no četrām Vitīvsa sākotnēji norādītajām *Eusthenopteron* ģintij tipiskajām pazīmēm – *Eusthenopteron* astes spuras izteiktāko vertikālo simetriju un šai ģintij raksturīgās zobu šķautnes (Traquair, 1890). Vēlāk Jarviks (Jarvik, 1937) norāda, ka *Eusthenopteron* zobu forma var būt ļoti dažāda. Pat vienam un tam pašam īpatnim zobi var būt gan ar, gan bez šķautnēm. Taču Jarviks piedāvā izmantot frontoetmoidālā un postparietālā vairoga garuma attiecību kā ģints līmeņa pazīmi. Novērots, ka *Tristichopterus* šī attiecība ir 1.4, turpretī *Eusthenopteron* – 1.7 – 1.85 (Jarvik, 1937, 1950b). Tomēr, vienā no saviem jaunākajiem darbiem Jarviks šīs pazīmes nozīmību apšaubā (Jarvik, 1985). Astes spuras proporciju atšķirību būtiskums līdz šim nav ticis apšaubīts. *Tristichopterus* astes spuras dorsālā (epihordālā) daiva veido 1/3 spuras augstuma, *Eusthenopteron foordi* – 4/7. Arī jaunākajās publikācijās šī ir atzīmēta kā vienīgā pazīme abu ģinšu atšķiršanai (Ahlberg, Johanson, 1997). No senākajām tristihopterīdu formām šīs tad arī ir vienīgās divas sugas, kurām zināmas astes spuras proporcijas, un pazīmes mainību ģints robežās patreiz nav iespējams noteikt. Vairākos darbos (Traquair, 1890; Jarvik, 1937, 1985; Andrews, Westoll, 1970b) norādīts, ka augstāk minētās atšķirības, iespējams, nav pietiekami būtiskas, lai tiktu izmantotas kā kritērijs ģinšu atšķiršanai. Atzīmēts, ka patreiz pieejamais materiāls, kas ir samērā slikti saglabājušies paraugi, neļauj iegūt papildus pierādījumus viedoklim, ka ir pamats saglabāt divas atsevišķas ģintis.

Pētījumi veltīti Galvenā devona lauka osteolepiformu kārtas daivspurzivju daudzveidības, stratigrāfiskās un ģeogrāfiskās izplatības noskaidrošanai. Apskatāmajā teritorijā devona ieži daudzviet ir sastopami dabīgajos atsegumos un derīgo izrakteņu ieguves vietās gandrīz visā Latvijas teritorijā, Igaunijas dienviddaļā, daļā Lietuvas un Baltkrievijas, Krievijā – Ļeņingradas, Pleskavas, Novgorodas, Tveras un Vologdas apgabalā. Neliela daļa pētījumā izmantoto paraugu iegūta no urbumu seržu materiāla (1.2. attēls). Jāpiezīmē, ka Famenas laikmeta nogulumu atsegumos izplatīti salīdzinoši nelielā platībā – galvenokārt Latvijas dienvidrietumu daļā. Sakarā ar devona sistēmas iežu plašo izplatību gan Latvijā, gan pārējā Austrumeiropas platformas ziemeļrietumu daļā, tie ir nozīmīgs šīs teritorijas ģeoloģiskās vēstures izpētes objekts.



1.2. attēls. Izmantotā osteolepiformu materiāla ievākšanas vietas.

Apzīmējumi: A – Galvenā devona lauka robeža; B – fosiliju atradne, 1 – Ģibzde (Burtnieku/Gaujas reģionālais stāvs), 2 – Talsu 55.urbums (intervāls, kas atbilst Narvas reģionālajam stāvam), 3 –Langsēdes atsegums (Pamūšas reģionālais stāvs), 4 – Pavāru atsegums (Ketleru reģionālais stāvs), 5 – Ketleru atsegums (Ketleru reģionālais stāvs), 6 – Klūnu atsegums (Švētes reģionālais stāvs), 7 – Tammes atsegums (Arukilas reģionālais stāvs), 8 – Karksi atsegums (Burtnieku reģionālais stāvs), 9 – Lodes mālu karjers (Gaujas reģionālais stāvs), 10 – Kokneses atsegums (Pļaviņu reģionālais stāvs), 11 – Pastamuižas atsegums (Amatas reģionālais stāvs), 12 – Luka, Lovates upe (Sņežas reģionālais stāvs), 13 – Jam-Tjosova, Oredežas upe (Amatas reģionālais stāvs), 14 – Stolbova, Sjasas upe (Daugavas reģionālais stāvs), 15 – Ojaņas upe (Pļaviņu reģionālais stāvs), 16 – Andomas kalns (Pļaviņu reģionālais stāvs).

Figure 1.2. Localities of the examined osteolepiform material.

Abbreviations: A – border of the Main Devonian Field; B – fossil locality, 1 – Ģibzde (Burtnieki/Gauja regional Stages - RS), 2 – Talsi borehole no. 55 (interval of the Narva RS), 3 –Langsēde outcrop (Pamūšis RS), 4 – Pavāri outcrop (Ketleri RS), 5 – Ketleri outcrop (Ketleri RS), 6 – Klūnas outcrop (Švēte RS), 7 – Tamme outcrop (Arukūla RS), 8 – Karksi outcrop (Burtnieki RS), 9 – Lodes clay quarry (Gauja RS), 10 – Koknese outcrop

(Pļaviņas RS), 11 – Pastamuiža outcrop (Amata RS), 12 – Luka, Lovat' River (Snezha RS), 13 – Yam-Tesovo, Oredezh River (Amata RS), 14 – Stolbovo, Syas' River (Daugava RS), 15 – Ojat' River (Pļaviņas RS), 16 – Andoma Hill (Pļaviņas RS).

Pirmās drošās ziņas par tristihopterīdu dzimtas zivju fosilijām no darbā apskatāmās teritorijas parādās 20. gs. 30-tajos gados. Izvērtējot paraugus, kurus H. Trautšolds (*Trautschold*), J. Rohons (*Rohon*) un A. Vudvards (*Woodward*) jau 19. gs. beigās aprakstījuši kā *Cricodus wenjukowi*, *Polyplocodus wenjukowi*, *Dendrodus biporcatus*, Jarviks secina, ka minētās formas attiecināmas uz *Eusthenopteron* ģinti un apvieno tās zem nosaukuma *Eusthenopteron wenjukowi* (Jarvik, 1937).

Līdzīga ir arī osteolepidīdu izpētes vēsture – E. Eihvalds 1860. gadā apraksta *Osteolepis fischeri*, ko E. Vorobjova vēlāk attiecina uz *Thursius* ģinti. Igaunņu ģeologs V. Pauls apraksta osteolepidīdu materiālu no vidusdevona nogulumiem Igaunijā. Šī forma vēlāk aprakstīta kā *Gyroptychius pauli* (Vorobjova, 1977). V. Gross savdabīga zvīņas ornamentējuma dēļ izdala jaunu *Osteolepis* sugu: *O. striata* (Gross, 1942).

No Pļaviņu svītas nogulumu atsegumiem pie Kokneses V. Gross apraksta materiālu, kuru sākotnēji attiecina uz jau zināmo *Eusthenopteron foordi* (Gross, 1933, 1936a). Iegūti fragmentāri apakšžokļa un smadzeņu kapsulas etmosfenoidālā nodalījuma paraugi. Vēlāk Jarviks, iepazīstoties ar šo materiālu, saskata būtiskas īpatnības etmosfenoidālā vairoga un lemeškaula uzbūvē un izdala jaunu *Eusthenopteron* sugu – *E. saeve-soederberghi* (Jarvik, 1937). Turpmākajos gados *E. saeve-soederberghi* materiālu izdodas nedaudz papildināt (Jarvik, 1944a, 1944b). Interesanti, ka atrodas arī sugas holotipa – smadzeņu kapsulas etmosfenoidālā nodalījuma, iepriekš trūkusī priekšējā daļa (Jarvik, 1942, Fig. 62 A, 1980, 213. lpp.), kas ļāva rekonstruēt šo struktūru pilnībā (Jarvik 1944a, Fig. 19 A).

No Kokneses zināma arī V. Grossa 1933. gadā aprakstīta osteolepidīdu suga, kas tagad pazīstama ar nosaukumu *Latvius grewingki*. Šo ģinti savā 1948. gada monogrāfijā par osteolepidīdiem izdalījis Ē. Jarviks (Jarvik, 1948).

Aptuveni tajā pašā laikā tiek ziņots par jaunu *Eusthenopteron* materiālu no Skotijas – *E. traquairi* un *E.? traquairi* (Westoll, 1937, 1940). Aprakstam izmantoti vairāki smadzeņu kapsulas pārsega paraugi. Jarviks, apskatot Skotijas osteolepiformus (Jarvik, 1950b), norāda, ka visticamāk *E.? traquairi* materiāls atbilst *E.? dalgleisiensis*, kura reinterpretācija sniegta, pamatojoties uz materiālu, kas 19. gs. otrās puses un 20. gs. sākuma publikācijās aprakstīts kā *Diplopterus dalgleisiensis*, *?Glyptolaemus kinnairdi*, *Glyptopomus kinnairdi*, *Gyroptychius*

heddlei. E.? dalgleisiensis raksturīgs liela garuma etmosfenoidālais vairogs un aizacs kauls (*postorbitale*).

Tikusi pievērsta uzmanība arī zobu mikroskopiskajai uzbūvei (Bystrow, 1939; Schultze, 1991). Poliplokodontā tipa zobos tā pamatnes kaulaudi (osteodontīns) ieauguši starp dentīna primārajām krokām. Eustenodontā tipa zobos šie audi lielā mērā aizpilda arī pulpas dobumu.

Austrumgrenlandē iegūts materiāls, kas ļāvis izdalīt jaunu ģinti – *Eusthenodon* (Jarvik, 1952). Jaunajai ģintij raksturīgi, ka aizacs kauls (*postorbitale*) un vaiga kauls (*jugale*) (atšķirībā no *Eusthenopteron* un *Tristichopterus*) neveido acs orbītas aizmugurējo malu. Lai gan novērota atsevišķu pazīmju variēšana (Jarvik, 1985), vairāku sugu izdalīšana netiek uzskatīta par pamatotu, un ģints joprojām ir monotipiska - pārstāvēta ar vienīgo sugu *Eusthenodon wangsjoei*. Tiesa gan, 90-to gadu darbos par mugurkaulnieku kompleksu no Andrejevkas-2 atradnes Centrālā devona lauka teritorijā (Tulas apgabalā) minētas *Eusthenodon* sp. n. atliekas (Lebedev, 1992; Alekseev *et al.*, 1994), bet detalizēts materiāla apraksts līdz šim nav publicēts.

Sākotnēji Vorobjova savā pētījumā par PSRS teritorijā atrodamajiem rizodontīdiem (Vorobjova, 1960, 1962) *Eusthenodon* ģintij pieskaita augstāk minēto *Eusthenopteron wenjukowi*, taču vēlāk nonāk pie secinājuma, ka šī suga izdalāma atsevišķā ģintī - *Jarvikina* (Vorobjova, 1977). Minētie Vorobjovas darbi tad arī ir plašākie pētījumi par Galvenā devona lauka osteolepiformiem, tai skaitā, tristihopterīdiem. Tajos apkopotas ziņas par zināmajām un augstāk jau minētajām tristihopterīdu sugām no šī reģiona, kā arī aprakstītas jaunas formas: vēl viena *Eusthenopteron* suga – *E. obruchevi* un dažus gadus agrāk izdalītajā specializētu tristihopterīdu ģintī *Platycephalichthys* (Vorobjova-Blohina, 1959) papildus jau aprakstītajām sugām *P. bischoffi* un *P. rohoni* raksturota jauna – *P. skuenicus*. Uz *P. rohoni* attiecināts viens no Rohona aprakstītajiem un zīmētajiem paraugiem (Rohon, 1889, Pl. I Fig. 6).

1971. gadā publicēts jauna osteolepidīda *Thursius talsiensis* apraksts (Vorobjova, 1971), kam par pamatu kalpo paraugs no urbuma serdes, kas iegūta Talsu tuvumā. Labi saglabājusies ķermeņa priekšējā daļa – bijis iespējams aprakstīt gandrīz visu galvas uzbūvi, kā arī nelielu daļu zvīņojuma.

1981. gadā Galvenā devona lauka osteolepidīdu sugu sarakstu papildina divas jaunas sugas – ? *Gyroptychius grossi*, *Gyroptychius latvicus* (Vorobjova, 1981). Pavisam nesen tikusi publicēta osteolepidīdu ģints *Megadonichthys* diagnoze (Vorobjova, 2004).

Pēdējos gados ziņots par divu tristihopterīdu formu konstatēšanu augšdevona nogulumos Beļģijā (Clement, 2001, 2002). Viena no formām ļoti līdzinās *Eusthenodon waengsjoei*, otrai vērojamas gan *Eusthenodon*, gan *Platycephalichthys* pazīmes. Ar zināmām šaubām uz *Eusthenodon* ģinti attiecināts arī materiāls no augšdevona nogulumiem Austrālijā (Young, 1993).

No Grenlandes augšdevona nogulumiem aprakstīta vēl viena savdabīga forma - *Spodichthys buetleri*, kurai raksturīgs zems un plats kleitruma, tālu uz priekšu izvirzīts kleitruma ventrālais izaugums, salīdzinoši īss apakšžoklis, kā arī savdabīgas smadzeņu kapsulas proporcijas (Jarvik, 1985). Tomēr tristihopterīdiem raksturīgā zvīņu forma un kaulu ornamentējuma iezīmes nepārprotami norāda uz jaunās formas piederību šai dzimtai.

Lai tristihopterīdu dzimtas izplatības un sastāva uzskaitījums būtu pilnīgs, jāmin arī divas monotipiskas ģintis no augšdevona Famenas stāva nogulumiem Austrālijā – *Mandageria* un *Cabonnichthys* (Johanson, Ahlberg, 1997; Ahlberg, Johanson, 1997). Ziņots arī par atsevišķiem tristihopterīdu dzimtas zivju fosiliju atradumiem Marokā (Ahlberg, Johanson, 1997) un Antarktīdā (Young *et al.*, 1992). Iespējams, Tristichopteridae dzimtai pieskaitāma arī *Hyneria* (Franas stāvs, ASV) (Johanson, Ahlberg, 1997).

1.2. Osteolepiformiem raksturīgās īpašības

Osteolepididae

Viedoklis, ka osteolepidīdi nav monofilētiska grupa, pastāvējis jau ilgāku laiku (Lebedev, 1995a, Cloutier, Ahlberg, 1996), ko apstiprina arī paši jaunākie kladistiskās analīzes rezultāti (Ahlberg, Johanson, 1998).

Tomēr kārtas ietvaros ir vairākas pazīmes, kas osteolepidīdus ļauj nodalīt no tristihopterīdiem (Jarvik, 1980; Janvier, 1996):

- zvīņām raksturīga rombiska forma, viscerālajā virsmā visā garumā stiepjas labi izteikts valnītis;
- osteolepidīdiem parasimfizālā zobu plātne ir plata – tā plešas no simfīzes līdz priekšējam koronoīdam;
- ekstratemporālā kaula klātbūtne osteolepidīdu galvas dermālajā skeletā.

Osteolepidītu pētījumos daudz uzmanības ticis pievērsts īpašam kaulaudu klājumam – kosmīnam, kas sedz dermālos kaulus un zvīņas (Thomson, 1975; Meinke, 1984; Borgen, 1989). Pētot poru un kanālu sistēmu, kas caurauž kosmīna slāni, tikusi izvirzīta hipotēze, ka tai ir bijusi elektrosensīvu funkcija (Thomson, 1977), kas tomēr noraidīta vēlāk (Borgen, 1992). Tomēr kosmīna pārklājums nav uzskatāma par osteolepidīdiem unikālu pazīmi, jo tas konstatēts gan citu grupu daizspurzivīm – porolepiformiem un plaušzivīm, gan kaulvairodžu grupas bezžokļeņiem – tremataspīdiem (Ørving, 1969; Borgen, 1992). Turklāt kosmīns nav raksturīgs visiem osteolepidīdu dzimtas pārstāvjiem, piemēram, *Glyptopomus* tas nav konstatēts.

Tristichopteridae

Apkopojot informāciju par materiālu, kas pēc pašreizējiem priekšstatiem attiecināms uz Tristichopteridae dzimtu, jāsecina, ka vairumā gadījumu zināšanas par šo formu morfoloģiju ir ļoti nepilnīgas, aprobežojoties ar smadzeņu kapsulas dermālā pārsega kaulu, apakšžokļa, plecu joslas vai vaiga plātnes elementu uzbūves īpatnībām. Vienīgais detalizēti izpētītais tristichopterīdu pārstāvis ir *Eusthenopteron foordi*. Pieejams liels skaits veselu skeletu, kas pie tam ir ļoti labi saglabājušies. Sniedzot tristichopterīdu dzimtas raksturojumu, kā piemērs parasti tiek minēta tieši šī suga. Lai gan arī *Tristichopterus alatus* un *E.? dalgleisiensis* materiālā ir veseli skeleti, paraugu sliktā saglabātība liedz iegūt detalizētāku informāciju par to uzbūves, īpaši iekšējo struktūru, īpatnībām. Salīdzinoši plašāku informāciju sniedz Austrālijas specializētāko tristichopterīdu izpētes rezultāti. No Galvenā devona lauka teritorijas līdz šim bijis pieejams tikai fragmentārs materiāls, turklāt paraugu skaits ir neliels; vienīgi *Jarvikina wenjukowi* paraugu skaits pēc E. Vorobjovas datiem sniedzas pāri simtam (Vorobjova, 1977). Tādēļ tristichopterīdu dzimtai raksturīgo pazīmju atpazīšana balstīta galvenokārt uz *Eusthenopteron foordi* izpēti, pārējo formu paraugus izvērtējot uz šīs sugas fona.

Virkne autoru (Ahlberg, Johanson, 1997; Cloutier, Ahlberg, 1996; Jarvik, 1980) ir vienprātis, ka par Tristichopteridae dzimtai tipiskām uzskatāmas sekojošas pazīmes:

- postspirakulārā kaula klātbūtne galvas dermālajā skeletā;
- ne dermālā skeleta kauli, ne zvīņas nav klātas ar kosmīna slāni;
- zvīņas plānas, apaļas; uz to iekšējās virsmas zvīņas centrā raksturīgs neliels ovālas formas valnītis. Šeit gan jāatzīmē, ka šāds valnītis raksturīgs arī

rizodontīdiem, savukārt *Platycephalichthys* ģintij zvīņas ir rombveida, biezas ar gareniski vērstu valnīti zvīņas iekšējās virsmas visā garumā (Vorobjova, 1977);

- lemeškaulu (*vomer*) garie, uz aizmuguri vērstie izaugumi no sāniem ieskauj parasfenoīda priekšējo galu.

F. Ženvjē, atsaucoties uz Jarvika novērojumiem, izceļ frontoetmoidālā vairoga kaulu izvietojuma īpatnību nozīmi – tristihopterīdiem *rostrale laterale* nekontaktē ar priekšējo virsacs kaulu (*supraorbitale anterior*) (Janvier, 1996, p. 221). Arī G. Jangs un līdzautori to min kā vienu no tristihopterīdus raksturojošajām pazīmēm (Young *et al.*, 1992). Šo pazīmi gan ne vienmēr iespējams pārbaudīt, jo vairākām tristihopterīdu formām frontoetmoidālā vairoga kauli ir tik cieši saauguši, ka kaulu šuves nav izsekojamas. Turklāt P. Ālbergs un Z. Johansone norāda, ka patiesībā šī pazīme dzimtas robežās variē, pie kam *rostrale laterale* un *supraorbitale anterior* šuvi reizēm pārklāj augšžokļa priekšējais gals, radot maldīgu iespaidu par šo abu kaulu savstarpējo izvietojumu (Ahlberg, Johanson, 1997).

Pārējās tristihopterīdu īpašības, kas būtiski neatšķiras citām osteolepiformu kārtas zivīm un šeit atsevišķi netiks aprakstītas, būs aplūkotas materiāla analīzei veltītajā nodaļā, aprakstot Lodes mālu karjerā iegūtos paraugus.

1.3. Sistemātika

Līdz ar pirmajiem tristihopterīdu atradumiem 19. gs. otrajā pusē mēģināts noteikt arī jauno formu sistemātisko piederību. Balstoties uz vispārīgu ķermeņa uzbūves proporciju novērojumiem, Egertons norāda uz *Tristichopterus* līdzību ar *Dipterus* un pieskaita to ‘Coelacanthi’ dzimtai. Jāpiezīmē, ka šīs taksonomiskās grupas nosaukums lietots plašākā nozīmē atbilstoši tā laika zināšanām. Tikai vēlāk, 19. gs. beigās, konstatēta *Dipterus* radniecība ar mūsdienu plaušzivju ģintīm, un arī nosaukums ‘Coelacanthi’ lietots šaurākā nozīmē (Traquair, 1875), apvienojot ģintis, kas arī pēc mūsdienu priekšstatiem attiecināmas uz celakantveidīgajām daivspurzivīm Coelacanthiformes.

1889. gadā E. Koups (*Cope*) ieviesis atsevišķu dzimtas ranga vienību – Tristichopteridae, kurā vēlāk iekļauta arī *Eusthenopteron* ģints (Cloutier, 1996).

Uzkrājoties zināšanām par devona daivspurzivīm, parādās apjomīgākas klasifikācijas shēmas. S. Bergs (*Berg*) 1955. gadā līdzās jau agrāk nodalītajām porolepiformu un osteolepiformu kārtām izdala atsevišķu kārtu – Rhizodontiformes, kurā ietvertas divas dzimtas: Rhizodontidae un Eusthenopteridae (Vorobjova, 1977). Pēdējā uzskatāma par Tristichopteridae jaunāko sinonīmu. E. Vorobjova un D. Obručevs dažus gadus vēlāk agrāko osteolepiformu kārtu pazemina līdz apakškārtas rangam (Vorobjova, Obručev, 1964). Tajā, līdzīgi kā Berga piedāvātajā klasifikācijā, saglabāta Rhizodontidae un Eusthenopteridae dzimta, taču tagad tās vairs netiek apvienotas atsevišķā kārtā, bet gan pakārtotas Osteolepidoidei apakškārtai. Tiesa gan, Vorobjova savā 1977. gadā izdotajā monogrāfijā atsakās no šā ranga taksona lietošanas un piedāvātā klasifikācija ir sekojoša (šeit izvērstāk parādīta tikai tā shēmas daļa, kas attiecas uz apskatāmo grupu):

Apakšklase Crossopterygii

Virskārta Rhipidistia

Kārta Osteolepiformes Berg, 1937

Dzimta Eusthenopteridae Berg, 1955

Dzimta Osteolepididae Cope, 1889

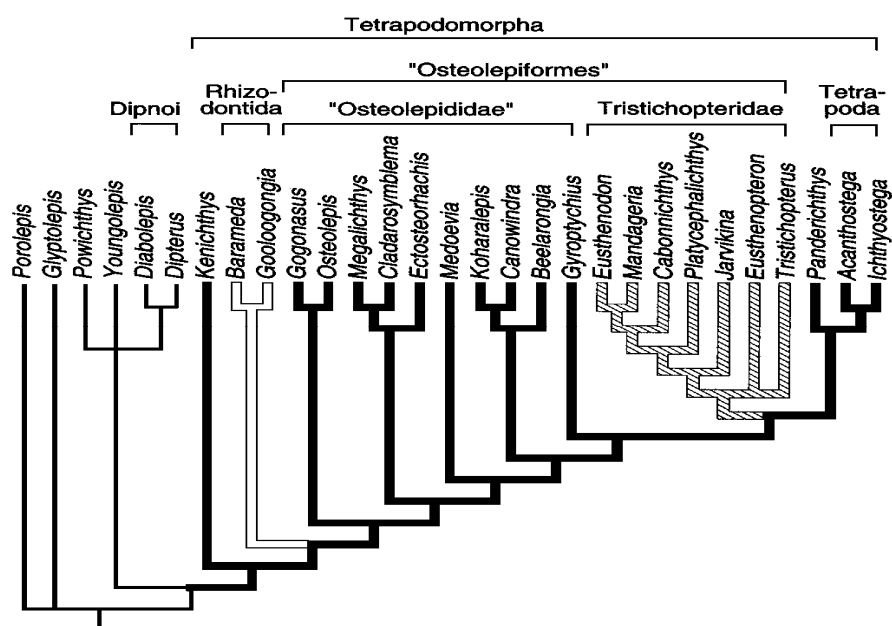
Jāuzsver gan, ka Eusthenopteridae uzskatāms par jaunāku sinonīmu un prioritāte dzimtas nosaukumā dodama Tristichopteridae. Ņemot vērā atšķirības etmosfenoīda un zvīņu uzbūvē, Vorobjova minētajā darbā piedāvā *Platycephalichthys* iedalīt atsevišķā apakšdzimtā – *Platycephalichthyinae*.

Jarvika darbos vērojama tendence terminu rizodontīdi lietot plašākā nozīmē, kopā ar augšdevona un karbona lielu izmēru formām (*Sauripterus*, *Rhizodus*, *Strepsodus* u.c.) ietilpinot arī *Eusthenopteron* un *Tristichopterus* ģinti (Jarvik, 1942). Tomēr, kopš rizodontīdi definēti kā patstāvīga augšdevona un karbona daivspurzivju grupa, kurai piemīt zināmas īpatnības plecu joslas un spuru skeleta uzbūvē (Andrews, Westoll, 1970b; Andrews, 1973), to izdevies nošķirt no tristihopterīdiem.

Atbilstoši patreizējiem uzskatiem tristihopterīdi ietilpst osteolepiformu kārtā, un šajā dzimtā apvienojamas sekojošas ģintis: *Tristichopterus*, *Eusthenopteron*, *Eusthenodon*, *Jarvikina*, *Platycephalichthys*, *Mandageria*, *Cabonnichthys*, *Spodichthys* un, iespējams, *Hyneria* (Schultze, 1993; Ahlberg, Johanson, 1997, 1998). Devona osteolepidīdu daudzveidība ir nesalīdzināmi lielāka: *Osteolepis*, *Thursius*, *Gyroptychius*, *Latvius*, *Megadonichthys*,

Cryptolepis, *Thysanolepis*, *Viliuichthys*, *Lamprotolepis*, *Glyptopomus*, *Megapomus*, *Medoavia*, *Geptolepis*, *Greiserolepis*, *Gogonasus*, *Koharalepis*, *Canowindra*, *Hyneria*, *Sterropterygion*, *Gogonasus*, *Cladarosymblema* (Schultze, 2001; Ahlberg, Johanson, 1997, 1998; Thomson, 1967).

Pēdējos gados veikti arī mēģinājumi rekonstruēt osteolepiformu filoģenēzes gaitu (1.3. attēls) (Ahlberg, Johanson, 1997, 1998). Šo pētījumu rezultāti varētu tikt izmantoti pilnveidojot grupas sistemātiku.



1.3. attēls. Osteolepiformu filoģenēzes shēma (Ahlberg, Johanson, 1998).

Figure 1.3. Phylogeny of the osteolepiforms (Ahlberg, Johanson, 1998).

2. MATERIĀLS UN METODEDES

Darbā izmantotas Latvijas Dabas muzeja krājumā esošās kolekcijas: Nr. LDM Ģ 43 (Latvijas devona fosilo mugurkaulnieku sistemātiskā kolekcija), LDM Ģ 87, LDM Ģ 99, LDM Ģ 100 (Ogres un Tērvetes svītas fosiliju kolekcija), LDM Ģ 81 (Ketleru svītas fosiliju kolekcija) un LDM Ģ 291 – Lodes mālu karjerā iegūto devona mugurkaulnieku kolekcija, kurā iekļauti arī autora individuālie vākumi laikposmā no 1996. līdz 2000. gadam. Autors piedalījies arī Latvijas Dabas muzeja 1998. gadā organizētajos izrakumos Tērvetes svītas atsegumā pie Skujaines upes, kuru laikā iegūti paraugi *Platycephalichthys skuenicus* materiāla papildināšanai. Agrāk literatūrā minēto datu par osteolepiformu atradumiem apskatāmajā teritorijā pārbaudīšanai un aprakstu papildināšanai izmantotas kolekcijas LDM Ģ 57, LDM Ģ 57a, LDM Ģ 65, LDM Ģ 67, LDM Ģ 125 un LDM Ģ 307 (Pļaviņu, Daugavas, Tērvetes, Katlešu svītas fosiliju kolekcijas), kā arī Krievijas ziemeļrietumu daļā ievāktie paraugi (LDM Ģ 63, daļa no kolekcijas LDM Ģ 65).

Papildus Latvijā pieejamajam materiālam autors iepazinies ar E. Vorobjovas aprakstītajiem Galvenā devona lauka osteolepiformu paraugiem, kas glabājas Krievijas Zinātņu Akadēmijas Paleontoloģijas institūta oriģinālu kolekcijā, kā arī ar *E. saeve-soederberghi* holotipu, citiem oriģināliem un līdz šim nepublicētu materiālu, kas glabājas Upsalas Universitātes Evolūcijas muzejā un Zviedrijas Dabas Vēstures muzejā Stokholmā. Priekšstati par osteolepiformu iekšsugas mainību gūti, iepazīstoties ar apjomīgajām kolekcijām Britu Dabas vēstures muzejā Londonā, Skotijas Karaliskajā muzejā, Kopenhāgenas universitātes Ģeoloģijas muzejā, Berlīnes Dabaszinātņu muzejā un jau minētajā Zviedrijas Dabas Vēstures muzejā (kopumā pētīti vairāk nekā 300 Skotijas teritorijā iegūtu osteolepiformu fosiliju paraugi). Izmantots doktoranta paša ievāktais materiāls, kopš 1996. gada veicot regulārus izrakumus Lodes mālu karjerā un piedaloties Latvijas Dabas muzeja organizētajos izrakumos devona nogulumu atsegumos pie Skujaines (1998. g.), Cieceres (2001. g.) un Lodes mālu karjerā (1996.-2001. g.).

Jauns materiāls iegūts Galvenā devona lauka ZA apgabalā – augšdevona atsegumos Krievijā Vologdas apgabalā pie Oņegas ezera (2002.-2005. g.), kur detalizēti pētījumi plašāk līdz šim nav tikuši veikti.

Izmantots arī agrāk neapstrādātais materiāls no Tallinas Tehniskās Universitātes Ģeoloģijas institūta, Tartu Universitātes un Sanktpēterburgas universitātes Paleontoloģijas katedras kolekcijām. Darbā apskatāmās teritorijas osteolepiformu taksonomiskā sastāva pētījumiem par pamatu izmantoti 482 fosiliju paraugi.

Lauka darbos materiāls ievākts atsedzot fosiliju sakopojumu virsmu. Ar naža un otas palīdzību kauli atsegti tiktāl, kamēr redzamas kaulu malas. Tad tie pārklāti ar polivinilacetāta līmi (ievācot fosilijas Lodes mālu karjerā) vai 3% polivinilbutirāla līmes šķīdumu spirtā (fosiliju ieguvē no smilšainākiem iežiem), kas nostiprina fosilijas to transportēšanai uz laboratoriju. Vairumā gadījumu iegūstamajiem kauliem veidoti iežu monolīti ar ģipša saitēm nostiprinot ieža bloku malas – metode, kas plaši tiek lietota paleontoloģiskā materiāla ievākšanai (Zupiņš, 2004).

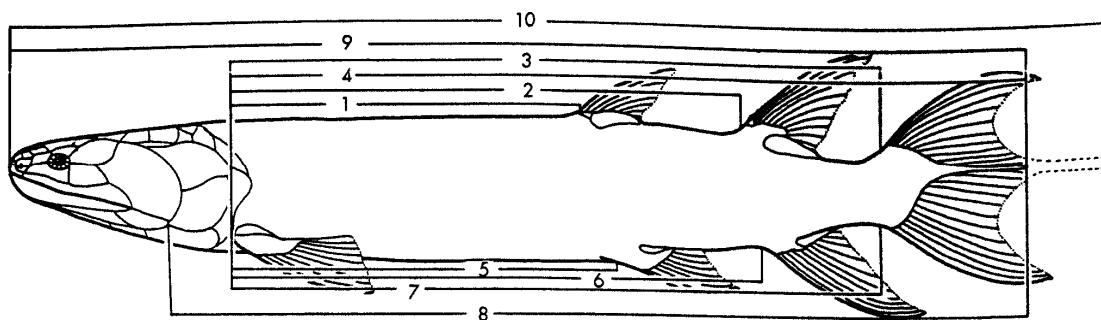
Materiāla mehāniskā preparācija veikta ar adatas palīdzību, atbrīvojot kaulu no ietverošā ieža. Stipri cementēta materiāla preparācijai izmantota arī pneimatiska preparācijas iekārta. Apstrādājot materiālu no Lodes karjera, māla atmiekšķēšanai lietots ūdens un perhidrols (45% šķīdums). Lai paraugus padarītu izturīgākus, izpreparētie kauli piesūcināti ar 1% polivinilbutirāla šķīdumu etilspirtā.

Paraugiem, kuru preparācija mehāniskā ceļā bijusi apgrūtināta, pielietota ķīmiskā preparācijas metode. Paraugi turēti 9-10% etiķskābes vai skudrskābes šķīdumā, kas nodrošinājis karbonātu cementa šķīšanu. Pēc paraugu izņemšanas no skābes šķīduma, tie rūpīgi skaloti tekošā ūdenī, lai novērstu sāļu kristalizēšanās iespējas, kas varētu bojāt fosilijas. Ķīmiskā preparācijas metode kombinēta ar mehānisko preparāciju. Iegremdēšana skābē un skalošana atkārtota tik ilgi, kamēr fosilo paraugu pilnībā izdevies atbrīvot no ieža. Pirms atkārtotas pakļaušanas skābes iedarbībai, atsegtās kaula daļas piesūcinātas ar polivinilbutirāla līmi, lai tās pasargātu un arī noturētu kopā plaisājušus fragmentus.

Kontrastaināka attēla iegūšanai paraugi pirms fotografēšanas pārklāti ar magnija oksīdu. Fotografēšanai lietota gan spoguļkamera, gan digitālais fotoaparāts.

Lodes mālu karjerā iegūtā materiāla raksturošanai veikti vispārpieņemtie (standarta) parametru mērījumi, kādi lietoti arī H.-P. Šulces darbā (Schultze, 1984), apskatot *Eusthenopteron foordi* ķermeņa daļu proporciju izmaiņas dažāda izmēra (=vecuma) īpatņiem (2.1. attēls). Minētā publikācija dod iespēju salīdzināt jauno tristihopterīdu materiālu no Lodes karjera ar atbilstoša izmēra *Eusthenopteron foordi* veseliem skeletiem.

Kritiski izvērtējot pazīmes, kas tikušas norādītas agrākajās ģinšu un sugu diagnozēs, uz personīgu novērojumu un jauniegūta materiāla interpretācijas pamata piedāvātas papildinātas un koriģētas sugu diagnozes. Sugām, kuru materiāls papildināts ar jauniem paraugiem, sniegts arī jaunā materiāla apraksts. Sinonīmikas saraksti veidoti atbilstoši Starptautiskā Zooloģiskās Nomenklatūras kodeksa prasībām (International..., 1999).



2.1. attēls. *Eusthenopteron foordi* ķermeņa proporciju mērījumu shēma (Schultze, 1984).

Apzīmējumi:

- 1 - attālums no žaunu vāka kaudāli tālākā punkta līdz pirmās muguras spuras priekšējai malai (Op-1.D);
- 2 - attālums no žaunu vāka kaudāli tālākā punkta līdz otrās muguras spuras priekšējai malai (Op-2.D);
- 3 - attālums no žaunu vāka kaudāli tālākā punkta līdz astes spuras priekšējai malai mugurpusē (Op-Cd);
- 4 - attālums no žaunu vāka kaudāli tālākā punkta līdz astes spuras balsta galam (Op-K);
- 5 - attālums no žaunu vāka kaudāli tālākā punkta līdz vēdera spuras priekšējai malai (Op-Pelv);
- 6 - attālums no žaunu vāka kaudāli tālākā punkta līdz anālās spuras priekšējai malai (Op-An);
- 7 - attālums no žaunu vāka kaudāli tālākā punkta līdz astes spuras priekšējai malai vēderpusē (Op-Cv);
- 8 - attālums no apakšžokļa aizmugurējā gala līdz astes spuras balsta galam (mnd-K);
- 9 - attālums no galvas priekšējā gala līdz astes spuras balsta galam (standarta garums) (st. g.);
- 10 - attālums no galvas priekšējā gala līdz astes spuras mediālā izvirzījuma galam (absolūtais garums) (abs. g.).

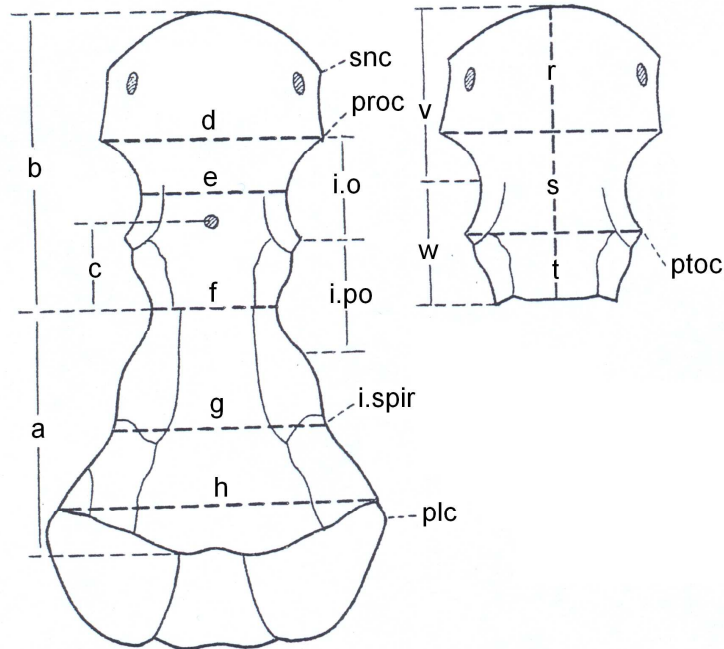
Figure 2.1. Measurement scheme for determining *Eusthenopteron foordi* body ratio (Schultze, 1984).

Symbols:

- 1 – distance between the posterior margin of the opercular and the base of the first dorsal fin (Op-1.D);
- 2 – distance between the posterior margin of the opercular and the base of the second dorsal fin (Op-2.D);
- 3 – distance between the posterior margin of the opercular and the base of the caudal fin dorsally (Op-Cd);
- 4 – distance between the posterior margin of the opercular and the end of the body extension in caudal fin (Op-K);
- 5 – distance between the posterior margin of the opercular and the base of the pelvic fin (Op-Pelv);
- 6 – distance between the posterior margin of the opercular and the base of the anal fin (Op-An);
- 7 – distance between the posterior margin of the opercular and the base of the caudal fin ventrally (Op-Cv);
- 8 – distance between the posterior end of the mandible and the end of the body extension in caudal fin (mnd-K);
- 9 – distance between the tip of the head and the end of the body extension in caudal fin (standard length) (st. g.);
- 10 – distance between the tip of the head and the end of the caudal fin (absolute length) (abs. g.).

Aprakstot Skotijas devona osteolepidīdus, E. Jarviks piedāvājis virkni meristisku pazīmju taksonu raksturošanai un identificēšanai pēc galvas skeleta elementu proporcijām (Jarvik, 1948). Lai nodrošinātu fosilā materiāla un datu salīdzināmību, šī shēma (2.2. attēls)

tikusi izmantota arī promocijas darba ietvaros veiktajos pētījumos par Galvenā devona lauka osteolepidīdiem.



2.2. attēls. Osteolepidīdu smadzeņu kapsulas pārsega mērījumu shēma pēc E. Jarvika (Jarvik, 1948).

Apzīmējumi: a – postparietālā vairoga garums, b – frontoetmoidālā vairoga garums, c – atstatums no pineālās atveres vidus līdz frontoetmoidālā vairoga pakalējai malai, d – smadzeņu kapsulas platums pie preorbitālajiem stūriem, e – smadzeņu kapsulas platums pie orbitālā loka dziļākajās daļās, f – smadzeņu kapsulas platums pie frontoetmoidālā vairoga pakalējās malas, g – smadzeņu kapsulas platums pie spirakulārā izgriezuma, h – smadzeņu kapsulas platums pie postparietālā vairoga posterolaterālajiem stūriem, i.o. – orbitas izgriezums, i.po. – postorbitālais izgriezums, plc – smadzeņu kapsulas pārsega posterolaterālais stūris, proc – preorbitālais stūris, ptoc – postorbitālais stūris, r – frontoetmoidālā vairoga preorbitālā nodalījuma garums, s – frontoetmoidālā vairoga orbitālā nodalījuma garums, t – frontoetmoidālā vairoga postorbitālā nodalījuma garums, v – atstatums no orbitālā loka viduspunkta līdz frontoetmoidālā vairoga priekšējai malai, w – atstatums no orbitālā loka viduspunkta līdz frontoetmoidālā vairoga pakalējai malai.

Figure 2.2. Measurement scheme of the osteolepidid cranial roof (after Jarvik, 1948).

Abbreviations: a – median length of postparietal shield, b – median length of frontoethmoidal shield, c – distance from centre of pineal foramen to posterior margin of frontoethmoidal shield, d – width of cranial roof at preorbital corner, e – width of cranial roof at the deepest point of the orbital notch, f – width of cranial roof at posterior margin of the frontoethmoidal shield, g – width of cranial roof at spiracular notch, h – width of cranial roof at posterolateral corner of postparietal shield, i.o. – orbital notch, i.po. – postorbital notch, plc – posterolateral corner of the cranial roof, proc – preorbital corner, ptoc – postorbital corner, r – median length of the preorbital division of frontoethmoidal shield, s – median length of the orbital division of frontoethmoidal shield, t – median length of the postorbital division of frontoethmoidal shield, v – distance from middle point of orbital notch to anterior end of frontoethmoidal shield, w – distance from middle point of orbital notch to posterior end of frontoethmoidal shield.

Mērījumi veikti izmantojot bīdmēru. Pazīmju pilnīgāku izvērtēšanu un sugu salīdzināšanu lielā mērā apgrūtinājis salīdzināma materiāla trūkums, jo daudzos gadījumos

sugas pārstāvētas tikai ar fragmentāriem paraugiem un daudzas skeleta struktūras nav pārstāvētas vispār. Daivspurzivis, tostarp osteolepiformi, kā plēsīgi dzīvnieki, senajās ekosistēmās bija pārstāvēti ar nelielu indivīdu skaitu. Tas atspoguļojas arī pieejamā fosilā materiāla apjomā – osteolepiformu sugu skeleta elementi Galvenā devona lauka teritorijā parasti pārstāvēti ar atsevišķiem eksemplāriem, kas padara neiespējamu statistisko metožu pielietojumu morfoloģisko pazīmju izvērtēšanā un formu iekšsugas mainības noskaidrošanā.

3. GALVENĀ DEVONA LAUKA OSTEOLEPIFORMU SISTEMĀTISKAIS RAKSTUROJUMS UN MATERIĀLA INTERPRETĀCIJA

Galvenā devona lauka osteolepiformu sugu sastāvs raksturots izpētot Latvijas Dabas muzeja (LDM), Tallinas Tehniskās universitātes Ģeoloģijas institūta (GI Pi), Tartu Universitātes Ģeoloģijas muzeja (TUG), Krievijas Zinātņu akadēmijas Paleontoloģijas institūta (ПИИ) oriģinālu kolekcijas, Upsalas Universitātes Evolūcijas muzeja (UpUEM) un Zviedrijas Dabas Vēstures muzeja (NHRM) kolekcijās esošos paraugus. Dati par paraugiem, kas glabājas Pēterburgas Universitātes Ģeoloģijas muzeja kolekcijās (ИИМ СПб), gūti, izmantojot tikai literatūras avotus. Papildus informācija iegūta arī no publikācijām par šī reģiona tristihopterīdiem (Jarvik, 1937; Vorobjova, 1962, 1977; Vorobjova-Blohina, 1959), kā arī izvērtējot dažās jaunākajās publikācijās atrodamās atziņas par pazīmju pielietojamību sistemātikā un formu radniecības noskaidrošanā (Schultze, 1984; Cloutier, 1996; Ahlberg, Johanson, 1997, Ahlberg *et al.*, 2008).

Darba izstrādes laikā nācies saskarties ar grūtībām, salīdzinot Galvenā devona lauka un paleoģeogrāfiski tuvās teritorijās (piemēram, Skotijā) iegūtu materiālu. Salīdzināšanu ierobežojusi atlieku atšķirīgā saglabātība. Skotijas materiālam raksturīgi veseli, bet nogulu noblīvēšanās laikā spēcīgi deformēti (saplacināti), skeletu atradumi. Galvenajā devona laukā, savukārt, pārsvarā atrodami tikai atsevišķi kauli un to fragmenti, kas tai pat laikā saglabājuši savu sākotnējo telpisko formu. Tas ievērojami ierobežojis iespējas salīdzināt taksonus pēc skeleta elementu mērījumu rezultātiem un proporcijām. Līdzīgas saglabāšanās pakāpes apstākļos, iespējams, varētu ignorēt deformāciju radīto iespaidu uz izliektu kaulu parametriem, pieņemot, ka apstākļu ietekme uz dažādu sugu zivju līdzīgām atliekām ir bijusi vienāda. Diemžēl darbā apskatītajā teritorijā, it īpaši griezuma klastisko nogulumu daļā, atlieku saglabāšanās veids ir krasi atšķirīgs – atrodami izolēti skeleta elementi, kuri salīdzinoši rupjgraudainajam materiālam noblīvējoties mazākā mērā nekā mālaini karbonātiskajam, tikuši deformēti salīdzinoši maz.

Aprakstītā jaunā suga – *Eusthenopteron kurshi* sp. nov. no Gaujas reģionālā stāva Lodes svītas nogulumiem, ir senākā tristihopterīdu pārstāve Galvenajā devona laukā (Zupiņš, 2008). Līdz šim par senāko šīs dzimtas sugu uzskatīja *E. obruczevi* Vorobyeva (Vorobjova, 1977) no Amatas reģionālā stāva.

Iepriekšējo pētījumu autoru vairākās publikācijās raksturots Baltijas reģiona dažāda vecuma nogulumos konstatētais ihtiofaunas sastāvs (Blieck *et al.*, 1988; Lyarskaya, 1981a, 1981b; Lyarskaya, Lukševičs, 1992). Tīcis norādīts uz *Eusthenopteron* ģintij piederošu formu atradumiem Pļaviņu, Daugavas, Sņķeres, Švētes un Ketleru svītā. Apstrādājot attiecīgās kolekcijas Latvijas Dabas muzejā, šai ģintij atbilstošs materiāls netika konstatēts. Paraugi LDM 125/30 un 125/52 (Dārziema karjers, Pļaviņu svīta), kas etiķetēti kā *Eusthenopteron* sp., noteikti nepareizi un patiesībā attiecināmi uz Holoptychiidae dzimtas zivīm. Nav apstiprinājies arī *Eusthenodon* sp. atradums Ogres svītas nogulumos. Ļoti iespējams, ka sākotnēji par šai ģintij piederošām uzskatītas šajā svītā atrodamās *Platycephalichthys bischoffi* Vorobyeva, 1959 atliekas.

Pazīmju pilnīgāku izvērtēšanu un sugu salīdzināšanu lielā mērā apgrūtinājis salīdzināma materiāla trūkums, jo daudzos gadījumos sugas pārstāvētas tikai ar fragmentāriem paraugiem un daudzas skeleta struktūras nav pārstāvētas vispār. Tādēļ, lai pilnveidotu priekšstatus par grupas sastāvu un sistemātiku, vēlams turpināt materiāla vākšanu.

TRISTICHOPTERIDAE COPE, 1889

***Eusthenopteron* Whiteaves, 1881**

TIPISKĀ SUGA. *Eusthenopteron foordi*, Whiteaves, 1881

PAPILDINĀTĀ DIAGNOZE. Acs orbītas veidošanā iesaistīti trīs vaiga plātnes elementi - asaru, vaiga un aizacs kauls. Augšžoklim raksturīgs izteikts paaugstinājums tā aizmugurējā daļā. Pineālā atvere frontoetmoidālajā vairogā atrodas iepretim acs orbītas aizmugurējai malai. Premaksilārā kaula zobu skaits ir 15. Visu trīs koronoīdu laterālajās malās ir papildus sīku zobu rinda.

SASTĀVS. Bez tipiskās sugas ģintī ietilpst arī *Eusthenopteron ? dalgleisiensis* (Anderson, 1859); *E. kurshi* sp. nov.; *E. obruchevi* Vorobyeva, 1977; *E. saeve-soederberghi* Jarvik, 1937; *E. traquairi* Westoll, 1937.

IZPLATĪBA. Augšdevona nogulumu Kanādā, Skotijā, Latvijā un Krievijas ziemeļrietumu apgabalos.

PIEZĪMES. Literatūrā plaši diskutētais jautājums par *Tristichopterus* un *Eusthenopteron* ģints nodalīšanas pamatotību (sk. 1. nod.) šajā darbā nevar tikt atrisināts, tomēr jāatzīmē, ka atsevišķi novērojumi (sk. zemāk) liek apšaubīt astes spuras proporciju atšķirību būtiskumu ģinšu diferencēšanai pazīmes lielā mainības intervāla dēļ.

Pēc R. Klotjē domām *Eusthenopteron* ģintij pieder vēl viena suga - *E. farloviensis* White, 1961, no devona nogulumiem Anglijā (Cloutier, 1996), tomēr citi autori (Ahlberg, Johanson, 1997; Jarvik, 1980; Vorobjova, 1977; Vorobjova, Obruchev, 1964), raksturojot šīs ģints sastāvu, minēto sugu tajā neiekļauj. Tā kā līdz šim nav izdevies iegūt uz *E. farloviensis* attiecinātā materiāla aprakstu, patreiz nav iespējams novērtēt Klotjē viedokļa pamatotību.

***Eusthenopteron saeve-soederberghi* Jarvik, 1937**

(3.1.-3.3. attēls)

- 1936a *Eusthenopteron foordi* - Gross, s. 69 - 73; Abb. 2, 3, 9 Figs. 2, 3.
- 1937 *Eusthenopteron säve-söderberghi* - Jarvik, pp. 70 - 90; Figs. 3A, 4 - 9.
- 1942 *Eusthenopteron säve-söderberghi* - Jarvik, p. 481; Fig. 62A.
- 1944a *Eusthenopteron säve-söderberghi* - Jarvik, p. 47; Fig. 19.
- 1944b *Eusthenopteron säve-söderberghi* - Jarvik, p. 18; Fig. 8D.
- 1962 *Eusthenopteron saevesoederberghi* - Vorobjova, p. 62 - 65; Tab. I Fig. 1.
- 1977 *Eusthenopteron saevesoederberghi* - Vorobjova, p. 175 - 176; Tab. XI Fig. 1.
- 1980 *Eusthenopteron saeve-soederberghi* - Jarvik, Fig. 147B.

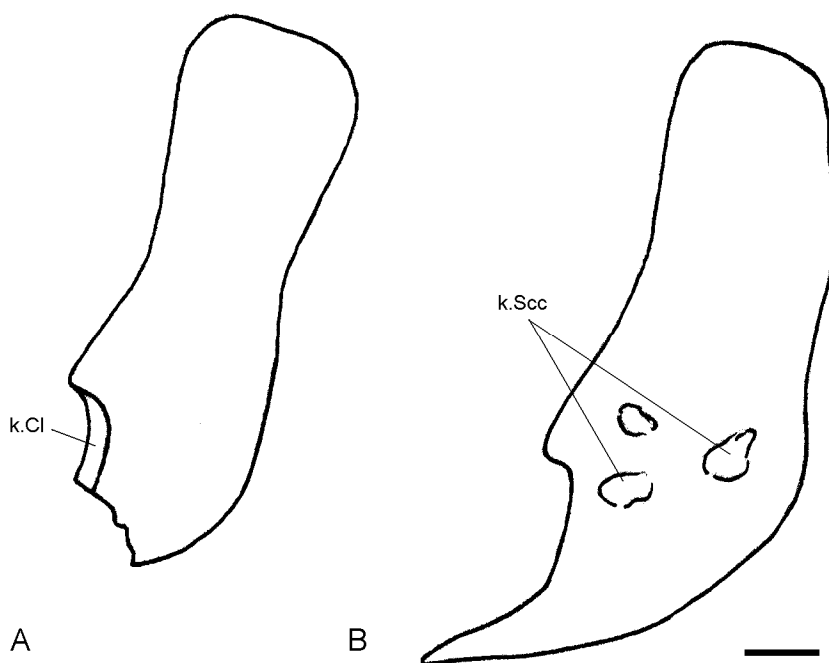
PAPILDINĀTĀ DIAGNOZE. Raksturīgs liels apikālās bedres garums. Frontoetmoidālā vairoga priekšējā daļa pagarināta un smailāka nekā citām ģintis sugām; frontoetmoidālais vairogs ir divas reizes garāks par postparietālo. Nazālās sērijas aizmugurējais kauls savienots ar aizmugurējo virsacs kaulu. Aizmugurējā koronoīda laterālo zobu rindā viens zobs izteikti lielāks par pārējiem.

ATRADNE UN STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA. Daugava pie Kokneses, Latvija; Andomas kalns, Vologdas apgabals, Krievija; Pļaviņu reģionālais stāvs, Franass stāvs, augšdevons.

HOLOTIPS. UpUEM, parauga numurs nav norādīts, etmosfenoīds ar frontoetmoidālo vairogu; Daugava pie Kokneses, Latvija; Pļaviņu reģionālais stāvs, Franass stāvs, augšdevons.

MATERIĀLS. UpUEM 1020a, postparietālais vairogs; UpUEM/bn (parauga numurs nav norādīts), apakšžokļa vidusdaļa; ПИИ 54/111, LDM G 307/173 apakšžoklis; NHRM P. 4209, kleitrus; NHRM P. 6383, kleitruma fragments; NHRM P. 754, anokleitrus.

APRAKSTS UN DISKUSIJA. Plecu joslas skelets. Zviedrijas Dabas Vēstures muzeja kolekcijās glabājas divi kleitruma paraugi (3.1. attēls), kas iegūti Pļaviņu svītas nogulumu atsegumā pie Kokneses. Paraugam NHRM P. 6383 redzama kaula ārējā virsma, un kaula ornamentējuma, atslēgas kaula piestiprināšanās virsmas raksturs un daļēji saglabājušās medioventrālās daļas forma liecina par piederību *Eusthenopteron* ģintij. Arī otrs paraugs (NHRM P. 4209), kurā redzama kleitruma iekšējā virsma ar osteolepiformiem raksturīgo skapulokorakoīda piestiprināšanās virsmu, kas sadalīta trijos atsevišķos laukumiņos, visticamāk, attiecināms uz *Eusthenopteron saeve-soederberghi*. Tiesa gan, abu kaulu forma mazliet atšķiras; parauga NHRM P. 6383 (3.1. A attēls) kleitruma dorsālais gals ir izteikti paplatināts, savukārt paraugā NHRM P. 4209 (3.1. B attēls) tā vidusdaļa skapulokorakoīda piestiprināšanās vietas rajonā ir visplatākā. Šīs atšķirības varētu izskaidrot ar pazīmes iekšsugas mainību, kas novērota *E. foordi* gadījumā (Andrews, Westoll, 1970a, 1970b).



3.1. attēls. *Eusthenopteron saeve-soederberghi*. Kleitrumi. A - paraugs NHRM P. 6383 (ārējā virsma), B - paraugs NHRM P. 4209 (iekšējā virsma), Kokneses atsegums, Pļaviņu svīta.

Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Apzīmējumi: k.Cl – atslēgas kaula piestiprināšanās vieta; k.Scc – skapulokorakoīda piestiprināšanās vieta.

Figure 3.1. *Eusthenopteron saeve-soederberghi*. Cleithrum. A - specimen NHRM P. 6383 (ārējā virsma), B - specimen NHRM P. 4209 (visceral surface), Koknese outcrop, Pļaviņas Formation. Scale bar – 10 mm.

Abbreviations: k.Cl – area overlapped by clavicle; k.Scc – attachment area of scapulocoracoid.

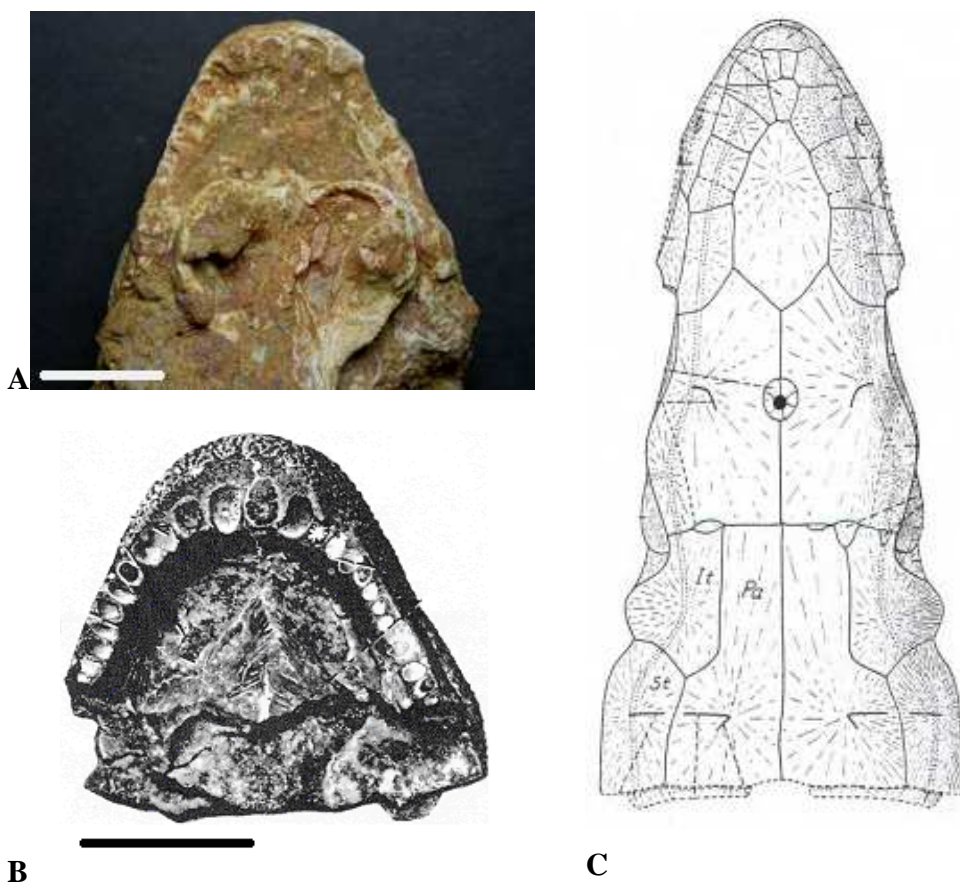
Apakšžoklis. *Eusthenopteron saeve-soederberghi* apakšžokļa uzbūve līdz šim bijusi nepilnīgi zināma. E.Jarviks (Jarvik, 1937), aprakstot atradumus no Kokneses, detalizēti raksturojis *Eusthenopteron saeve-soederberghi* apakšžokļa visusdaļas uzbūvi. Latvijas Dabas muzejā J. Bleses kolekcijā esošais paraugs (LDM G 307/173) (3.2. attēls) ļauj pilnībā spriest par apakšžokļa proporcijām, kas gan būtiski neatšķiras no ģintij raksturīgajām.



3.2. attēls. *Eusthenopteron saeve-soederberghi*. Apakšžoklis labiālā skatā (LDM G 307/173), Kokneses atsegums, Pļaviņu svīta. Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Figure 3.2. *Eusthenopteron saeve-soederberghi*. Lower jaw in labial view (LDM G 307/173), Koknese outcrop, Pļaviņas Formation. Scale bar – 10 mm.

PIEZĪMES. Līdz šim zināmos *Eusthenopteron saeve-soederberghi* atradumus papildinājis paraugs (ИМ СІУ 45-1) no Andomas svītas smilšakmeņiem galvenā devona lauka ziemeļaustrumu daļā. Etmoīda (3.3. attēls) uzbūve, jo īpaši apikālās bedres garums, norāda uz materiāla piederību šai sugai, lai gan etmoīdam kopumā ir robustāka uzbūve un dermālo kaulu ornamentējums nav tik smalks kā nedaudz mazāka indivīda fosilijām no Kokneses. Šīs atšķirības var uzskatīt par individuālām iezīmēm, kas atkarīgas no īpatņa izmēra.



3.3. attēls. *Eusthenopteron saeve-soederberghi*. A - etmoīda priekšējā daļa ventrāli (IIM CIY 45 - 1), Andomas kalns, Andomas svīta; B - etmoīda priekšējā daļa ventrāli (UpUEM) (Jarvik, 1980); Kokneses atsegums, Pļaviņu svīta; C - smadzeņu kapsulas pārsega kaulu shēma (Jarvik, 1944a). Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Apzīmējumi: Pa – postparietale, It – intertemporale, St - supratemporale.

Figure 3.3. *Eusthenopteron saeve-soederberghi*. A – anterior part of ethmoideum in ventral view (IIM CIY 45 - 1), Andoma Hill, Andoma Formation; B - anterior part of ethmoideum in ventral view (UpUEM) (Jarvik, 1980); Koknese outcrop, Pļaviņas Formation; C – scheme of cranial roof bones (Jarvik, 1944a). Scale bar – 10 mm.

Abbreviations: Pa – postparietal, It – intertemporal, St - supratemporal.

Eusthenopteron obruchevi Vorobyeva, 1977

1962 *Eusthenopteron saevesoederberghi* – Vorobjova, p. 62 – 65; Fig. 19; Tab. I Fig. 2, 3.

1968 *Eusthenopteron saeve-soederberghi* – Vorobjova, Lyarskaya, p. 76; Tab. XI Fig. 3.

1977 *Eusthenopteron obruchevi* – Vorobjova, p. 176 – 181; Fig. 40, 41; Tab. XI Fig. 2-5.

PAPILDINĀTĀ DIAGNOZE. Apakšžoklī izteikta medioventrāli vērstā spleniālā supraangulārā kaula plātnes daļa, kuru pārseguši submandibulārās sērijas kauli. Etmosfenoids plats.

ATRADNE UN STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA. Oredežas (Оредеж) upe, Ļeņingradas apgabals, Veļikaja (Великая) upe, Pleskavas apgabals, Krievija; Daugava pie Pastamuižas, Latvija; Amatas reģionālais stāvs, Franass stāvs, augšdevons.

HOLOTIPS. ПИН 1737/42, etmoīds ar frontoetmoidālā vairoga priekšējo daļu; Oreģežas upe, Ļeņingradas apgabals, Krievija; Amatas reģionālais stāvs, Franass stāvs, augšdevons.

MATERIĀLS. ПИН 1737/39, *rostrale laterale* un premaxilārais kauls (*praemaxillare*); ПИН 1737/40, apakšžokļa priekšējās daļas fragments; ПИН 1737/41, apakšžokļa aizmugurējās daļas fragments.

PIEZĪMES. Frontoetmoidālo vairogu veidojošie kauli ir cieši saauguši, un E. Vorobjovas norādītās kaulu šuves patiesībā nav saskatāmas (Vorobjova, 1977, Fig. 40). Postparietālā vairoga paraugs ПИН 2846 kolekcijā, uz kuru jau minētajā darbā atsaucas Vorobjova, nav atrodams. Iespējams, ka domāts paraugs ПИН 1737/24, kurš redzams vienā no agrākajiem darbiem (Vorobjova, Lyarskaya, 1968 ; Tab. XI Fig. 3).

Kopumā par *E. obruchevi* mūsu zināšanas ir trūcīgas, jo atliekas, kas tiek attiecinātas uz šo sugu ir ļoti fragmentāras. Nav daudz pazīmju, uz kuru pamata varētu sniegt izvērstu salīdzinājumu. Balstoties uz pašreiz pieejamo materiālu, jāatzīmē, ka apakšžoklī izteikta medioventrāli vērsta supraangulārā un spleniālā kaula plātnes daļa, kuru pārseguši submandibulārās sērijas kauli. Ar to *E. obruchevi* izceļas starp citām šīs ģints sugām.

***Eusthenopteron kurshi*, sp. nov.**

(3.4. – 3.9. attēls)

DIAGNOZE. Lemeškauli cieši saauguši, to anteromediālie stūri izvirzīti uz priekšu, veidojot izliektu lemeškaulu pāra priekšējo malu. Hoānu atveres ovālas, to priekšējie gali vērsti mediāli. Frontoetmoidālā un postparietālā vairoga garuma proporcija ir 1.57. Zvīņas kaula priekšējais gals rostrāli sniedzas tālāk par smadzeņu kapsulas pārsega vairogu savstarpējo šuvi. Visi koronoīdu laterālo zobu rindas zobi ir vienāda izmēra. Vāka kauls (*operculum*) aptuveni divas reizes augstāks par zemvāka kaulu (*suboperculum*).

ATRADNE UN STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA. Lodes mālu karjers, Latvija; Lodes svīta, Gaujas reģionālais stāvs, Franass stāvs, augšdevons.

HOLOTIPS. LDM 291/23a, b, vesels skelets un tā aizmugurējās daļas nospiedums ar spuru skeletu un zvīņojuma fragmentu atsevišķā ieža blokā; Lodes mālu karjers, Latvija; Lodes svīta, Gaujas reģionālais stāvs, Franass stāvs, augšdevons.

MATERIĀLS. LDM 291/13, apakšžoklis; LDM 291/33, anokleitrumss; LDM 291/34, zemvāka kaula (*suboperculum*) fragments; LDM 291/58, etmoīds ar frontoetmoidālā vairoga priekšējo daļu; LDM 291/59, apakšžoklis un zvīņas kaula fragments; LDM 291/60, augšžoklis; LDM 291/61, apakšžokļa fragments; LDM 291/62, kleitrumss ar skapulokorakoīdu; LDM 291/63, postspirakulārais kauls (*postspiraculare*); LDM 291/64, aizmugurējais virsacs kauls (*supraorbitale posterior*); LDM 291/65, vāka kauls (*operculum*); LDM 291/99, frontoetmoidālais vairogss.

ETIMOLOĢIJA. Nosaukumss dots pieminot latviešu ģeologu, Dr. habil. ģeol. Visvaldi Kuršu (1928-2000). V. Kuršss pirmais konstatēja devona zivju veselu skeletu sakopojumus Lodes mālu karjerā, kurā ticis iegūts arī šeit aprakstītais jaunais materiāls. V. Kuršss Baltijas reģionā veicis nozīmīgus devona paleoģeogrāfijas un sedimentoloģijas, kā arī Latvijas derīgo izrakteņu pētījumus.

APRAKSTS UN INTERPRETĀCIJA

Vispārējā uzbūve. Holotips (3.4. attēls), kas ir vienīgais paraugs, kurā redzams vesels skelets, sniedz priekšstatu par *E. kurshi* ķermeņa proporcijām. LDM 291/23 absolūtais garums ir 36,6 cm (astes spuras lēvera aizmugurējā mala, visticamāk, pilnībā nav saglabājusies), tomēr atsevišķs žaunu vāka kauls (*operculum*) (LDM 291/65), kas ir salīdzinoši lielāka izmēra nekā paraugā LDM 291/23a redzamais, norāda, ka īpatņi varēja sasniegt arī lielāku garumu. Salīdzinot abu žaunu vāka kaulu paraugu izmērus, secināms, ka LDM 291/65 pārstāv apmēram 55 cm garu īpatni.



3.4. attēls. *Eusthenopteron kurshi* sp. nov. Holotips (LDM G 291/23). Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Figure 3.4. *Eusthenopteron kurshi* sp. nov. complete skeleton, holotype (LDM G 291/23). Scale bar – 10 mm.

E. foordi praktiski ir vienīgā no radniecīgām sugām, kura pārstāvēta ar salīdzināmu materiālu. 3.1. tabulā norādīti Lodes karjerā ievāktā materiāla un H.-P.Šulces publikācijā uzrādītie mērījumu rezultāti (Schultze, 1984). Tabulā kā piemērs iekļauti tikai tie *E. foordi* proporciju dati, kas iegūti, mērot LDM 291/23 absolūtajam garumam aptuveni atbilstošus īpatņus. Redzams, ka *E. kurshi* vienīgajā paraugā pirmā un otrā muguras spura, un vēdera spura atrodas salīdzinoši tālāk ķermeņa aizmugurē nekā *E. foordi*. To novietojums atšķiras attiecīgi par 36.5, 18.2 un 25.9 procentiem. Taču šī novērojuma apstiprināšanai būtu vēlams lielāks *E. kurshi* veselu eksemplāru, kā arī attiecīga izmēra klases *E. foordi*, paraugu skaits, lai datu izvērtēšanai varētu pielietot statistiskās apstrādes metodes. Turklāt, nav zināms, cik lielā mērā vienas ģints dažādu sugu vecuma (=izmēru) grupas vispār ir savstarpēji salīdzināmas.

3.1. tabula

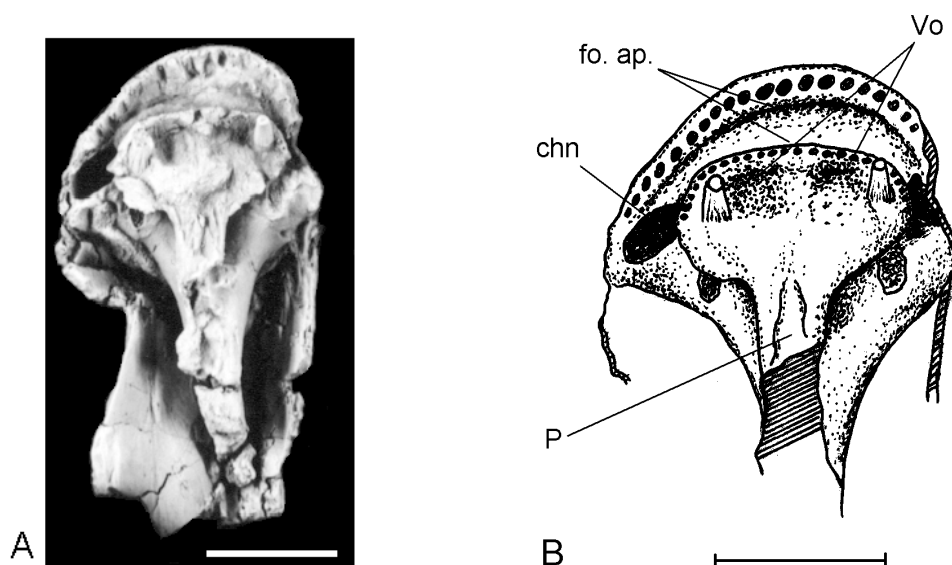
Eusthenopteron foordi (dati pēc Schultze, 1984) un *E. kurshi* ķermeņa proporciju atšķirības (saīsinājumu paskaidrojumus skatīt pie 2.1. attēla)

Table 3.1.

Differences in body proportions between *Eusthenopteron foordi* (after Schultze, 1984) and *E. kurshi* (explanations to abbreviations the same as for Figure 2.1.)

Paraugs \ Proporcija	Op-1.D/ st. g.	Op-2.D/ st. g.	Op-Cd/ st. g.	Op-K/ st. g.	Op-Pelv/ st. g.	Op-An/ st. g.	Op-Cv/ st. g.	abs. g./ st. g.
<i>E. foordi</i> (MHN6-128)	30,2	46,4	61,3	77,3	37,6	49,7	60,3	104,6
<i>E. foordi</i> (MHN6-128)	29,6	46,2	59,7	78,8	39,6	52,9	61,3	101,1
<i>E. foordi</i> (CCHp)	36,1	52,6	67,1	82,8	45,4	60,5	69,5	-
<i>E. foordi</i> (CCHcp)	28,9	46,1	61,2	76,7	36,0	50,2	62,3	-
<i>E. foordi</i> vidēji	31,2	47,8	62,3	78,9	39,7	53,4	63,4	102,9
<i>E. kurshi</i> (LDM 291/23)	42,6	56,5	67,6	75	50	54,5	63,7	(108,9)
Atšķirība (%)	36,5	18,2	8,5	- 4,9	25,9	2,1	0,5	(5,8)

Smadzeņu kapsula. Paraugšs LDM 291/58 ir vienīgais, kurā redzama smadzeņu kapsula. Saglabājusies etmoīda (*ethmoideum*) daļa, kas saaugusi ar lemeškauliem (*vomer*) un parasfenoīdu (*parasphenoideum*) (3.5. attēls). Parasfenoīda priekšējā gala līmenī etmoīda ventrālajā virsmā saskatāmi izteikti, gareniski izstiepti padziļinājumi, kas turpinās pat zem lemeškaulu aizmugurējās plātnītes. Šajā vietā, acīmredzot, ar saišu starpniecību, stiprinājusies aukslējkaula (*palatinum*) mediālā daļa. Laterālā savienojuma vieta nav saskatāma, jo etmoīda sānu malas ir vāji saglabājušās. Anterolaterāli no etmoīda un aukslējkaula mediālā savienojuma vietas atrodas liela ovāla atvere – hoāna, kas ved deguna dobumā. Tās priekšējais gals vērsts mediāli. Hoānu norobežojusi lemeškaula laterālā mala, aukslējkaula un augšžokļa priekšējais gals un premaksilārā kaula (*praemaxillare*) aizmugurējā mala. *E. obruchevi* hoānas atvere ir noapaļota un lielāka izmēra (Vorobjova, 1977; Tab. XI Fig. 2). Lemeškaulu mediālās malas ir cieši saaugušas (3.5. attēls, Vo). To anteromediālie, saaugušie stūri ir izvirzīti uz priekšu, veidojot izliektu lemeškaulu pāra priekšējo malu, tādējādi atšķiroties no citu senāko tristihopterīdu lemeškaulu formas – ielieces to priekšējo malu mediālā savienojuma vietā. Uz katra lemeškaula atrodas pa vienam lielam zobam. Bez tam gar lemeškaula priekšējo malu stiepjas sīku zobiņu rinda. *E. foordi* paraugos redzamas pat divas šādas rindas, priekšējās rindas zobiņi gan ievērojami mazāki par otrās rindas zobiem.



3.5. attēls. *Eusthenopteron kurshi* sp. nov. Etmoīds ar frontoetmoidālā vairoga fragmentu: A - paraugs LDM 291/58, B - etmoīda daļas rekonstrukcija. Mēroga lineāla garums – 10 mm. Apzīmējumi: P – parasfenoīds; Vo – lemeškauli; chn – hoānas atvere; fo. ap. – apikālā bedre.

Figure 3.5. *Eusthenopteron kurshi* sp. nov. Ethmoideum with fragmentary cranial roof: A - specimen LDM 291/58, B – reconstruction of the ethmoideum. Scale bar – 10 mm. Abbreviation: P – parasphenoideum; Vo – vomer; chn – choana; fo. ap. – apical fossa.

Smadzeņu kapsulas pārsegs. Smadzeņu kapsulu dorsāli pārsedz divi izteikti nodalīti bloki: frontoetmoidālais un postparietālais vairogs, kuru savstarpējā šuve iezīmē intrakraniālās locītavas atrašanās vietu. Tā sadala smadzeņu kapsulu priekšējā – etmosfenoidālajā, un aizmugurējā – otiko-okcipitālajā nodalījumā. Tā kā frontoetmoidālo vairogu veidojošie elementi ir cieši saauguši, un kaulu šuves nav saskatāmas, tā detalizētu aprakstu sniegt nav iespējams. Vienīgi paraugā LDM 291/58 frontoetmoidālā vairoga priekšējā daļā redzamās supraorbitālā sensorā kanāla poru atveres norāda nazālās sērijas kaulu atrašanās vietu. No trijiem frontoetmoidālā vairoga paraugiem tikai LDM 291/99 redzama pineālā atvere. Tā atrodas iepretim aizmugurējā virsacs kaula (*supraorbitale posterior*) pakaļējam galam – mazliet aiz acs orbītas aizmugurējās malas (3.6. attēls, So.p.). Kā liecina paraugs LDM 291/23 un LDM 291/64, aizmugurējais virsacs kauls bijis vāji saistīts ar līdzās esošajiem frontoetmoidālā vairoga kauliem. Labi atšķiramais lokveida izgriezums kaula ventrālajā malā veidojis acs orbītas augšmalu.

Nāss ārējā atvere atrodas galvas sānos samērā tuvu frontoetmoidālā vairoga ventrālajai malai un, skatoties no augšas, tā praktiski nav saskatāma. Premaksilārā kaula zobi (to skaits 15) ir apmēram vienāda izmēra, tikai kaula mediālajā malā zobi ir nedaudz lielāka diametra, tomēr neviens zobs nav izteikti lielāks par pārējiem, pretstatā jaunākajām tristihopterīdu formām novērotajai pazīmei.

Postparietālo vairogu veidojošie kauli ir cieši saauguši, tādējādi šuves starp postparietālo kaulu (*postparietale*), virsdeniņu kaulu (*supratemporale*) un tabulāro kaulu (*tabulare*) nav saskatāmas. Postparietālā kaula laterāli tālākās daļas atrašanās vietu iezīmē raksturīgā poru līnija. Salīdzinājumā ar *E. obruchevi* postparietālo vairogu no Amatas reģionālā stāva nogulumiem (Vorobjova, Lyarskaya, 1968; Tab. XI Fig. 3) *E. kurshi* aizacs kauls pārsedzis ļoti nelielu laukumiņu virsdeniņu kaula anteromediālajā stūrī. Nav arī roba vairoga aizmugurējā malā, tabulārā un postparietālā kaula kontakta vietā.

Smadzeņu kapsulas pārsega raksturošanai bieži izmantota frontoetmoidālā un postparietālā vairoga garuma attiecība. Šo raksturlielumu plaši lietojis Jarviks. Citu reģionu tristihopterīdu aprakstos atrodami šādi dati: *Tristichopterus alatus* šo elementu garuma

proporcija ir 1.40, *Eusthenopteron foordi* – 1.70-1.85, *E. traquairi* ~ 1.85, *E. saevesoederberghi* ~ 1.95, *E.? dalgleisiensis* vismaz 2.00 (Jarvik, 1937, 1950b, 1985). Šādas informācijas apkopojumu par dažādām osteolepiformu ģintīm piedāvājis arī Dž. Longs (Long, 1985a). Novērots, ka senākajām tristihopterīdu formām frontoetmoidāla vairoga relatīvais garums ir mazāks nekā jaunākajām. Vienīgajam *E. kurshi* paraugam, kas ļauj spriest par smadzeņu kapsulas pārsega proporcijām (LDM 291/23a), šis rādītājs ir 1.57. Ņemot vērā Lodes karjerā ievāktā materiāla vecumu – agrais Franas laikmets, (atsevišķi autori (Esin *et al.*, 2000; Schultze, Cloutier, 1996) gan Gaujas reģionālo stāvu iekļauj Živetas stāvā), šis mērījums visai labi atbilst Longa novērotajā tendencē un ieņem starpstāvokli starp *Tristichopterus alatus* (vēlais Živetas laikmets, Skotija) un *E. foordi* (agrais Franas laikmets, Kanāda). Tomēr tālāku secinājumu izdarīšanai būtu nepieciešams ievērojami lielāks paraugu skaits, lai varētu veikt mērījumu matemātisko analīzi. Turklāt paraugiem jābūt ļoti labas saglabātības – frontoetmoidālajam un postparietālajam vairogam jābūt savstarpēji savienotiem, lai būtu pārlicība, ka abi mērāmie kaulu kompleksi piederējuši vienam īpatnim. Tā kā abi vairogi bijuši vāji saistīti, šādi paraugi atrodami ārkārtīgi reti un tikai nogulumos, kas uzkrājušies hidrodinamiski relatīvi mierīgos apstākļos.

Būtiski arī ņemt vērā K. Tomsona un K. Hāna, kā arī Šulces pētījumus par *E. foordi* skeleta elementu proporciju izmaiņām ontoģenēzē (Thomson, Hahn, 1968; Schultze, 1984). Tomsona un Hāna pētījumu rezultāti liecina, ka abu vairogu augšana garumā notiek izometriski. Šulce, pieļaujot iespēju, ka šis secinājums varētu būt pareizs, tomēr norāda uz postparietālo kaulu pastiprinātu augšanu garumā, ko gan ir grūti pārlicināši pierādīt, jo standartnovirze katrā izmēru klasē ir pārāk liela. Šulce ieteicis aprēķināt postparietālā vairoga un visa smadzeņu kapsulas pārsega garuma attiecību, ierēķinot arī ekstraskapulārās sērijas kaulu garumu, kuru gan nav iespējams salīdzināt ar Jarvika datiem, kuros šo kaulu garums nav ņemts vērā. *E. kurshi* gadījumā šī attiecība ir 0.34.

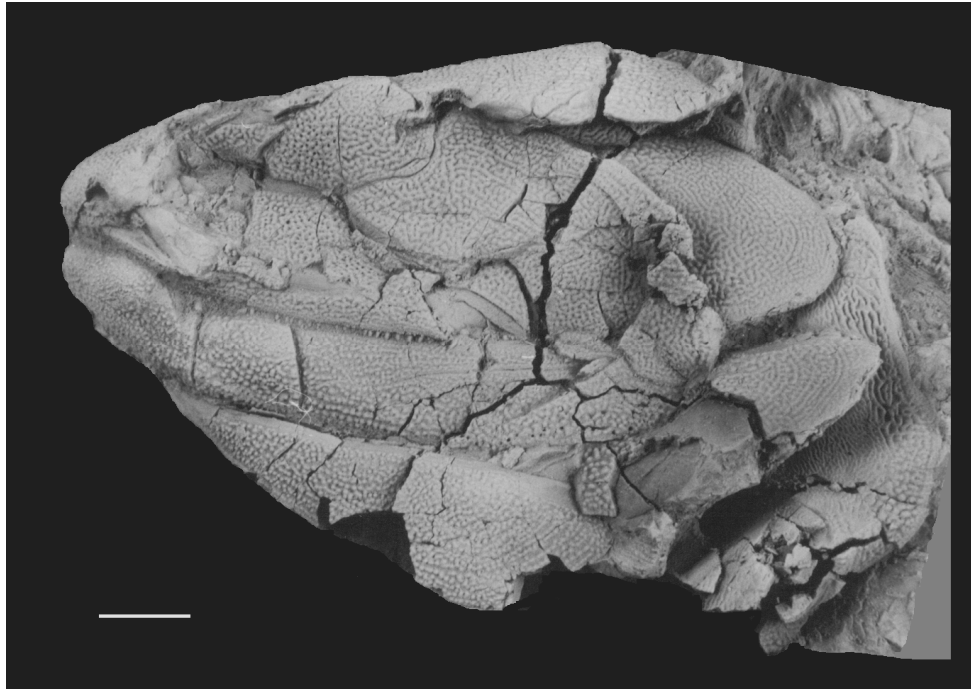
Apkopojot augstāk minēto, redzams, ka smadzeņu kapsulas pārsega bloku proporcijas sniedz zināmu priekšstatu par atšķirībām dzimtas ietvaros. Tomēr, kamēr nav pieejams pietiekami apjomīgs materiāls, ko būtu iespējams izmantot pazīmes mainības intervāla noteikšanai, šādu garuma attiecību sugas raksturošanai var lietot tikai līdzās citu uzbūves īpatnību aprakstam.

Uz parietālajiem un postparietālajiem kauliem redzamas liektas poru līnijas. Smadzeņu kapsulas dermālā pārsega aizmugurējo malu veido ekstraskapulārie kauli. *E. kurshi* materiālā mediālais kauls - *extrascapulare mediale* nav saglabājies, bet laterālais - *extrascapulare laterale*, tāpat kā *E. foordi* ir trīsstūra formas kauls; kaudāli vērtais stūris noapaļots.

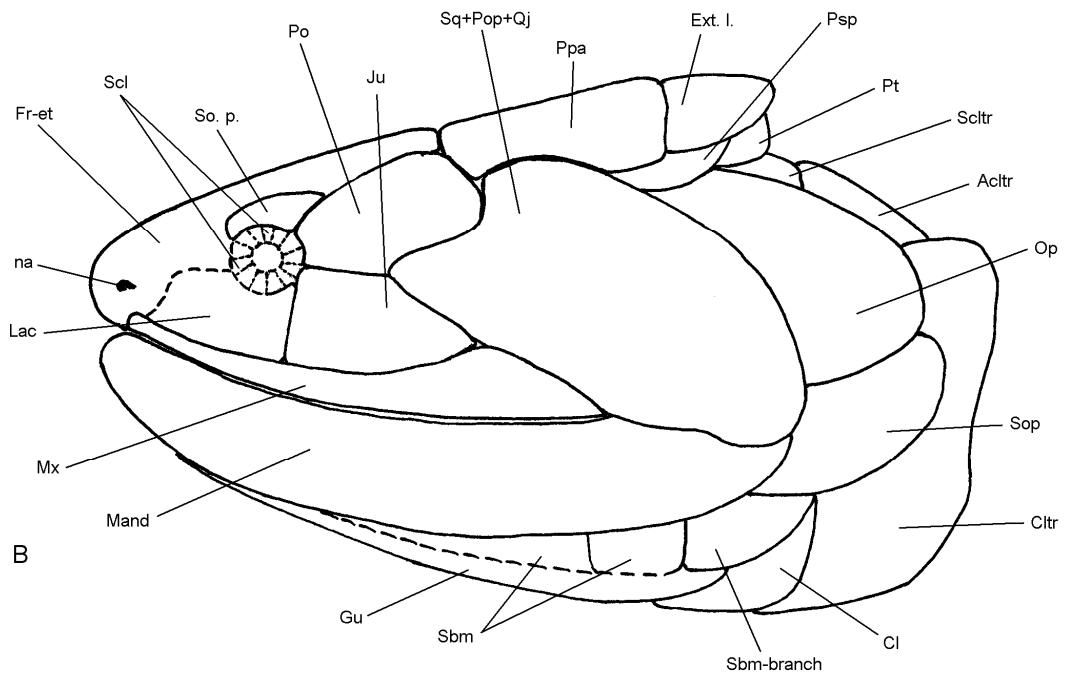
Kaulu virsmu klāj atsevišķi strupi pauguriņi un izliekti valnīši, kurus, acīmredzot, veido cieši kopā saauguši pauguriņi.

Vaiga plātne. Vaiga plātņi veido asaru kauls (*lacrimale*), vaiga kauls (*jugale*), aizacs kauls (*postorbitale*), zvīņas kauls (*squamosum*), augšžoklis (*maxillare*), preoperkulārais kauls (*praeoperculum*) un kvadrāta – vaiga kauls (*quadratojugale*) (3.6. attēls).

Tā kā nogulu kompaktēšanās gaitā zivs ķermenis ticis laterāli saplacināts, dermālie aukslēju kauli, atduroties pret vaiga plātnes apakšējo daļu, sadrupinājuši asaru un vaiga kaulu. Asaru kauls saglabājies ļoti fragmentāri; redzams tikai aizmugurējais augšējais stūris. Savukārt labi saskatāma augšžokļa dorsālā mala, kuru pārsedzis asaru un vaiga kauls. Augšžokļa aizmugurējās daļas augšmala uzgūlusi zvīņas kaula un kvadrāta – vaiga kaula ventrālajai malai. Vaiga kaula posterodorsālā slīpā mala bijusi savienota ar zvīņas kaulu, pārsedzot tā apakšējo malu, priekšējā un augšējā mala bijusi attiecīgi saistīta ar asaru un aizacs kaulu. Acīmredzot, acs orbītas apakšējo un aizmugurējo malu lielākoties veidojis asaru un aizacs kauls, turpretī tikai anterodorsālais vaiga kaula stūris varētu būt sniedzis līdz acs orbītai. Dorsāli no acs orbītu ieskaujošās aizacs kaula priekšējās malas tas bijis savienots ar aizmugurējo virsacs kaulu. Aizacs kaula aizmugurējie stūri ir izteikti noapaļoti un iegūļ virsdeniņu un zvīņas kaula uz priekšu vērstajās ielocēs.



A



B

3.6. attēls. *Eusthenopteron kurshi* sp. nov. Galvas skeleta uzbūve: A - parauga LDM 291/23a priekšējā daļa, B - rekonstrukcija. Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Apzīmējumi: Acltr – anokleitrums; Cl – atslēgas kauls; Cltr – kleitrums; Ext. l. – *extrascapulare laterale*; Fr-et – frontoetmoidālais vairogis; Gu – gulārais kauls; Ju – vaiga kauls; Lac – asaru kauls; Mand – apakšžoklis; Mx – augšžoklis; Op – vāka kauls; Po – aizacs kauls; Ppa – postparietālais vairogis; Psp. – postspirakulārais kauls; Pt – aizdeniņu kauls; Sbm – zemžokļa sērijas kauli; Sbm-branch – submandibulo-branhiostegālais kauls; Scl – sklerotikas gredzena kauli; Scltr – suprakleitrums; So. p. – aizmugurējais virsacs kauls; Sop – zemvāka kauls;

Sq+Pop+Qj – zvīņas, preoperkulārā un kvadrāta-vaiga kaula komplekss; na – nāss atvere. Ar pārtrauktu līniju atzīmētas kaulu šuves, kuru precīzu atrašanās vietu nav izdevies noteikt.

Figure 3.6. *Eusthenopteron kurshi* sp. nov. Structure of the head: A – anterior part of the specimen LDM 291/23a, B – reconstruction based on the same specimen. Scale bar – 10 mm. Abbreviations: Acltr – anocleithrum; Cl – clavicle; Cltr – cleithrum; Ext. l. – lateral extrascapular; Fr-et – parietal (frontoethmoidal) shield; Gu – gular; Ju – jugal; Lac – lacrimal; Mand – lower jaw; Mx – maxillary; Op – opercular; Po – postorbital; Ppa – postparietal shield; Psp. – postspiracular; Pt – posttemporal; Sbm – submandibulars; Sbm-branch – submandibulo-branchiostegal; Scl – sclerotic ring; Scltr – supracleithrum; So. p. – posterior supraorbital; Sop – subopercular; Sq+Pop+Qj – squamosal, preopercular and quadratojugal complex; na – nasal opening. Interrupted lines indicate sutures of uncertain pattern.

Raksturīgi, ka tālu uz priekšu izvirzīts zvīņas kaula priekšējais trīsstūrveida gals. *E. foordi* zvīņas kaula priekšējais gals atrodas iepretim frontoetmoidālā un postparietālā vairoga šuvei, turpretī *E. kurshi* tas sniedzas tālāk uz priekšu. Salīdzinot jauno formu ar citiem senākajiem tristihopterīdiem, novērojamas dažas atšķirības. *Eusthenopteron ? dalgleisiensis* aizacs kaula pakalējais izaugums sniedzas tālu uz aizmuguri līdz spirakulārajai atverei, praktiski nošķirot zvīņas kaulu no virsdeniņu kaula (Jarvik, 1950b, Fig. 8). *Tristichopterus alatus* vaiga kauls daudz lielākā mērā nekā *E. kurshi* gadījumā iesaistīts acs orbītas veidošanā; spriežot pēc parauga zīmējuma un rekonstrukcijas, šis kauls ietver aptuveni ceturto daļu acs orbītas (Traquair, 1875, Figs. 1, 11).

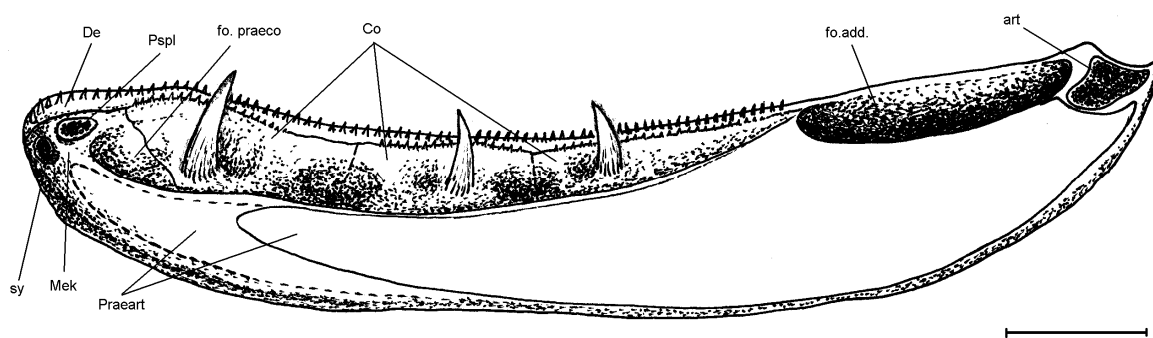
Zvīņas, preoperkulārais un kvadrāta-vaiga kauls paraugā LDM 291/23 savā starpā ir cieši saauguši. Kā norāda E. Vorobjova (Vorobjova, 1977, 20. lpp.) un kā novērots, iepazīstoties ar apjomīgo *E. foordi* materiālu, šie trīs aizmugurējie vaiga plātnes kauli dažādiem īpatņiem var būt saauguši dažādā mērā, un šo kaulu saaugšanas pakāpe nav uzskatāma par kādas formas raksturīgu pazīmi. Tā kā deformācijas dēļ kauli ir lielā mērā saplaisājuši, poru līnijas uz šiem kauliem nav atšķiramas.

Sensorie kanāli nav saskatāmi, bet atsevišķas poru atveres aizacs un vaiga kaula virsmā norāda infraorbitālā kanāla atrašanās vietu. Kaulu ornamentējums būtiski neatšķiras no tā, kas redzams uz smadzeņu kapsulas pārsega kauliem. Vienīgi jāatzīmē, ka valnīši, kas atrodas tālāk no kaula centra, orientēti paralēli tā malām.

Acs orbītas rajonā vietām saglabājušās plānas, taisnstūra formas plātnītes – sklerotikas gredzena elementi. Šīs plātnītes pārsegušas acs ābola malas.

Apakšžoklis (*mandibulare*). Raksturīgi, ka apakšžokļa aizmugurējais un it īpaši priekšējais gals ir izteikti uzlocīts (3.7. attēls), turpretim *E. foordi* apakšžokļa priekšgals tikai nedaudz uzliekts. Apakšžokļa ārējā virsmā labi saskatāma tikai šuve starp zobu kaulu (*dentale*) un infradentālās sērijas kauliem žokļa aizmugurējā daļā. Infradentālie kauli

savstarpēji un ar zobu kaulu apakšžokļa priekšējā daļā saauguši tik cieši, ka kaulu robežas noteikt nav iespējams. Paraugā LDM 291/23, acīmredzot, stūra kaula (*angulare*) un virsstūra kaula (*supraangulare*) apakšmalā, redzamas preoperkulo – mandibulārā sensorā kanāla poru atveres. Kanāla atvere labi saskatāma paraugā LDM 291/61; tā ir dorsāli vērsta un atrodas žokļa aizmugurējā galā cieši aiz locītavas virsmas. Starp locītavas kaulu (*articulare*) un virsstūra kaulu redzama vēl viena samērā liela, iespējams, asinsvada, kanāla atvere. Nevienam no *E. kurshi* apakšžokļa paraugiem nav *E. obruchevi* raksturīgie plātņveida izvirzījumi virsstūra un spleniālā kaula (*spleniale*) medioventrālajā malā (Vorobjova, 1977; Tab. XI Fig. 4, 5).



3.7. attēls. *Eusthenopteron kurshi* sp. nov. Apakšžokļa rekonstrukcija. Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Apzīmējumi: Co – koronoīdi; De – zobu kauls; Mek – Mekeļa kauls; Praeart – preartikulārais kauls; Pspl – parasimfizālā zobu plātnīte; art – apakšžokļa locītavas virsma; fo.add. – bedre, kurā stiprinājies *musculus adductor mandibulae*; fo.praeco – prekoronoidālā bedre; sy – simfizes šuve. Ar pārtrauktu līniju atzīmētas kaulu šuves, kuru precīzu atrašanās vietu nav izdevies noteikt.

3.7. attēls. *Eusthenopteron kurshi* sp. nov. Reconstruction of the lower jaw in mesial view.

Scale bar: 1 cm.

Abbreviations: Co – coronoids; De – dentary; Mek – Meckelian bone; Praeart – prearticular; Pspl – parasymphysial dental plate; art – articular surface; fo.add. – adductor fossa; fo.praeco – precoronoidal fossa; sy – symphysis. Interrupted lines indicate sutures of uncertain pattern.

Apakšžokļa ārējās malas kaulu ornamentējumu pārsvarā veido atsevišķi pauguriņi, kas ir mazliet smailāki nekā tie, kas redzami, piemēram, uz vaiga plātnes kaulu virsmas. Paraugs LDM 291/13 ir vienīgais, kurā redzama apakšžokļa mediālā mala (3.7. attēls). Tā kā paraugs ir stipri deformēts un saplaisājis, sīkākās uzbūves detaļas nav saskatāmas, tomēr vispārīgu priekšstatu par apakšžokļa iekšējās malas uzbūvi ir iespējams gūt.

Apakšžokli mediāli klāj preartikulārais kauls (*praearticulare*), kura virsma klāta sīkiem pauguriņiem – tā saucamo šagrēnu. Starp preartikulāro un zobu kaulu atrodas trīs

koronoīdi, kurus veido horizontālā plātņveida un laterālā, ar zobu kaulu saaugusī vertikālā daļa. Uz katra koronoīda atrodas viens zobs, kuram līdzās, zoba zaudēšanas gadījumā, attīstījies jauns. Visu trīs koronoīdu laterālās daļas augšmalā ir papildus sīkāku zobīņu rinda. Atšķirībā no *E. saeve-soederberghi*, kurai viens no aizmugurējā koronoīda laterālās zobu rindas zobiem ir ievērojami lielāks par pārējiem (Jarvik, 1937; Fig. 9), vai arī ir pat divi koronoidālo zobu pāri kā *E. foordi* (Jarvik, 1980; Fig. 125), *E. kurshi* gadījumā visi koronoīdu laterālās rindas zobiņi ir vienāda izmēra, un neviens no tiem nelīdzinās lielajam koronoidālajam zobam. Koronoīdu savstarpējo šuvju rajonā redzami padziļinājumi – koronoidālās bedres – tajās iegūlušī aukslēju kaulu zobi. Prekoronoidālajā bedrē, muti aizverot, ieslīdējuši lemeškaula zobi. Priekšējā koronoīda horizontālā plātņīte nesniedzas līdz preartikulārā kaula priekšējam galam. Tā rezultātā prekoronoidālajā bedrē atsedzas primārā apakšžokļa elements – Mekeļa kauls, kas, saaugot ar zobu kaulu, veido apakšžokļa priekšējo daļu. Mekeļa kaula priekšgala mediāli vērstajā malā redzams ovāls padziļinājums – šajā vietā savienojušies abu pušu apakšžokļi, veidojot simfīzi. Mazliet virs tās, Mekeļa kaula augstākajā daļā, atrodas parasimfizālā zobu plātne. Tā ir neliela, iegarena, laterālajā daļā nedaudz smailāka nekā mediālajā. Cik atļauj spriest parauga saglabāšanās pakāpe, *E. kurshi* parasimfizālās plātņītes zobiņi ir nelieli, vienāda izmēra un neveido izteiktas rindas.

Apakšžokļa aizmugurējā daļā mazliet vairāk kā ceturtdaļu no kopējā garuma aizņem padziļinājums, kurā stiprinājies apakšžokli kustinošā muskuļa (*musculus adductor mandibulae*) distālais gals. Aiz tā redzamajā apakšžokļa locītavas virsmā izšķirami divi atsevišķi padziļinājumi, kas liek domāt, ka šajā locītavas bedrītē iegulošo kvadrātkaula (*quadratum*) posteroventrālo stūri veidojuši divi zināmā mērā nodalīti izciļņi.

Operkulo-gulārās sērijas kauli. Paraugā LDM 291/23 (3.6. attēls) redzamais gulārais kauls (*gulare*), līdzīgi kā citiem tristihopterīdiem, ir slaidis trīsstūrveida kauls ar noapaļotu posteromediālo stūri. Gulārā kaula laterālajā malā uzgūlusi zemžokļa kaulu (*submandibulare*) rinda. Saglabājies tikai paša pēdējā, kaudāli tālākā, zemžokļa kaula priekšējais gals, toties labi saskatāmas gulārā kaula un submandibulo-branhiostegālā kaula (*submandibulo-branhiostegale*) neornamentētās malas, kuras pārsedzis šis zemžokļa kauls. Netālu no galvas priekšējā gala zem apakšžokļa saskatāmais nelielais, ovālais kauls, visticamāk, interpretējams kā vidējais gulārais kauls (*gulare mediale*).

Žaunu vāku veido divi lieli kauli: apakšējais – zemvāka kauls (*suboperculum*), un tā augšmalu pārsedzošais vāka kauls (*operculum*). Raksturīgi, ka vāka kaula augstums ir vairāk kā divas reizes lielāks par zemvāka kaula augstumu. Citām senāko tristihopterīdu sugām, kuras pārstāvētas ar salīdzināmu materiālu – *Eusthenopteron foordi* un *Eusthenopteron ? dalgleisiensis*, vāka un zemvāka kaula izmēri ir aptuveni vienādi. Arī *Tristichopterus alatus* vāka kauls ir tikai mazliet augstāks par zemvāka kaulu (Traquair, 1875, Fig. 6). Vāka kaula priekšējo malu pārsegusi vaiga plātnes aizmugurējā mala, savukārt augšmalai uzgūlis postspirakulārais kauls (*postspiraculare*). Postspirakulārais kauls – tikai tristihopterīdiem raksturīgais galvas skeleta elements, dorsāli savienots ar tabulāro kaulu un *extrascapulare laterale*.

Plecu joslas skelets. Kleitruma (*cleithrum*) dorsālās plātnītes virsmi raksturīgs tīklveida (retikulārs) ornaments; ventrāli vērstajai daļai izteiktāks sīku pauguriņu ornaments (3.8. A attēls). Krasi izceļas atslēgas kaula (*clavicula*) klātā anteroventrālā izauguma priekšējā, neornamentētā mala. Paraugā LDM 291/62 saglabājies arī plecu joslas iekšējais skelets – skapulokorakoīda (*scapulocoracoideum*) komplekss (3.8. B attēls). Redzama visiem osteolepiformiem tipiskā kompleksa uzbūve – skapulokorakoīds ar kleitrumu saaudzis trijos punktos. Kaudāli vērstā glenoidālā izauguma raupjā virsma iezīmē laukumiņu, kurā stiprinājies augšdelma kaula (*humerus*) proksimālais gals. Virs un zem glenoidālā izauguma redzama, attiecīgi, supraglenoidālā un suprakorakoidālā atvere.

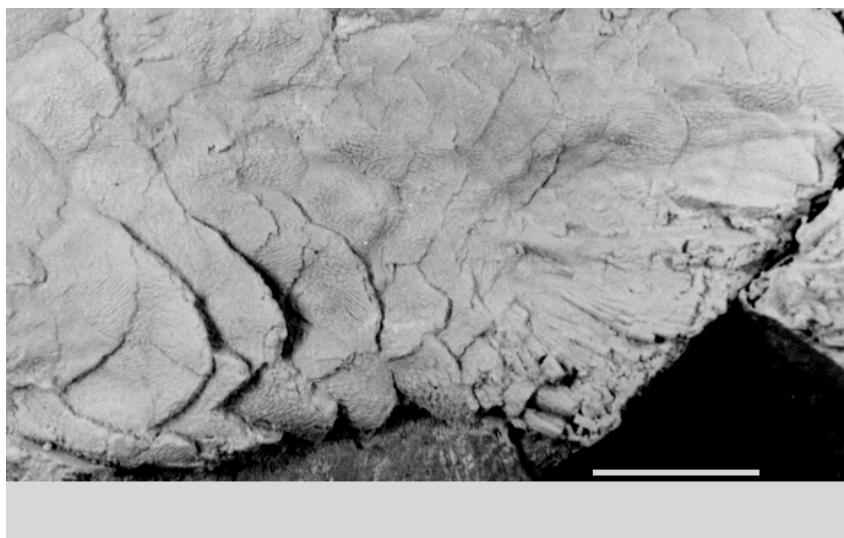
Kleitruma dorsālā plātņveida daļa uzgūlusi anokleitruma (*anocleithrum*) apakšējam galam, un suprakleitrums (*supracleithrum*) pārsedzis anokleitruma augšdaļu.



3.8. attēls. *Eusthenopteron kurshi* sp. nov. Kleitrum (paraugs LDM 291/62): A – ārējā virsma; B – iekšējā virsma ar skapulokorakoīda kompleksu. Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Figure 3.8. *Eusthenopteron kurshi* sp. nov. cleithrum (LDM 291/62): A - lateral view; B – mesial view with scapulocoracoideum. Scale bar – 10 mm.

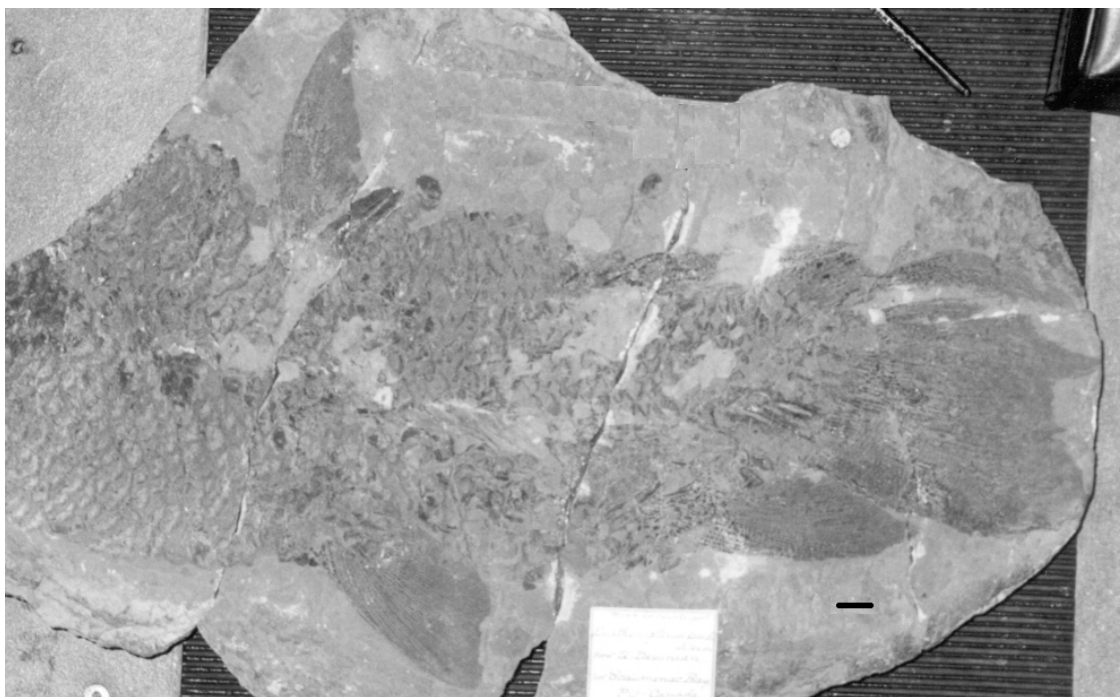
Zvīņojums, ķermeņa ass un spuru skelets. *E. kurshi* zvīņu izskats atbilst tradicionālajam tristihopterīdu zvīņu aprakstam: apaļas, iekšējā virsmā ovāls izcilnītis, nepārklāto (aptuveni ceturtdaļu) zvīņas virsmu klāj smalku, gareniski vērstu, mazliet viļņotu valnīšu ornaments (3.9. attēls). Diemžēl, zvīņojuma saglabāšanās pakāpe nav pietiekama, lai būtu iespējams sastādīt zvīņu formulu.



3.9. attēls. *Eusthenopteron kurshi* sp. nov. Zvīņojuma fragments starp pirmo un otro muguras spuru (LDM 291/23b). Mēroga lineāla garums – 10 mm.
Figure 3.9. *Eusthenopteron kurshi* sp. nov. Squamation fragment between the first and second dorsal fin (LDM 291/23b). Scale bar – 10 mm.

Spuru iekšējais skelets – bazālijas un radiālijas nav atsegts, un saskatāmas tikai lepidotrihijas. Paraugā LDM 291/23 astes spuras pakaļējā malā nav visai tālu atpakaļ izvirzīto spuras pagarinājumu, kas labi saskatāmi *E. foordi* paraugos spuras augšmalā, apakšmalā un vidusdaļā. Tomēr lepidotrihiju diametrs *E. kurshi* astes spuras dorsālajā un ventrālajā malā ir salīdzinoši lielāks nekā vidusdaļas lepidotrihijām, kas varētu norādīt, ka arī šai formai bijuši šādi pagarinājumi vismaz spuras augšmalā un apakšmalā.

E. kurshi astes spuras dorsālā daiva veido trešdaļu astes spuras augstuma. Darba sākumā jau norādīti pastāvošie viedokļi par šīs augstuma attiecības pielietojamību *Tristichopterus* un *Eusthenopteron* ģints atšķiršanai. Šajā sakarā jānorāda uz Eskjuminakas svītas nogulumos atrasto *E. foordi* paraugu P. 6794 (3.10. attēls) Britu Dabas Vēstures muzeja (NHM) paleontoloģiskajā kolekcijā Londonā. Paraugā redzamās astes spuras dorsālās un ventrālās daivas augstums ir attiecīgi 2.0 un 5.9 cm - proporcija, kas atbilst *Tristichopterus alatus* materiālā novērotajai. Gaidītajam neatbilstošos augstuma mērījumu rezultātus nevar izskaidrot ar to, ka dorsālās daivas lepidotrihijas būtu ciešāk sakļautas nekā lepidotrihijas ventrālajā daivā. Ja šo novērojumu interpretācija ir pareiza, astes spuras daivu augstuma proporcijas lielās mainības dēļ šī pazīme nevarētu tikt izmantota ģinšu nodalīšanai.



3.10. attēls. *Eusthenopteron foordi*. Ķermeņa aizmugurējā daļa (NHM P. 6794). Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Figure 3.10. *Eusthenopteron foordi* posterior end of the body (NHM P. 6794). Scale bar – 10 mm.

Ķermeņa ass skelets atsedzas tikai vienā vietā – ķermeņa priekšējā galā netālu aiz galvas, kur nolupis zvīņojums. Saskatāmas apakšējā galā mazliet platākās skriemeļu ventrālās arkas, kādas aprakstītas arī citām tristihopterīdu sugām (Andrews, Westoll, 1970a, 1970b).

PIEZĪMES. Atsevišķu *Eusthenopteron* sugu (*E. obruchevi*, *E. traquairi*, *E. saevesoederberghi*) fragmentārā un nepilnīgā materiāla dēļ iespējas salīdzināt citas pazīmes ir ierobežotas. Par *E. farloviensis*, kas tikai R. Klotjē publikācijā (Cloutier, 1996) tiek attiecināta uz *Eusthenopteron* ģinti (sk. piezīmes pie *Eusthenopteron* ģints raksturojuma), līdz šim nav izdevies iegūt nekādus materiāla apraksta datus.

Jarvikina Vorobyeva, 1960

- 1889 *Cricodus* – Rohon, s. 49.
- 1889 *Dendrodus* – Rohon, s. 49.
- 1937 *Eusthenopteron* – Jarvik, p. 90.
- 1960 *Eusthenodon* – Vorobjova, p. 121.
- 1962 *Eusthenodon* – Vorobjova, p. 65 - 66.

TIPISKĀ SUGA. *Jarvikina wenjukowi* (Rohon, 1889).

SASTĀVS. Monotipiska ģints, pārstāvēta ar vienīgo sugu - *Jarvikina wenjukowi* (Rohon, 1889).

***Jarvikina wenjukowi* (Rohon, 1889)**

- 1889 *Cricodus (Polyplocodus) Wenjukowi* – Rohon, s. 49; Taf. 1 Figs. 1, 5, 9.
1889 *Dendrodus biporcatus* – Rohon, s. 49; Taf. 1 Figs. 3, 4, 11.
1937 *Eusthenopteron wenjukowi* – Jarvik, pp. 90 – 112; Figs. 10 - 17.
1960 *Eusthenodon wenjukowi* – Vorobjova, p. 121 – 128; Fig. 1-3, 4д, 5б.
1962 *Eusthenodon wenjukowi* – Vorobjova, p. 66 – 72; Fig. 2, 7, 8, 18, 21; Tab. II, III Fig. 1 – 3, IV, V Fig. 1, 3 – 6, VI, VII Fig. 1 – 4, VIII Fig. 1.
1977 *Jarvikina wenjukowi* - Vorobjova, p. 182 – 192; Fig. 9а, б, Fig. 15 б, Fig. 43; Tab. XI Fig. 6, 7, Tab. XII.

PAPILDINĀTĀ ĢINTS UN SUGAS DIAGNOZE. Aizmugurējā virsacs kaula (*supraorbitale posterior*) kaudāli vērsta izaugums ir garāks par acs orbītas dorsālo malu veidojošo šā kaula daļu. Pineālā atvere atrodas kaudāli tālāk nekā *Eusthenopteron* ģints sugām. Augšžokļa paaugstinājums kaula aizmugurējā daļā vāji izteikts. Apakšžokļa priekšējais gals zems; apakšžoklis visaugstākais ir iepretim aizmugurējā koronoīda pakaļējam galam. Premaksilāro zobu skaits 20.

ATRADNE UN STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA. Sjass (Сясь) уре, Ļeņingradas apgabals, Krievija; Daugavas reģionālais stāvs, Franass stāvs, augšdevons.

HOLOTIPS. ПУМГ, paraugs no Rohona kolekcijas Nr. 76, etmosfenoīds; Sjass (Сясь) уре, Ļeņingradas apgabals, Krievija; Porhovas slāņi, Daugavas reģionālais stāvs, Franass stāvs, augšdevons (Jarvik, 1937, Figs. 10, 11).

MATERIĀLS. ПИН 2986/2, ПИН 2986/8, ПИН 54/106, ПИН 54/112, ПИН 54/113, ПИН 54/114, ПИН 54/116, ПИН 54/117, ПИН 54/121, ПИН 54/120, etmoīds ar frontoetmoidālā vairoga fragmentu; ПИН 54/152, etmosfenoīda aizmugurējā daļa; ПИН 2917/9 apakšžoklis, ПИН 54/125 - 129, apakšžokļa priekšējās daļas fragments; ПИН 54/146, ПИН 54/158, ПИН 54/189, virsstūra kaula (*supraangulare*) fragments; ПИН 54/150, apakšžokļa aizmugurējais gals; ПИН 54/123, smadzeņu kapsulas otiko-okcipitālais nodalījums un postparietālais vairogs; ПИН 2917/17, postparietālais vairogs, ПИН 54/154, zvīņas, LDM 63/322, kleitruma fragments.

PIEZĪMES. Jau E.Vorobjova (Vorobjova, 1977) norādījusi uz *Jarvikina* atradumiem devona iežu atsegumos Andomas kalnā. Ievācot paleontoloģisko materiālu šajā atradnē, iegūtas ļoti fragmentāras apakšžokļa atliekas, kas iespējams attiecināmas uz *Jarvikina wenzukowi*.

Platycephalichthys Vorobyeva, 1959

TIPISKĀ SUGA. *Platycephalichthys bischoffi* Vorobjeva, 1959

PAPILDINĀTĀ DIAGNOZE. Liela izmēra zivis, apakšžokļa garums var sasniegt pat 39 cm. Aizacs kauls (*postorbitale*) nesniedzas līdz acs orbītai, un tās augšējo, aizmugurējo un apakšējo malu veido aizmugurējais virsacs kauls (*supraorbitale posterior*) un asaru kauls (*lacrimale*). Zobu kaulu priekšdaļā divi zobi lielāki par pārējiem. Lai gan augšžokļa aizmugurējā daļa augstāka par priekšējo, izteiktu dorsālo izvirzījumu tā neveido.

SASTĀVS. Bez tipiskās sugas ģintī ietilpst arī *Platycephalichthys rohoni* Vorobjeva, 1959 un *P. skuenicus* Vorobjeva, 1962.

IZPLATĪBA. Augšdevona nogulumu Latvijā un Krievijas ziemeļrietumu apgabalos.

PIEZĪMES. Tā kā materiāls ir ļoti fragmentārs, vienīgā drošā pazīme, kas norāda uz *Platycephalichthys* piederību tristihopterīdiem, ir kosmīna slāņa trūkums. Kaulu ornamentējumam raksturīgi, ka atsevišķo pauguriņu un valnīšu šķautnes, īpaši apakšžokļa ārmalas kauliem, ir smailākas, tomēr, piemēram, *P. skuenicus* zvīņas kaulu klājošie valnīši ir noapaļoti un, līdzīgi kā citu tristihopterīdu gadījumā, saauguši, veidojot tīklveida rakstu.

***Platycephalichthys bischoffi* Vorobjeva, 1959**

(3.11.-3.13. attēls)

1959 *Platycephalichthys bischoffi* - Vorobjova-Blohina, p. 96 – 100; Fig. 1, 2.

1962 *Platycephalichthys bischoffi* - Vorobjova, p. 73 – 79; Fig. 10 – 13, 15, 17; Tab. IX, X Fig. 1, 2, XI-XVI, XVII Fig. 1.

1977 *Platycephalichthys bischoffi* - Vorobjova, p. 193 – 197; Fig. 44; Tab. XIII Fig. 4-5, XIV Fig. 1.

PAPILDINĀTĀ DIAGNOZE. Apakšžokļa priekšējais gals zemāks par aizmugurējo. Liela prekoronoidālā bedre. Aizmugurējam koronoīdam viens liels, koronoidālo zobu pāris.

Etmoidālā vairoga maksimālā garuma/platuma attiecība – 1.58. Postparietālā vairoga platums 1.38 reizes lielāks nekā vairoga garums.

ATRADNE UN STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA. Imula pie Kalnarājiem, Abava, Velna ala, Latvija; Lovates (Ловать) upe, Novgorodas apgabals, Andoma, Vologdas apgabals Krievija; Sņežas un Pamūšas reģionālais stāvs, Andomas svīta, Franas stāvs, augšdevons.

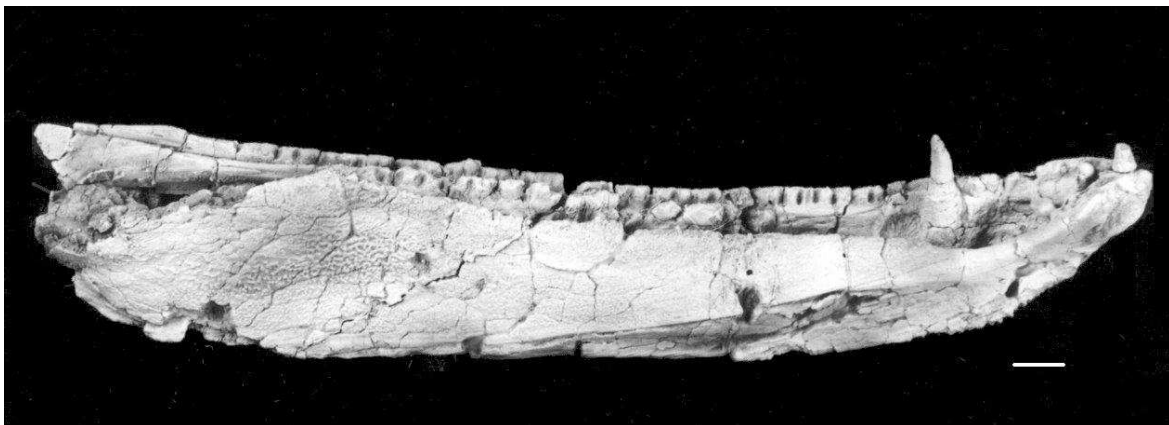
HOLOTIPS. ПИН 54/155, etmoīds ar frontoetmoidālo vairogu; Lovates upe, Novgorodas apgabals, Krievija; Sņežas reģionālais stāvs, Franas stāvs, augšdevons.

MATERIĀLS. ПИН 54/156, ПИН 54/162, LDM 99/60, LDM 43/1004, apakšžoklis; LDM 87/12 zobu kaula fragments; ПИН 54/160a, ПИН 2917/7, etmoīds ar etmoidālo vairogu; ПИН 54/160, ПИН 54/163, ПМ СПУ 45-2, etmoīda fragments; ПИН 2917/22, etmoidālā vairoga fragments; ПИН 54/159, aukslēju-kvadrātkauls; ПИН 54/161, kleitruma fragments; ПИН 54/192, ПИН 54/183, asaru (*lacrimale*) - vaiga (*jugale*) kaula komplekss; LDM G 99/61, vaiga plātnes fragments; ПИН 54/195, augšžoklis; ПИН 54/196a, premaksilārais kauls (*praemaxillare*); ПИН 2917/4, postparietālais vairogs; ПИН 54/183, koronoīds.

APRAKSTS UN INTERPRETĀCIJA

Аpakšžoklis. Аpakšžokļa (3.11. attēls) laterālo sienu veido cieši saauguši infradentālie kauli, kurus dorsāli pārsedz zobu kauls. Zobu kauls sniedzas līdz pat locītavas kaulam (*articulare*), veidojot adduktora muskuļa bedres augšējo laterālo malu. Raksturīgi, ka zobu kaula priekšējā galā ir pāris lielāka izmēra zobu, kas ir aptuveni 3-4 reizes masīvāki par pārējiem zobu kaula zobiem.

Visu trīs koronoīdu laterālās plātnes augšmalā ir mazāku zobiņu rinda. Diviem priekšējiem koronoīdiem koronoidālie zobi ir lielāki salīdzinot ar trešā koronoīda zobiem.



3.11. attēls. *Platycephalichthys bischoffi* apakšžoklis (LDM G 99/60; Latvija, Imula pie Kalnarājiem; Ogres svīta). Mēroga lineāla garums – 10 mm.
Figure 3.11. *Platycephalichthys bischoffi* lower jaw (LDM G 99/60; Latvia, Imula River near Kalnarāji; Ogre Formation). Scale bar – 10 mm.

Žokļa mediālo virsmu veido preartikulārais kauls, kas apakšmalā ar Mekeļa kaula starpniecību savienots ar infradentālajiem kauliem un žokļa distālajā galā saplūst ar Mekeļa kaulu, nerasniedzot simfīzes šuvi.

Smadzeņu kapsulas pārsegs. Etmoidālā vairoga maksimālā garuma / platuma attiecība – 1.58. Pineālā atvere atrodas tālu vairoga pakaļējā daļā – par 2/3 no postorbitālās daļas garuma. Spriežot pēc kaulu šuvju izvietojuma etmoidālā vairoga laterālajās malās, domājams, ka aizacs kauls nav sniedzis līdz acs orbītas izgriezumam un acs orbītas aizmugurējo malu veidojis pakaļējais virsacs kauls (*supraorbitale posterior*).

Smadzeņu kapsulas etmoidālās daļas uzbūve nav zināma pilnībā. Pieejamie paraugi, tai skaitā neseni vākumi Galvenā devona lauka ziemeļaustrumu daļā Andomas kalnā ļauj raksturot etmoīda priekšējās daļas uzbūvi (3.12. attēls). Raksturīgs apikālās bedres neliels dziļums – rostopremaksilārajiem kauliem nelielā attālumā pieguļ pāra lemeškauli (*vomer*), uz kuru priekšējām malām atrodas sīkāku zobu rinda. Lemeškaulu horizontālā plātne balsta masīvus lielos zobus – pa vienam uz katra no tiem.



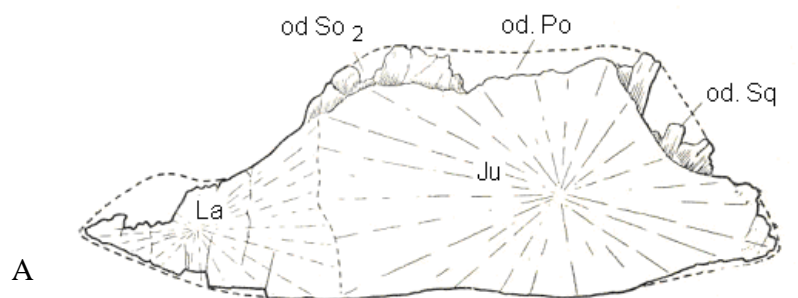
3.12. attēls. *Platycephalichthys bischoffi* etmoīds. A - etmoīda uzbūve (pēc Vorobjova, 1962); B - skatā no priekšpusēs (paraugs ПИМ СПУ 45-2, Krievija, Vologdas apgabals, Andomas kalns; Andomas svīta); C - ventrāli (ПМ СПУ 45-2, Krievija, Vologdas apgabals, Andomas kalns; Andomas svīta). Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Figure 3.12. *Platycephalichthys bischoffi* ethmoideum. A – anterior portion of ethmoideum (after Vorob'eva, 1962); B – frontal view (specimen ПИМ СПУ 45-2, Russia, Vologda district, Andoma Hill; Andoma Fm.); C – ventral view (ПМ СПУ 45-2, Russia, Vologda district, Andoma Hill; Andoma Fm.). Scale bar – 10 mm.

Postparietālais vairogs. To veidojošie kauli ir cieši saauguši un atsevišķu kaulu šuves nav izšķiramas. Postparietālā vairoga platums 1.38 reizes lielāks nekā vairoga garums.

Vaiga plātne. Nevar piekrist iepriekšējā autora piedāvātajai interpretācijai attiecībā uz paraugu ПИИ 54/183 (Vorobjova, 1962; Text-Fig. 10; Pl. XIV Fig. 1), saskaņā ar kuru pārspīlēti vaiga plātnes izmēri. Paraugu ПИИ 54/192 un LDM G 99/61 detalizēta izpēta liek secināt, ka paraugā ПИИ 54/183 redzamās vaiga plātnes lielāko daļu veido tieši zvīņas nevis vaiga kauls, un platā šuves virsma (Vorobjova, 1962; od.Sq), kas sākotnēji uzskatīta par šuvi savienojumam ar zvīņas kaulu, patiesībā ir tā daļa, kur uzguļ priekšvāka kaula (*preoperculum*) ventrālā mala (3.13. A attēls). Paraugā LDM 99/61 zvīņas un priekšvāka kaula šuve gan nav izsekojama viscaur, tomēr uzskatāmi vērojams pārklājošo virsmu raksturs priekšējā un

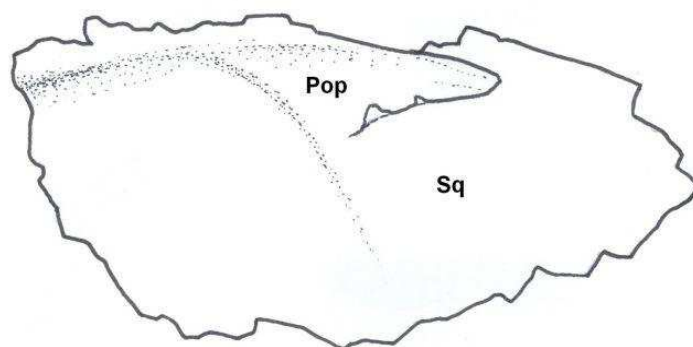
pakaļējā daļā (3.13. B, C attēls). Priekšvāka kaula priekšējo galu pārsedz zvīņas kaula augšmala. Priekšvāka kaula vidusdaļā abi kauli, acīmredzot, veido šauru šuvi gar kaulu šķautnēm. Savukārt priekšvāka kaula posteroventrālā mala uzguļ zvīņas kaulam, pārsedzot tā augšējo pakaļējo malu, ko var labi saskatīt arī apskatot paraugu šķērsgriezumā – vietā, kur vaiga plātnes mala ir nolūzusi.



A



B



C

3.13. attēls. *Platycephalichthys bischoffi* vaiga plātnes fragments: A - pēc Vorobjova, 1962; B un C - paraugs LDM G 99/61. Mēroga lineāla garums – 10 mm.
Apzīmējumi: Ju – jugale; La – asaru kauls; Pop – *praeoperculare*; Sq – zvīņas kauls.

Figure 3.13. *Platycephalichthys bischoffi* cheek plate fragment: A - after Vorobyeva, 1962; B and C - specimen LDM G 99/61. Scale bar – 10 mm.

Abbreviations: Ju – jugal; La – lacrimal; Pop – praeoperculae; Sq – squamosal.

Papildus apstiprinālum šādai vaiga plātnes uzbūves interpretācijai sniedz vaiga kanāla izvietojums, kas izsekojams plātnes viscerālajā virsmā, kur redzams kā tas turpinās no zvīņas kaula priekšvāka kaulā. Diemžēl nav izsekojamas asaru, vaiga un zvīņas kaula savstarpējās šuves un nav arī skaidrs, cik pilnīgi šie kauli ir saglabājušies pieejamajos paraugos. Līdz ar to arī grūti argumentēti spriest par to, vai un cik lielā mērā vaiga kauls *Platycephalichthys* ir iesaistīts acs orbītas veidošanā. Nav zināmas arī kvadrāta-vaiga kaula aprises.

Augšžokļa kauls ir caurmērā vienlīdz zems visā tā garumā. Tā pakaļējais gals nelielā joslā pārsedz zvīņas kaulu, bet augšžokļa priekšējai un vidējai daļai acīmredzot uzgūlis asaru, vaiga un iespējams arī zvīņas kauls.

***Platycephalichthys rohoni* Vorobjeva, 1959**

- 1889 *Cricodus (Polyplocodus) Wenjukowi* – Rohon, s. 49, 52; Taf. I Fig. 6.
1959 *Platycephalichthys rohoni* - Vorobjova-Blohina, p. 100 – 101; Fig. 3.
1962 *Platycephalichthys rohoni* - Vorobjova, p. 80 – 81; Fig. 26; Tab. XVIII Fig. 1.
1977 ? *Platycephalichthys rohoni* - Vorobjova, p. 197 – 198; Tab. XIII Fig. 1-2.

PAPILDINĀTĀ DIAGNOZE. Prekoronoidālā bedre neliela. Spleniālais un postspleniālais kauls veido medioventrāli vērstu plātņveida izvirzījumu.

ATRADNE UN STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA. Ojaņas (Оянь) upe, Ļeņingradas apgabals, Krievija; Pļaviņu reģionālais stāvs, Franass stāvs, augšdevons.

HOLOTIPS. ПУМГ, paraugs no Rohona kolekcijas Nr. 76, etmoīds ar frontoetmoidālā vairoga fragmentu; Ojaņas upe, Ļeņingradas apgabals, Krievija; Pleskavas svīta, Pļaviņu reģionālais stāvs, Franass stāvs, augšdevons.

MATERIĀLS. ПИИ 2917/13, apakšžokļa priekšējās daļas fragments; ПИИ 2917/15, zvīņa.

PIEZĪMES. Vorobjovas minētās atveres frontoetmoidālā vairoga priekšējā daļā (Vorobjova, 1962, 1977), visticamāk, veidojušās, nepilnīgi saaugot to veidojošajiem kauliem, un nebūtu uzskatāmas par būtisku pazīmi.

Zināšanas par šīs sugas morfoloģiju ir ārkārtīgi trūcīgas fosilā materiāla nelielā apjoma dēļ. Zināmu priekšstatu par apakšžokļa uzbūvi sniedz apakšžokļa priekšējās daļas fragments, kas iegūts tipiskajā atradnē, kur sugas holotips – Pleskavas svītas iežu atsegumā pie Ojaņas upes. Pretstatā citu *Platycephalichthys* sugu pārstāvjiem, raksturīga krasi izvirzīta spleniālā kaula lāpstveida plātnīte ventrāli no simfīzes. Jāatzīmē arī, ka prekoronoidālā bedre ir salīdzinoši neliela.

***Platycephalichthys skuenicus* Vorobjeva, 1962**

(3.14.-3.15. attēls)

1962 *Platycephalichthys skuenicus* - Vorobjova, p. 80; Tab. XVII Fig. 2.

1977 *Platycephalichthys skuenicus* - Vorobjova, p. 198 – 200; Fig. 45; Tab. XIII Fig. 7, XIV Fig. 2, 3.

PAPILDINĀTĀ DIAGNOZE. Spleniālā kaula medioventrālā mala tālu izvirzīta ventrāli, tādējādi apakšžokļa priekšējās un aizmugurējās daļas augstums vienāds. Prekoronoidālā bedre liela. Postparietālā un zvīņas kaula ornamentējumā dominē savstarpēji saauguši valnīši.

ATRADNE UN STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA. Skujaine, Latvija; Tērvetes svīta, Švētes reģionālais stāvs, Famenas stāvs, augšdevons.

HOLOTIPS. ПИИ 54/175, apakšžoklis, Skujaine, Latvija; Tērvetes svīta, Švētes reģionālais stāvs, Famenas stāvs, augšdevons.

MATERIĀLS. LDM 100/540, postparietālais vairogs; ПИИ 1491/46, apakšžoklis; LDM 100/537, apakšžokļa fragments; LDM 100/333, zobu kaula fragments; LDM 100/480, postspleniālais kauls; LDM 100/313, zvīņas kauls; LDM 100/479, atslēgas kaula fragments; LDM 100/387, kleitruma medioventrālā daļa.

APRAKSTS UN INTERPRETĀCIJA

Apakšžoklis. *P. skuenicus* apakšžokļa (3.14. attēls) uzbūve principiāli neatšķiras no tās, kas aprakstīta augstāk, raksturojot *P. bischoffi* uzbūvi. Jāuzsver gan būtiskākās atšķirības. Spleniālā kaula medioventrālā mala tālu izvirzīta ventrāli, tādējādi apakšžokļa priekšējās un aizmugurējās daļas augstums vienāds, pretstatā *P. bischoffi* apakšžokļa priekšējā daļa ir zemāka, savukārt *P. rohoni*, cik zināms, spleniālā kaula izvirzījums ir lāpstveida un nestiepjās

visa kaula garumā. Infradentālie kauli parasti ir cieši saauguši un to savstarpējās šuves nav izsekojamas. Vienīgi paraugā LDM G 100/537 redzams stūra kauls (*angulare*), kas aizņem lielu daļu apakšžokļa laterālās virsmas gar visu aduktora muskuļa bedri un līdz pakaļējā koronoīda priekšējam galam, kur tam uzguļ postspleniālais kauls, kas gan šajā paraugā nav saglabājies pilnībā. Apakšžokļa proksimālajā galā stūra kaula augšmalu pārsedz virsstūra kauls (*supraangulare*), kas kopumā ir uz pusi mazāks nekā stūra kauls.

P. skuenicus apakšžokļa ornamentējumā dominē individuāli pauguriņi, kas savstarpēji saplūduši mazākā mērā nekā tas vērojams *P. bischoffi*. Zobu kaula priekšējā galā zobu rindā līdzās mazajiem ir viens liels zobs, kas pēc izmēra līdzinās koronoidālajiem zobiem.

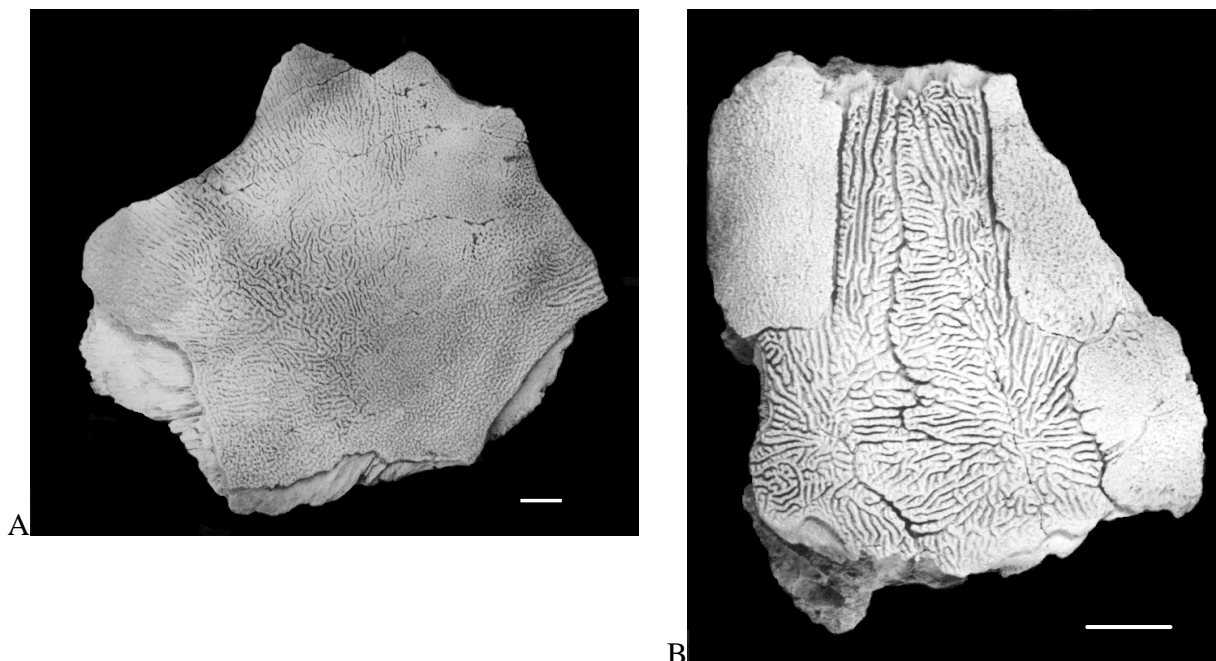


3.14. attēls. *Platycephalichthys skuenicus* apakšžoklis (paraugs ПИИ 1491/46; Skujaine, Tērvetes svīta). Mēroga lineāla garums – 10 mm.
Figure 3.14. *Platycephalichthys skuenicus* lower jaw (specimen ПИИ 1491/46; Skujaine, Tervete Formation). Scale bar – 10 mm.

Vaiga plātne. No vaiga plātnes kauliem zināma vien zvīņas kaula uzbūve. Zvīņas kaula forma (paraugs LDM 100/313) (3.15. A attēls) būtiski neatšķiras no citiem tristihopterīdiem raksturīgās. Labi saskatāmas aizacs un vaiga kaula, kā arī augšžokļa pārklātās zvīņas kaula malas. Zvīņas kaula pakaļējā mala nav saglabājusies, līdz ar ko nav datu par savienojumu ar kvadrāta - vaiga kaulu. Nelielā iecirknī zvīņas kaula aizmugurējā malā saskatāms šuves laukumiņš, kuram uzgūlusi priekšvāka kaula anteroventrālā mala. Tā priekšējais gals savukārt iegūlis zem zvīņas kaula augšmalas, līdzīgi kā tas vērojams *P. bischoffi* paraugos.

Zvīņas kaula ornamentējums raksturojams kā retikulārs – atšķirībā no *P. bischoffi* tuberkulārā ornamenta šeit pauguriņi blīvi izvietoti valnīšos, kas kopumā veido tīklojuma veida rakstu. Smadzeņu kapsulas pārsegs. 3.15. B attēlā redzams postparietālais vairogs. Ar zināmām šaubām šis atradums pagaidām tiek attiecināts uz *P. skuenicus*. Lai gan uzbūves kopējās iezīmes atbilst tristihopterīdiem raksturīgajām, bažas izraisa postparietālo vairogu veidojošo

kaulu ornamentējuma atšķirības, kas nav vērojamas, piemēram, *P. bischoffi*, kur kaulu ornamentējums ir viendabīgs. Paraugā LDM G 100/540 saskatāms postparietālo kaulu izteikti atšķirīgais ornamentējums – zaroti, savstarpēji saauguši valnīši ar dziļām rievām starp tiem. Savukārt starpdeniņu (intertemporale) un virsdeniņu (supratemporale) kaulu virsmu klāj smalki zemi pauguriņi.



3.15. attēls. *Platycephalichthys skuenicus*. A – zvīņas kaula ārējā virsma (paraugs LDM 100/313; Skujaine, Tērvetes svīta), B – postparietālā vairoga ārējā virsma (paraugs LDM 100/540; Skujaine, Tērvetes svīta). Mēroga lineāla garums – 10 mm.
 Figure 3.15. *Platycephalichthys skuenicus*. A – squamosal (specimen LDM 100/313; Skujaine, Tervete Formation), B – postparietal shield (dorsal view) (specimen LDM 100/540; Skujaine, Tervete Formation). Scale bar – 10 mm.

OSTEOLEPIFORMES JARVIK, 1942

OSTEOLEPIDIDAE Cope, 1889

Osteolepidīdu dzimtas zivis kopumā ir labāk izpētītas, nekā tristihopterīdi. To veicinājuši daudzskaitlīgi dažādu sugu zivju veselu skeletu atradumi Skotijā. Kopš 19. gs. sākuma dažādu institūciju kolekcijās uzkrāts liels fosiliju skaits, kas ļāvis statistiski apstrādāt šo materiālu un definēt dažāda ranga taksoniem raksturīgos parametrus (Jarvik, 1948, 1950b, 1980). Vairums izvirzīto pazīmju ir kvantitatīvas un tiek izteiktas kā dažādu skeleta elementu garuma un platuma attiecība. Lielais materiāla apjoms ļāvis konstatēt visai plašu iekšsugas mainību, kas fosiliju drošai identificēšanai prasa izmantot visu pieejamo datu kompleksu. E. Jarvika ieteiktā mērījumu shēma (2.2. attēls) pēc to ieviešanas 1948. gadā tikusi izmantota vairākos sekojošos pētījumos, kur analizēts osteolepidīdu taksonomiskais sastāvs (Vorobyeva, 1977; Newman, Blaauwen, 2007). Lai nodrošinātu fosilā materiāla un datu salīdzināmību, šī shēma, cik to ļāvusi apstrādājamā materiāla saglabātības pakāpe, tikusi izmantota arī promocijas darba ietvaros veiktajos pētījumos par Galvenā devona lauka osteolepidīdiem.

Galvenā devona lauka teritorijā un Skotijas klasiskajās atradnēs iegūtā materiāla kvalitāte krasi atšķiras. Promocijas darbā apskatāmajā teritorijā iegūts tikai fragmentārs osteolepidīdu materiāls, kas vairākos aspektos bieži vien nav salīdzināms ar ģinšu tipisko sugu zivju fosilijām. Pašreiz attiecībā uz šeit iegūtajām fosilijām nav iespējams noskaidrot tādas būtiskas pazīmes kā spuru izvietojums un astes spuras forma, kas ir būtiskas īpašības, nosakot atlieku piederību pat ģints līmenī. Daudzkārt arī galvas dermālo kaulu materiāls ir pārāk nepilnīgs, lai iegūtu pārlicinošus datus attiecībā uz meristiskajām pazīmēm, kam bieži vien nepieciešami viena un tā paša indivīda dažādi skeleta elementi, ko reti kad izdodas atrast vienuviet. Vairumā fosiliju sakopojumu veidošanās laikā Galvenajā devona laukā nogulu uzkrāšanās apstākļi nav bijuši labvēlīgi tik pilnīgai fosilā materiāla saglabātībai. Uz līdzīga rakstura problēmām norāda arī citi autori (Janvier, 1980; Gupta, Janvier, 1980; Otto, 1999).

Ņemot vērā augstāk minēto, jāatzīmē, ka turpmāk norādītās osteolepidīdu ģinšu diagnozes sniegtas par pamatu izmantojot E. Jarvika publicētos datus par Skotijas osteolepidīdiem (Jarvik, 1948, 1950b). Ierobežotās iespējas identificēt fragmentāru materiālu likušas kritiski izvērtēt E. Vorobjovas (Vorobjova, 1971, 1977, 1981, 2004) agrāk aprakstīto formu piederību kādai no osteolepidīdu ģintīm.

Genus *Cryptolepis grossi* Vorobyeva, 1975
(3.16.-3.20. attēls)

- 1942 *Osteolepis* ? – Gross, S.426
1975 *Cryptolepis grossi* sp.nov. – Vorobjova, p. 233; Tab. I Fig. 1-5.
2004 *Cryptolepis grossi* – Vorobjova, p. 314; рис. 32

PAPILDINĀTĀ DIAGNOZE. Liela izmēra zivis; pārsniedz 1 m garumu. Postparietālā vairoga platuma / garuma attiecība – 1,23. Zobu kaula priekšējā daļā zobi lielāka izmēra, starp tiem lielākais piecas reizes pārsniedz zobu kaula pārējo zobu vidējo izmēru. Plecu josla zema un plata; kleitruma garuma/augstuma attiecība – 0.67. Apakšžokļa postkoronoidālā daļa aizņem aptuveni 2/5 no apakšžokļa kopējā garuma. Apakšžokļa sensorās līnijas kanāls atveras infradentālo kaulu virsmā ar neregulāri izvietotām poru atverēm: apakšžokļa proksimālajā daļā tās veido izlocītu līniju, savukārt apakšžokļa priekšējā un vidusdaļā poru atveres izvietotas divās rindās. Bazikraniālā atvere aizņem aptuveni trešdaļu vairoga platuma tā priekšējā daļā.

ATRADNE UN STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA. Venta pie Ketleriem, Ciecere pie Pavāriem, Latvija; Ketleru reģ. st., Ketleru svīta, Famenas stāvs, augšdevons; Ribņicas karjers, Orlas apgabals, Krievija (Lebedev, 1995b).

HOLOTIPS. LDM G 43/401, apakšžokļa priekšējās daļas fragments; Venta pie Ketleriem, Latvija; Ketleru reģ. st., Ketleru svīta, Famenas stāvs, augšdevons.

MATERIĀLS. LDM G 81/187, LDM G 81/338, LDM G 81/515, LDM G 81/603, LDM G 81/661, apakšžoklis; G 57/ 318, G 57/321, G 57/647-648, apakšžokļa fragments; LDM G 81/530, postparietālais vairogs; LDM G 81/599, *extrascapulare laterale*, LDM G 81/409, *extrascapulare mediale*; LDM G 81/613, *quadratojugale*; LDM G 81/608, LDM G 81/516, augšžokļa kauls; LDM G 81/517, LDM G 81/598, LDM G 81/609, *operculum*; LDM G 81/607, LDM G 81/611, *suboperculum*; LDM G 81/604, kleitrumi ar skapulokorakoīdu; LDM G 81/605, LDM G 81/353, kleitrumi; LDM G 81/525, LDM G 81/584, atslēgas kauls; LDM G 81/394-405, LDM G 81/614-620, LDM G 81/676-681, LDM G 57/329-351, zvīņas.

APRAKSTS UN INTERPRETĀCIJA

Apakšžoklis. Apakšžokļa augstums caurmērā vienāds visā žokļa garumā (3.16. attēls). Augstums straujāk samazinās apakšžokļa proksimālajā daļā pie locītavas kaula (*articulare*). Lielākajiem eksemplāriem apakšžokļa garums 17 cm. Pieejamajos paraugos kosmīna slānis pilnībā sedz kā zobu kaulu (*dentale*), tā infradentālos kaulus, veidojot vienlaidu pārklājumu, kā rezultātā atsevišķu kaulu robežas nav saskatāmas. Daļēji izšķirama vien zobu kaula ventrālā mala (paraugs LDM G 81/515, vietām arī paraugā LDM G 81/661), ko iezīmē rievā kosmīna pārklājumā (slānī), kas labi saskatāma no zobu kaula vidus līdz pat tā pakaļējam galam. Īpaši uzskatāmi šī šuve redzama laukumiņā apakšžokļa vidusdaļā (LDM G 81/515), kur kosmīna slānis erodēts vai arī ticis resorbēts.

Apakšžokļa sensorās līnijas kanāls (*canalis mandibularis*) atveras infradentālo kaulu virsmā ar daudzām poru atverēm. Tās izvietotas samērā neregulāri, vietām (apakšžokļa proksimālajā daļā) veidojot izlocītu līniju, savukārt apakšžokļa priekšējā un vidusdaļā poru atveres izvietotas divās rindās.

Zobu kaula lielākajā daļā tā augšmalā rindojas neliela izmēra zobi. Zobu izmērs manāmi pieaug apakšžokļa priekšējā daļā – prekoronoidālās bedres malā zobu kaula dobiņu diametrs ir divas reizes lielāks nekā pārējiem, turklāt viens no tiem ir īpaši masīvs – diametrs pie pamatnes piecas reizes pārsniedz zobu kaula pārējo zobu vidējos izmērus.

Apakšžokļa mediālo virsmu izklāj preartikulārais kauls (*prearticulare*), kas medioventrāli ar Mekeļa kaula starpniecību savienots ar infradentālajiem kauliem. Dorsāli *prearticulare* veido šuves ar trim koronoīdiem. Visu trīs koronoīdu laterālo plātņu augšmalā ir nelielu zobu rinda. Galvenā loma barības satveršanā bijusi koronoīdu centrālajiem zobiem – uz pirmā un otrā koronoīda atrodas pa vienam liela izmēra koronoīdajam zobam (atsevišķos paraugos ir zobu pāris). Trešā, pakaļējā, koronoīda zobi ir salīdzinoši nelieli un tie veido zobu rindu.



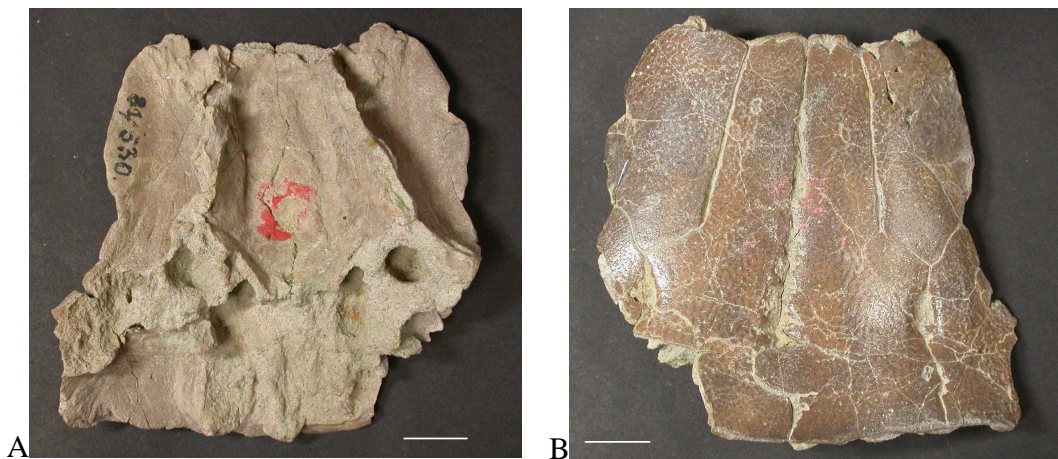
3.16. attēls. *Cryptolepis grossi* apakšžoklis (LDM G 81/515). A - laterāli, B - mediāli. Mēroga lineāla garums – 10 mm.
 Figure 3.16. *Cryptolepis grossi* lower jaw (LDM G 81/515). A – lateral view, B – mesial view. Scale bar – 10 mm.

Apakšžokļa priekšējā daļā abpus simfīzei atrodas pa vienai parasimfizālajai (=adsimfizālajai) zobu plātnei. Tām ir pusapļa forma. Taisnā priekšējā mala robežojas ar zobu kaulu, izliektā mala vērsta labiālā virzienā. Parasimfizālās plātnes zobi caurmērā ir vienāda izmēra; spriežot pēc zobu pamatnes diametra, mazliet lielāki zobi atradušies plātnes labiālajā malā.

Apakšžokļa postkoronoidālā daļa ar apakšžokļa locītavas virsmu un bedri adduktora muskuļa stiprinājumam kopumā aizņem aptuveni 2/5 no apakšžokļa kopējā garuma. Postparietālais vairogs. Postparietālo vairogu veidojošo kaulu robežas, neskatoties uz kosmīna slāņa klājumumu, ir skaidri saskatāmas (paraugs LDM G 81/530). Postparietālais kauls laterāli robežojas ar intertemporālo (*intertemporale*) un supratemporālo (*supratemporale*) kaulu. *Intertemporale* kopumā ir taisnstūra formas kauls ar ķīļveida izvirzījumu tā pakaļējā malā, kas tādējādi iesniedzas starp postparietālo kaulu un *supratemporale*.

Supratemporale anterolaterālā mala veido spirakulārās atveres dorsālo sienu. *Supratemporale* posterolaterālajā malā ir kabatveida rievā, kurā iegūlusi ekstratemporālā kaula (*extratemporale*) dorsomediālā mala.

Postparietālā vairoga (3.17. attēls) maksimālā platuma attiecība pret garumu ir 1.23. Uz postparietālā kaula vāji izteikta sensorā poru līnija. Tā atrodas samērā tālu vairoga pakaļējā daļā iepretim *extratemporale* priekšējai malai.



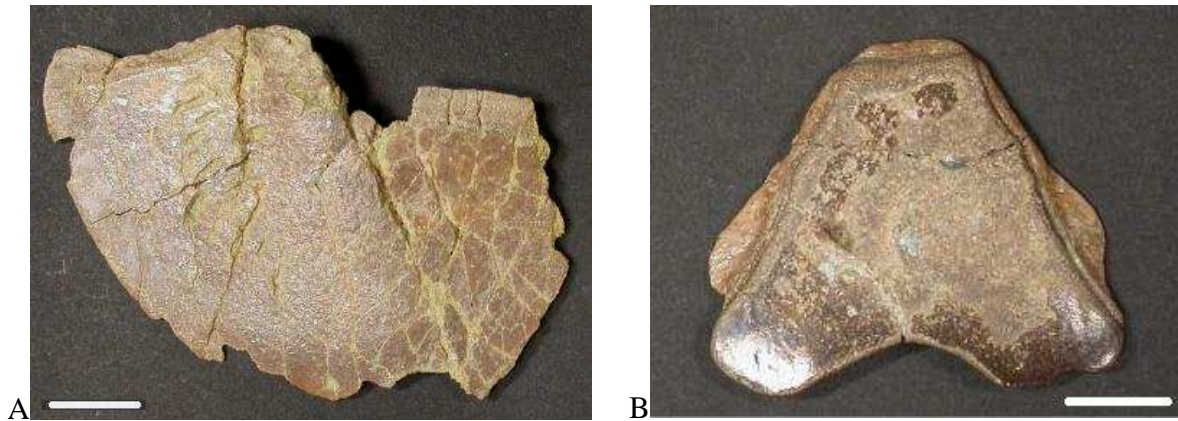
3.17. attēls. *Cryptolepis grossi* postparietālais vairogs (paraugs LDM G 81/530). A - viscerāli, B - skatā no augšas. Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Figure 3.17. *Cryptolepis grossi* postparietal shield (specimen LDM G 81/530). A – visceral view, B – dorsal view. Scale bar – 10 mm.

Paraugā LDM G 81/530 fragmentāri saglabājies smadzeņu kapsulas otiko-okcipitālais nodalījums: bazikraniālā atvere aizņem aptuveni trešdaļu vairoga platuma tā priekšējā daļā. Daļēji saglabājies laterālās komisūras valnis, no kura posteromediālā virzienā redzamas vestibulārās fontanelas aprises.

Smadzeņu kapsulas pārsega pakaļējo malu veido ekstraskapulārie kauli: vidējais nepāra (*extrascapulare mediale*) vienādmalu trijstūra formas kauls (3.18. B attēls), kam no abām pusēm uzguļ malējie – pāra *extrascapulare laterale* (3.18. A attēls). *Extrascapulare laterale* priekšējai malai mediāli uzguļ postparietālais kauls, laterāli – *extratemporale*. Kaulu šķērso sazarots kanāls. Priekšējā malā kanāla atveres norāda uz savienojumu ar postparietālo kaulu. Kaudālā virzienā šis pats kanāls turpinās posttemporālajā kaulā (*posttemporale*).

Extrascapulare laterale vidū kanāla atzars turpinoties cauri *extrascapulare mediale* savieno abu pušu laterālos kaulus.

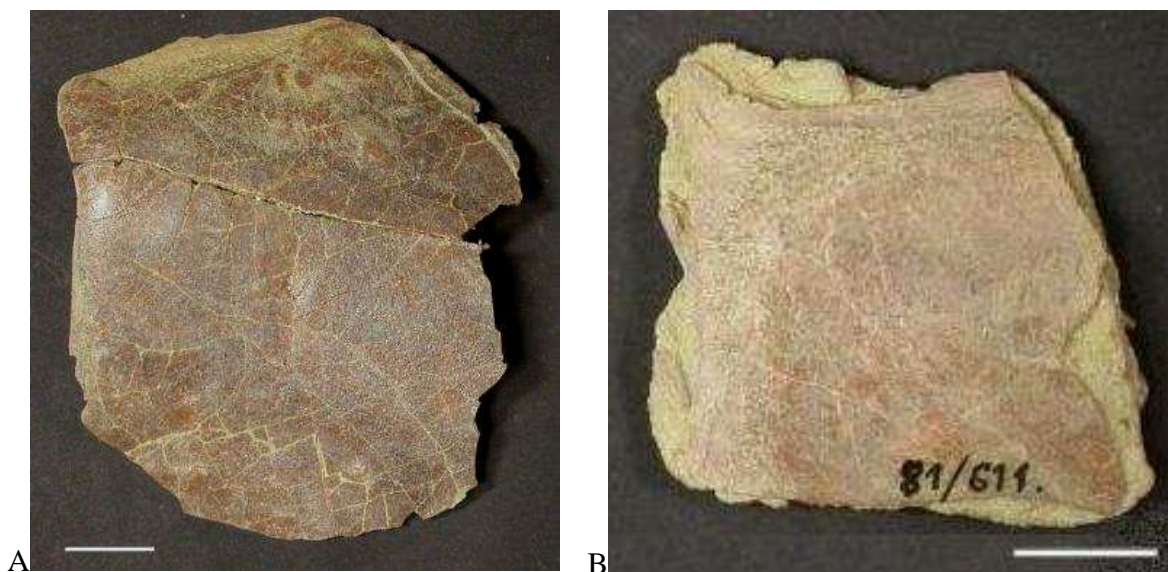


3.18. attēls. *Cryptolepis grossi*. A - *extrascapulare laterale* (LDM G 81/599), B - *extrascapulare mediale* (LDM G 43/402). Mēroga lineāla garums – 10 mm.
Figure 3.18. *Cryptolepis grossi*. A – lateral extrascapular (LDM G 81/599), B – median extrascapular (LDM G 43/402). Scale bar – 10 mm.

Augšžokļa uzbūvei raksturīgs atšķirīgs kaula augstums tā priekšējā daļā, kur tas dorsāli savienojas ar asaru kaulu (*lacrimale*) un augstums ir vismazākais. Šeit augšžokļa kaula virsmā divās rindās izvietotas poru atveres. Augšžokļa vidusdaļā tā augstums ir lielāks. Augšmalā stiepjas šaura šuves līnija, pa kuru augšžoklis savienots ar vaiga kaulu (*jugale*). Vislielāko augstumu augšžoklis sasniedz tā kaudālajā daļā, kur dorsāli savienots ar zvīņas kaulu.

Kvadrāta – vaiga kaula (*quadratojugale*) ventrālā plātnīte pārsegusi supraangulārā kaula (*supraangulare*) augšmalu. Anterodorsāli kauls robežojies ar zvīņas kaulu, posterodorsāli – ar preoperkulāro kaulu (*praeoperculare*).

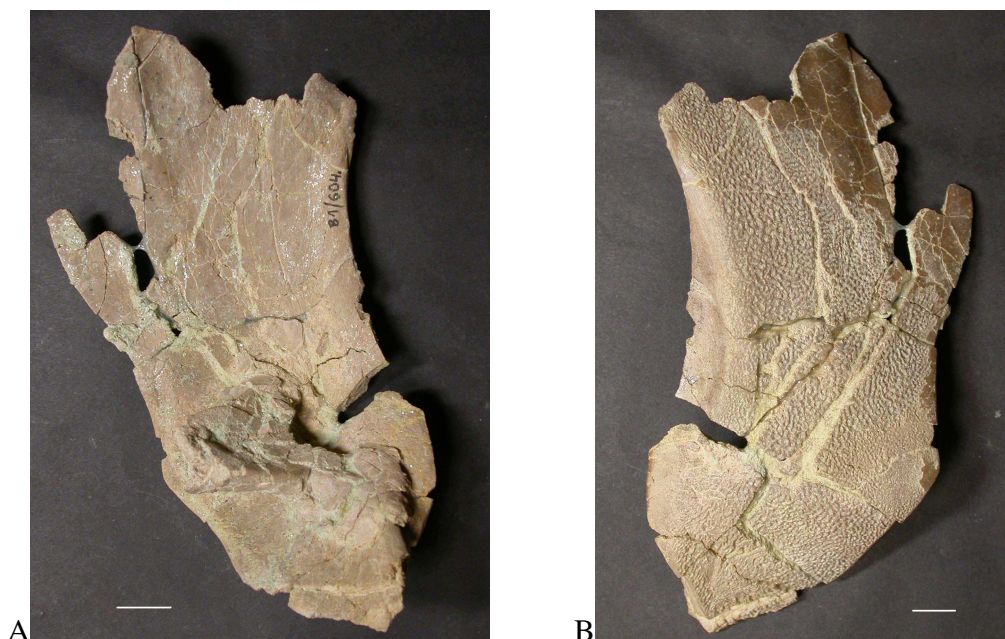
Žaunu vāks (*operculum*) ir apaļas formas kauls (3.19. A attēls). Augšmalā labi saskatāma plata pārseguma josla, kurā uzgūlis *extratemporale laterale*. Priekšējā mala robežojusies ar preoperkulāro kaulu (augšdaļā) un kvadrāta-vaiga kaulu (apakšdaļā). Operculum apakšmala uzgūlusi suboperkulārajam kaulam (*suboperculum*) (3.19. B attēls). *Suboperculum* uzbūve nav zināma pilnībā.



3.19. attēls. *Cryptolepis grossi*. A - operculum (LDM G 81/517), B - suboperculum (LDM G 81/611). Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Figure 3.19. *Cryptolepis grossi*. A - opercular (LDM G 81/517), B - subopercular (LDM G 81/611). Scale bar – 10 mm.

Pieejamais materiāls ļauj papildināt mūsu zināšanas arī par plecu joslas uzbūvi. *Cryptolepis grossi* kleitruma ir relatīvi zems un garš (3.20. attēls). Kleitruma garuma augstuma attiecība ir 0.67. Paraugā LDM G 81/604 saglabājusies arī skapulokorakoīda daļa, ļaujot tās uzbūvē atpazīt osteolepiformiem raksturīgo kleitruma un skapulokorakoīda trīsdaļīgo savienojumu. Kleitruma anteroventrālajā malā ir masīva gluda šuve savienojumam ar atslēgas kaulu (*clavicula*). Atslēgas kaula ventrālā plātne ir gara.



3.20. attēls. *Cryptolepis grossi* kleitrum (LDM G 81/604), A - mediāli, B - laterāli. Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Figure 3.20. *Cryptolepis grossi* cleithrum (LDM G 81/604), A – mesial view, B – lateral view. Scale bar – 10 mm.

Pretstatā galvas skeleta dermālo kaulu raksturam, plecu joslas dermālajiem kauliem kosmīna slānis lielā mērā ir resorbēts un saglabājies vienīgi kleitruma pakaļējā daļā, kā arī uz anokleitruma (*anocleithrum*). *Cryptolepis grossi* anokleitrum ir slaidis iegarenas formas kauls ar lielu plātņveida izaugumu tā priekšējā malā, kur uzgūlis žaunu vāka kauls.

DISKUSIJA. Kopš *Cryptolepis grossi* sākotnējā apraksta publicēšanas (Vorobjova, 1975) uzkrātais jauniegūtais materiāls ļauj ievērojami papildināt zināšanas par šīs sugas morfoloģiju. Tagad pilnībā zināma apakšžokļa uzbūve ar raksturīgi palielinātajiem dentālajiem zobiem apakšžokļa priekšējā daļā, kas acīmredzot kalpojuši par papildus nodrošinājumu barības satveršanā.

Cryptolepis grossi vērtējama kā potenciāli nozīmīga forma no nogulumu korelācijas viedokļa. Fosilās atliekas, kas attiecinātas uz šo sugu, konstatētas augšdevona nogulumos Krievijā, Orlas apgabalā – tā dēvētajā Centrālā devona lauka teritorijā (Lebedev, 1983, 1995b; Vorobjova, 2004). Vēlams pētījumus turpināt detalizēti salīdzinot materiālu no attiecīgajām atradnēm.

***Latvius grewingki* (Gross, 1933)**

- 1933 *Osteolepis grewingki* n.sp. – Gross, S. 55-56; Fig. 30 A-C; Taf. 6 2,3.
1935 *Osteolepis grewingki* – Gross, S. 42, 59; Taf. 5 1.
1936b *Osteolepis grewingki* – Gross, S. 133-135; Fig 2.
1948 *Latvius grewingki* – Jarvik, pp.281-282, Fig 85 A-E, Pl. Pl. 35 Fig. 10.
1956 *Latvius grewingki* – Gross, S. 7-13; Abb 1-5, Taf. 1-2, 3 fig. 1-3.
1981 *Latvius grewingki* – Vorobjova, p. 445 – 448; Fig. 80.

PAPILDINĀTĀ DIAGNOZE. Neliela izmēra zivis; iespējams, nepārsniedz 15 cm. Sensorās līnijas kanālu atveres smadzeņu kapsulas pārsega kaulu virsmā atsedzas ar daudzām porām, kas bieži vien izvietotas divās vai pat trīs rindās. Frontoetmoidālā vairoga preorbitālā daļa īsa, tās garums attiecībā pret vairoga kopējo garumu – 0.65.

ATRADNE UN STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA. Daugava pie Kokneses, Latvija; Andomas kalns Ņeugas ezera dienvid-austrumu krastā, Vologdas apgabals, Krievija; Pļaviņu reģionālais stāvs, Franass stāvs, augšdevons.

HOLOTIPS. BM P.6241, postparietālais vairogs; Daugava pie Kokneses, Latvija; Pļaviņu reģionālais stāvs, Franass stāvs, augšdevons.

MATERIĀLS. LDM G 43/4008, LDM G 43/4010, NHRM P. 6241, BM f. 161, BM f. 175, BM f. 262, BM f. 316, BM f. 546, postparietālais vairogs; LDM G 43/4009, NHRM P. 4191, NHRM P. 4117, NHRM P. 213, NHRM P. 3135, NHRM P. 3239, NHRM P. 3129, BM P. 6243, BM f. 260, BM f. 547–551, apakšžoklis; LDM G 43/4011, NHRM P. 3278, augšžoklis; BM f. 261, zvīņas kauls (*squamosum*), NHRM P. 3240, gulārais kauls, plecu joslas kauli: NHRM P. 3128, NHRM P. 3250, BM f. 230, kleirums un atslēgas kauls; NHRM P. 3286, NHRM P. 3306 kleitrus; NHRM P.3222, BM f. 552-560, zvīņas.

APRAKSTS UN INTERPRETĀCIJA

Apakšžoklis. Apakšžokļa garums vidēji piecas reizes pārsniedz tā augstumu. Apakšžokļa proksimālās daļas uzbūvē vērojama diezgan plaša mainība – retroartikulārā izauguma garums mēdz būt atšķirīgs dažādos paraugos. Vairumā paraugu tas ir salīdzinoši īss un strups. Sensorā

Līnija šķērsto locītavas (*articulare*) kaula un, nereti ar pārtraukumiem, turpinās virzienā uz apakšžokļa distālo galu, aptuveni iezīmējot zobu kaula (*dentale*) un infradentālās sērijas kaulu šuvi, tomēr līdz apakšžokļa priekšgalam nekad neturpinās, apraujoties pie vertikālās sensorās līnijas, kas iezīmē postspleniālā kaula atrašanās vietu. Sensorā kanāla atrašanās vietu infradentālo kaulu apakšmalā iezīmē daudzās poru atveres. Vietām poru atveres izvietotas pat trīs rindās.

Zobu kaula priekšējā daļā zobi nedaudz lielāki nekā pārējie. Kopumā apakšžokļa augstums vienāds visā žokļa garumā; atsevišķos paraugos (BM f. 551, LDM 43/1009) nedaudz augstāka ir apakšžokļa pakaļējā trešdaļa.

Etmosfenoidālais vairogs. Vairoga preorbitālā daļa vismaz divas reizes platāka par vairoga platumu pakaļdaļā pie intrakraniālās locītavas. Orbitālais izgriezums salīdzinoši sekls. Vairoga preorbitālā daļa samērā īsa, tās garums attiecībā pret vairoga kopējo garumu – 0.65. Pineālā atvere atrodas iepretim orbitālā izgriezuma pakaļējai malai. Etmosfenoidālā vairoga virsmā sensorais kanāls atveras ar daudzām porām. Poru atveres izvietotas divās, vietām par trīs, rindās. Frontoemoidālo kaulu virsmā aiz pineālās atveres redzamas liektas sensorās līnijas.

Parietālais vairogs. Postparietāla vairoga platums nedaudz lielāks par garumu. Garuma attiecība pret maksimālo platumu – 0.89. Vairoga virsmā sensorais kanāls atveras ar daudzām porām, kas izvietotas divās un trīs rindās. Postparietālā vairoga pakaļējā daļā un uz virsdeniņu kaula (*supratemporale*) iepretim viena otrai izvietotas horizontālas sensorās līnijas, kas vairākos paraugos ir savienotas, veidojot vienotu līniju. Aiz tām uz postparietālajiem kauliem ir vēl viena – gareniski orientēta sensorā līnija.

Turpinot pētījumus Krievijā Vologdas apgabalā Andomas svītas iežos (Ivanov *et al.*, 2006), iegūts etmosfenoidālā kaula paraugs, kura proporcijas un uzbūve atbilst augstāk aprakstītajai. Iegūtie rezultāti papildina Andomas svītas nogulumos konstatētā paleoiohtiofaunas kompleksa aprakstu ar *L. grewingki* un kalpo par papildus argumentu Galvenā devona lauka rietumu un ziemeļaustrumu daļas griezumam korelācijai, norādot uz piederību Pļaviņu reģionālā stāva apakšdaļai.

PIEZĪMES PAR CITĀM *LATVIUS* FORMĀM NO GALVENĀ DEVONA LAUKA

Latvius sp.

- 1999 *Latvius sp.* – Kuršs u.c., 1.tabula
2001b *Latvius sp.* – Upeniece, p. 111

Raksturojot faunas kompleksus Lodes svītas nogulumos, pamatojoties uz I. Upenieces un J. Upenieka veikto izrakumu rezultātiem, ticis ziņots par *Latvius* atradumiem Lodes māla karjerā (Kuršs u.c., 1999; Upeniece, 2001b). Atrastās atliekas piederējušas nepieaugušam īpatnim, līdz ar ko pastāv, acīmredzot, objektīvas grūtības tās salīdzināt ar hronoloģiski ekvivalentajām Gaujas svītas iežos Igaunijā atrastajām fragmentārām osteolepidīdu atliekām, ko E. Vorobjova uzskata par sugai *Megadonichthys kurikae* piederīgām (Vorobjova, 2004). Jāpiemin arī vairākas pieaugušu osteolepidīdu zvīņas, ko autors Lodes mālu karjerā ieguvis 1997. gadā. Tomēr, kā zināms (Jarvik, 1948; J. den Blaauwen pers. com.), osteolepidīdu zvīņām līdz šim nav konstatētas pazīmes, kas ļautu noteikt to piederību konkrētai ģintij. Līdz ar to nevar apgalvot, ka šis atradums attiecināms uz *Latvius*.

Rhinodipterus ? obrutus (Vorobyeva, 1977)

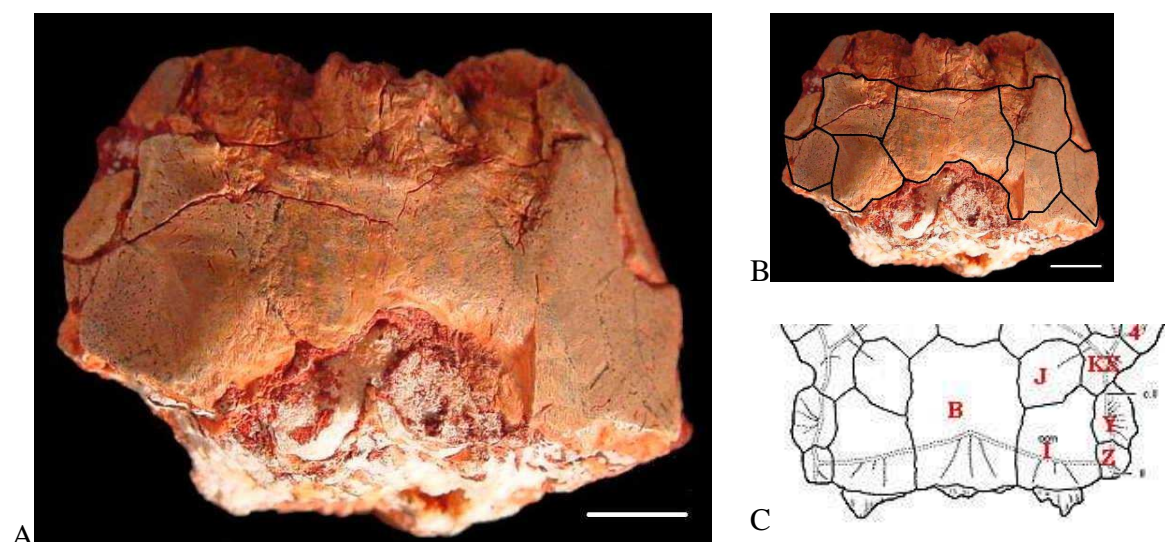
- 1977 *Latvius obrutus* sp.nov. – Vorobjova, p. 148 – 150; Fig. 32; Tab. V Fig. 1-2.
2004 *Latvius obrutus* – Vorobjova, p. 214

MATERIĀLS. ПИИ 54/243, smadzeņu kapsulas daļa ar dermālā pārsega kauliem.

DISKUSIJA. E.Vorobjova savā monogrāfijā (Vorobjova, 1977) apraksta smadzeņu kapsulas un tās dermālā pārsega paraugu (3.21. A attēls) no Daugavas reģionālā stāva Porhovas sļāņiem pie Sjas upes Stolbovas ciema, izdalot jaunu *Latvius* sugu – *Latvius obrutus*.

Lai gan dermālo kaulu virsma ir viegli erodēta, vairumam kaulu nepārprotami izšķirami atsevišķie osifikācijas (pārkaulošanās) centri un kaulu šuves. Nevar piekrist autorei, kas paraugu identificējusi kā osteolepidīda smadzeņu kapsulas otiko-okcipitālo daļu ar atbilstošajiem postparietālā vairoga dermālajiem kauliem. Otiko-okcipitālās daļas masīvā uzbūve un dermālo kaulu konfigurācija (3.21. B attēls) nepārprotami norāda uz piederību plaušzivīm (3.21. C attēls), iespējams – *Rhinodipterus* ģintij.

E.Vorobjova kā papildus materiālu no tipiskās atradnes, bez norādes uz paraugu numuriem, minējusi arī dermālo kaulu fragmentus, tos detalizēti neaprakstot, un raksturojusi osteolepidīdu tipa zvīņas, kuru uzbūve gan neatšķiras no dzimtas pārstāvjiem raksturīgās zvīņu morfoloģijas. Ņemot vērā augstāk izklāstītos apstākļus, taksons *Latvius obrutus* turpmāk nav uzskatāms par valīdu.



3.21. attēls. *Rhinodipterus ? obrutus* (Vorobyeva) holotips, plaušzivs smadzeņu kapsulas daļa ar dermālā pārsega kauliem: A, B (ПИН 54/243). C *Sagenodus* dermālā pārsega kaulu izvietojuma shēma (Schultze, Chorn 1997). Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Figure 3.21. A, B *Latvius obrutus* (Vorobyeva) holotype, dipnoan neurocranium and cranial roof bones (ПИН 54/243). C – cranial roof bones of *Sagenodus* (Schultze, Chorn 1997). Scale bar – 10 mm.

Genus *Osteolepis* Agassiz, 1835

DIAGNOZE. Neliela izmēra zivis; garums līdz 300 mm. Pirmā muguras spura novietota tuvāk ķermeņa priekšgalam nekā vēdera spuras; otrā muguras spura iepretim vēdera un anālās spuras attāluma viduspunktam. Astes spura heterocerkāla. Frontoetmoidālā vairoga preorbitālās daļas proporcija pret pārējo vairoga garumu ir 0.7-0.9, postorbitālajai daļai šis rādītājs ir 0.16-0.33. Frontoetmoidālā un postparietālā vairoga garuma attiecība intervālā 1.15-1.42. Orbitālā loka garums pret frontoetmoidālā vairoga kopējo garumu ir 0.4 un vairāk. Orbitālais loks ir sekls – tā garums ir 3.25 reizes lielāks nekā augstums. Nāsu atveres atrodas samērā augstu virs frontoetmoidālā vairoga anteroventrālās malas un parasti ir redzamas, ja skatās uz vairogu no augšas. Pineālā atvere atrodas starp orbītas loku un sensorajām līnijām uz etmosfenoidālā vairga virsmas. Attālums no pineālās atveres līdz frontoetmoidālā vairoga pakaļējai malai ir 0.29-0.38 attiecībā pret vairoga kopgarumu un 0.38-0.49 pret postparietālā vairoga garumu. Jugālais kauls veido daļu no orbitālās atveres malas. Asaru kaula garums ir aptuveni trīs reizes lielāks par tā augstumu, kaula priekšējā mala augstāka par pakaļējo. Postorbitālais kauls ir tikpat augsts, cik plats. Postorbitālais kauls ir uz pusi īsāks par postparietālo vairogu. Vaigu plātne ir aptuveni divas reizes garāka par postparietālo vairogu. Augšžokļa garums ir 6.4 reizes lielāks par tā augstumu. Galvenā gulārā kaula garums ir 0.83-0.92 attiecībā pret apakšžokļa garumu.

? *Osteolepis striata* Gross, 1942

(3.22. attēls)

1942 *Osteolepis striata* n.sp. – Gross, p. 426; Fig. 15 B, C.

1948 „*Osteolepis striata*”Gross (1942) – Jarvik, p. 283.

PAPILDINĀTĀ DIAGNOZE. Raksturīgs smalks rievojums uz zvīņu un galvas dermālo kaulu virsmas. To veido 0.1-0.15 mm plati, cieši viens pie otra izvietoti valnīši kosmīna slānī.

ATRADNE UN STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA. Ģibzde pie Dundagas, Latvija; Burtnieku-Gaujas reģionālas stāvs, vidusdevons.

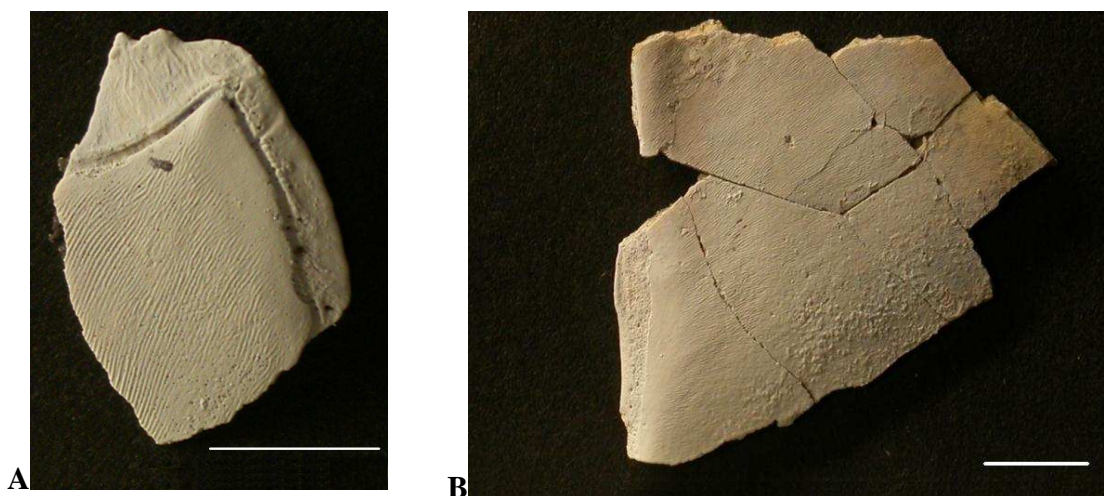
NEOTIPS. TUG 1297-1, zvīņa (3.22. A attēls)

MATERIĀLS. TUG 1297-1, zvīņas, TUG 1297-2, *suboperculum* fragments

APRAKSTS UN DISKUSIJA. V.Gross ziņojis par osteolepidīdu zvīņu atradumiem Latvijā Ģibzdē dienvidos no Dundagas, aprakstot paraugus, kas glabājušies Tartu Universitātes Ģeoloģijas institūta kolekcijās (Gross, 1942). Aprakstīta osteolepidīdiem raksturīgā zvīņu uzbūve (Gross, 1942, Fig. 15 B,C). Tikusi izdalīta jauna *Osteolepis* suga – *O. striata*. Norādīts, ka šīm zivīm raksturīgs smalks rievojums uz zvīņas virsmas. To veido 0.1-0.15 mm plati, cieši viens pie otra izvietoti valnīši kosmīna slānī.

Strādājot ar Tartu Universitātes Ģeoloģijas institūta daivspurzivju kolekcijām, autoram nav izdevies atrast V. Grosa zīmētos zvīņu eksemplārus, tomēr kolekcijā konstatētas trīs citas zvīņas, kas atbilst agrākajam aprakstam. Bez tam kolekcijā atrasts osteolepidīda galvas skeleta kaula fragments, domājams *suboperculum* daļa, kura virsmā vērojams tāds pats ornamentējums (3.22. B attēls). Īpatnējais kaulu virsmas ornamentējums uzskatāms par raksturīgu V. Grosa aprakstītās formas pazīmi, kas to atšķir no visiem pārējiem dzimtas pārstāvjiem. Apšaubāma ir iespēja fragmentārās atliekas attiecināt uz *Osteolepis* ģinti, kā to norāda arī E. Jarviks (Jarvik, 1948). Nevar izslēgt iespēju, ka atradumi pārstāv atsevišķu osteolepidīdu dzimtas ģinti, bet, lai par to pārliecinātos, būtu nepieciešams jauns papildus materiāls citu morfoloģisku pazīmju noskaidrošanai un izvērtēšanai. 2005. un 2006. gadā, apsekojot Ģibzdi un tās apkārtni Pelišdangas krastā, gan izdevās atrast atbilstošus gaišpelēka vidēji graudaina vizlaina smilšakmens atsegumus, tomēr zivju fosilijas tajos līdz šim nav izdevies konstatēt.

Pēc V. Grosa datiem (Gross, 1942, 382. lpp.) konstatēto sugu kopums raksturots kā pārejas komplekss starp nogulumiem, kas mūsdienā izpratnē pazīstami kā Burtnieku un Gaujas reģionālajam stāvam atbilstoši.



3.22. attēls. ? *Osteolepis striata*. A - zvīņa (TUG 1297-1), B - *suboperculum* fragments (TUG 1297-2). Mēroga lineāla garums – 5 mm.

Figure 3.22. ? *Osteolepis striata*. A - scale (TUG 1297-1), B - fragment of *subopercular* (TUG 1297-2). Scale bar – 5 mm.

Genus *Gyroptychius* McCoy (1848)

DIAGNOZE. Muguras spuras novietotas tieši pretī vēdera un anālajai spurai. Astes spura dificerkāla, rombiska. Vidēja izmēra zivis, garums līdz 750 mm. Frontoetmoidālā vairoga postorbitālā daļas garums ir vairāk nekā 1/3 no pārējā vairoga garuma un vairāk nekā puse no postparietālā vairoga garuma. Frontoetmoidālā un postparietālā vairoga garuma attiecība intervālā 1.35-1.55. Orbitālā loka garums pret frontoetmoidālā vairoga kopējo garumu ir 0.3 un 0.45 attiecībā pret postparietālā vairoga garumu. Etmosenoidālā vairoga anterolaterālie stūri veido lielu daļu orbītas atveres priekšējās malas. Orbitālais loks ir dziļš – tā garums ir nepilnas 2.70 reizes lielāks par augstumu. Frontoetmoidālā vairoga priekšēja mala stipri izliekta uz leju. Nāsu atveres atrodas samērā zemu virs frontoetmoidālā vairoga anteroventrālās malas un daļēji redzamas, ja skatās uz vairogu no augšas. Pineālā atvere atrodas frontoetmoidālā vairoga postorbitālajā daļā. Attālums no pineālās atveres līdz frontoetmoidālā vairoga pakaļējai malai ir mazāk nekā 0.23 attiecībā pret vairoga kopgarumu un mazāk par 0.35 no postparietālā vairoga garuma. Jugālais kauls nesniedzas līdz orbitālās atveres malai – asaru un postorbitālais kauls ir savstarpēji savienoti. Asaru kaula pakaļējā mala vismaz tikpat augsta cik priekšmala vai augstāka par to. Postorbitālās kaula garums ir 1.5-2.0 reizes lielāks nekā tā augstums. Postorbitālā kaula garums ir vairāk nekā puse no postparietālā

vairoga garuma. Vaigu plātne ir vairāk nekā 2.2 reizes garāka par postparietālo vairogu. Augšžoklis ir zems; kaula garums vairāk nekā 10 reizes pārsniedz tā augstumu. Galvenā gulārā kaula garums ir tikai 3/4 attiecībā pret apakšžokļa garumu. Apakšžoklis ir vairāk nekā 2.5 reizes garāks par postparietālo vairogu.

***Gyroptychius pauli* Vorobyeva, 1977**

(3.23. attēls)

1940 *Osteolepis* n.sp. – Paul, p. 134-137; Fig. 86-87.

1977 *Gyroptychius pauli* – Vorobyeva, p. 142-146; Fig. 30, 31; Pl. 3, Fig 1-3, Pl 4, Fig. 8.

2004 *Gyroptychius pauli* – Vorobyeva, p. 3035-307

PAPILDINĀTĀ DIAGNOZE. Vidēja izmēra zivis, garums ap 350 mm. Platuma/garuma attiecība preorbitālo stūru, orbītas loku un vairoga pakaļējās malas līmenī ir attiecīgi – 1.0, 0.6 un 0.5. Zvīņas, vaiga-kvadrāta kaula komplekss salīdzinoši īss un augsts: garums tikai 1,75 reizes lielāks par augstumu. Aizacs kaula garuma/augstuma attiecība ir 1,4.

ATRADNE UN STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA. Tammes atsegums Virtjarv ezera austrumu krastā, Igaunija; Arukilas svīta, Eifela stāvs, vidusdevons.

HOLOTIPS. GI Pi. 1063, galvaskausa priekšējā daļa. Igaunija, Tamme; Arukilas svīta, Eifela stāvs, vidusdevons.

MATERIĀLS. GI Pi. 1619, GI Pi., apakšžokļa fragments., GI Pi. 1558, zvīņa.

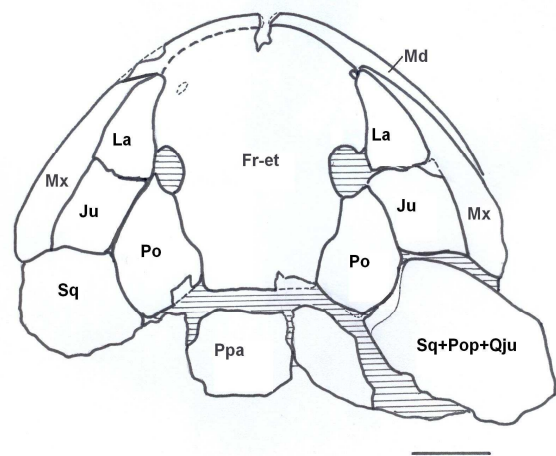
APRAKSTS UN INTERPRETĀCIJA

Frontoetmoidālais vairogs ir plats, preorbitālo stūru līmenī tā platums ir aptuveni vienāds ar vairoga garumu (3.23. attēls). Aprēķinus un salīdzinājumu ar citām sugām aprūstina apstākļi, ka laterālās malas ir mazliet nosegtas ar asaru kauliem, kas nogulumu kompaktēšanās laikā mazliet uzbīdījušies frontoetmoidālajam vairogam. Preorbitālās daļas garums attiecībā pret vairoga kopgarumu aptuveni 0,4. Vairoga platums orbitālo loku līmenī ir 0,6 no vairoga garuma un 0.5 vairoga pakaļdaļā. Pēc šīm pazīmēm *G. pauli* ļoti tuvu līdzinās Skotijas *Gyroptychius milleri* (5.6. A attēls). Diemžēl vairoga virsma ir vāji saglabājusies un nav izsekojama pineālās atveres atrašanās vieta, kas ļautu papildus pārliicināties par abu minēto

sugu identiskumu. Katrā ziņā abas formas ir ļoti līdzīgas, kas raisa interesi turpmāk sīkāk izpētīt Skotijas materiālu un izvērtēt, vai *G. pauli* nav tās jaunākais sinonīms un tāpēc atmetams.

Asaru kauls ir samērā slaidis un zems. Asaru kaula garums ir 1,75 reizes lielāks par tā augstumu. Tā augšmala veido daļu orbitālās atveres ventrālās malas.

Vaiga kauls nav lielā mērā iesaistīts Holotipā kreisās puses vaiga kauls orbītas malu vispār nerasniedz, labās puses kauls tomēr iesniedzas starp asaru un aizacs kaula ventrolaterālo stūri.



3.23. attēls. *Gyroptychius pauli* (GI Pi 1063) galvaskauss. Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Horizontālais svītrojums apzīmē smilšakmens matrici.

Apzīmējumi: Fr-et – frontoetmoidālais vairogs; Ju – vaiga kauls; La – asaru kauls; Md – apakšžoklis; Mx – augšžokļa kauls; Po – aizacs kauls; Ppa – postparietālais vairogs; Sq+Pop+Qju – zvīņas, preoperekulārā un kvadrāta vaiga kaula komplekss.

Figure 3.23. *Gyroptychius pauli* (GI Pi 1063), skull. Scale bar – 10 mm. Horizontal striation marks the sandstone matrix .

Abbreviations: Fr-et – frontoethmoidal shield; Ju – jugal; La – lacrimal; Md – lower jaw; Mx – maxilla; Po – postorbital; Ppa – postparietal shield; Sq+Pop+Qju – squamosal, preopercular and quadratojugal complex.

Aizacs kauls veido acs orbītas pakaļējo malu. Tā garuma/augstuma attiecība ir 1,4.

Vaiga plātnes zvīņas, vaiga-kvadrāta kaula komplekss salīdzinoši īss un augsts: garums tikai 1,75 reizes lielāks par augstumu. Arī šī pazīmekontekstā ar frontoetmoidālā vairoga proporcijām liecina, ka *G. pauli* un *G. milleri* ir morfoloģiski tuvas sugas, kas aktualizē jautājumu par Baltijas un Skotijas vidusdevona nogulumu korelāciju un arī paleobaseinu savstarpējo konfigurāciju.

***Gyroptychius elgae* Vorobyeva, 1977**

(3.24. attēls)

1977 *Gyroptychius elgae* – Vorobyeva, p. 142-146; Fig. 30, 31; Pl. 4, Fig 1-4, 6-7

2004 *Gyroptychius elgae* – Vorobyeva, p. 307

PAPILDINĀTĀ DIAGNOZE. Liela izmēra zivis – maksimālais garums 0,75-1 metrs. Asaru kaulam caurmērā ir vienādmalu trijstūra forma, priekšējā gala augstums ir aptuveni četras reizes zemāks par kaula maksimālo augstumu. Vaiga plātnes garums 2,5 reizes lielāks par tās augstumu. *Gulare* garums 3 reizes lielāks nekā platums. Apakšžoklī spleniālajam kaulam labi attīstīta medioventrālā plātne.

ATRADNE UN STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA. Karksi atsegums, Igaunija; Burtnieku svīta, Živetas stāvs, vidusdevons.

HOLOTIPS. GI Pi. 1520, frontoetmoidālā vairoga priekšējā daļa. Igaunija, Karksi; Burtnieku svīta, Živetas stāvs.

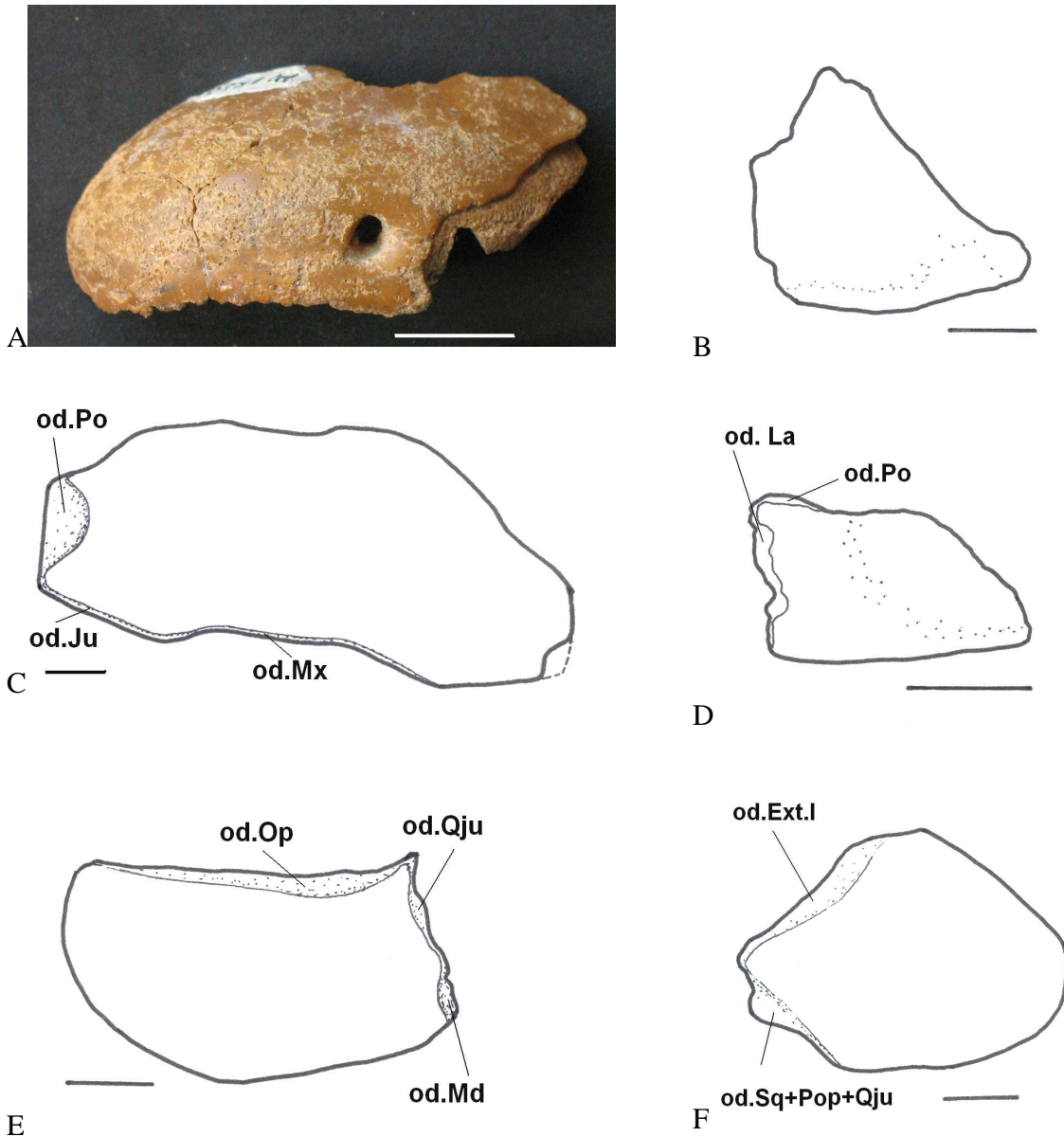
MATERIĀLS. GI Pi. 1521-1523, GI Pi., 1627-1628, frontoetmoidālā vairoga fragmenti; GI Pi. 1568, aizacs kauls (*postorbitale*); GI Pi., asaru kauls; GI Pi. 1565, vaiga kauls (*jugale*); GI Pi. 1508, vaiga plātne (zvīņas kauls + *preoperculare*), GI Pi. 1507, GI Pi. 1509-1515, GI Pi. 1517-1519, GI Pi. 1547, GI Pi. 1571, vaiga plātnes fragmenti; GI Pi. 1503, GI Pi. 1506, žaunu vāki; GI Pi. 1501-1502, GI Pi. 1504-1505, GI Pi. 1548, GI Pi. 1572-1573, žaunu vāka fragmenti; GI Pi. 1557, GI Pi. 1560, *suboperculum*; GI Pi. 1546, GI Pi. 1559, GI Pi. 1561-1562, *suboperculum* fragmenti; GI Pi. 1534, GI Pi. 1536, GI Pi. 1538, *gulare*; GI Pi. 1527-1530, GI Pi. 1532-1533, GI Pi. 1535, GI Pi. 1537, GI Pi. 1539-1541, GI Pi. 1543-1544, GI Pi. 1587, *gulare* fragments; GI Pi. 1526, GI Pi. 1582, GI Pi. 1589, apakšžokļa priekšējās daļas fragments, GI Pi. 1524-1525, apakšžokļa pakaļējās daļas fragments.

APRAKSTS UN DISKUSIJA. Attiecībā uz šo sugu pieejamas vien fragmentāras atliekas, tomēr materiāls lielā mērā ļauj raksturot sugas morfoloģiju. *Gyroptychius elgae* bijušas visa liela izmēra zivis, kuru maksimālais garums sasniedz vismaz 75 cm; pēc E. Vorobjovas (Vorobyeva, 2004) uzskata – pat 1 metru.

Frontoetmoidālais vairogs. Labi zināma tikai vairoga preorbitālās daļas forma un uzbūve. Kā ģintij raksturīgs, vairoga anteroventrālie stūri ir plati, un tie veido lielu daļu acs orbītas priekšējās malas. Nāsu atveres skatā no augšas tik tiko saskatāmas (3.24. A attēls). Iepretim nās atveres pakāļējai malai iegūlis asaru kaula priekšējais gals – tā atrašanās vietu labi iezīmē pārklājuma virsmas kontūra vairoga sānu malā līdz pat orbitālā loka izgriezumam. Rostropremaksilārā kaula anterolaterālajā malā zobi, spriežot pēc to diametra pie pamatnes, lielāki par pārējiem.

Asaru kauls. Asaru kaulam caurmērā ir vienādmalu trijstūra forma, priekšējais gals aptuveni četras reizes zemāks par kaula maksimālo augstumu (3.24. B attēls). Šaura dorsālā mala veido nelielu sektoru no orbitālā izgriezuma ventrālās malas. Posterodorsāli asaru kauls pa garu šuvi bijis savienots ar aizacs kaulu, tādējādi pilnībā norobežojot vaiga kaulu (*jugale*) no acs orbītas. Asaru kaula pakāļējā mala ir pilnīgi vertikāla – šajā vietā tas bijis savienots ar vaiga kaulu. Asaru kaula apakšmalā izsekojams infraorbitālais kanāls, no kura kaula virsmā atzarojas sīkāki kanāli, kuru atveres saskatāmas kaula pakāļdaļā kā cieša poru virkne, priekšdaļā – poras izvietotas izklaidus. Kaula apakšmala pārsegusi augšžokļa kaula augšmalu.

Vaiga kaulam raksturīga trapeces forma: priekšējā mala, kā minēts, robežojusies ar asaru kaulu, apakšmalā iegūlis augšžokļa kauls, slīpā posterodorsālā mala uzgūlusi zvīņas kaula apakšmalai, bet augšpusē vaigu kauls savienots ar aizacs kaulu (3.24. D attēls). Šajā ziņā autors nav vienprātis ar E. Vorobjovas sniegto interpretāciju (Vorobjova, 1977; Pl. 4, Fig. 7), saskaņā ar kuru attēlots labās puses vaiga kauls. Pēc autora domām, balstoties uz augstāk aprakstītajām kaulu savstarpējo pārsegumu virsmu pazīmēm, paraugs GI Pi. 1565 ir kreisās puses kauls, un E. Vorobjovas norādītā pārseguma virsma nav vis savienojumam ar zvīņas kaulu, bet gan vaiga un asaru kaula savstarpējā šuve (3.24. D attēls; od.La). Infraorbitālā kanāla poras labi izsekojamas kaula virsmā tikai priekšējā un augšējā daļā.



3.24. attēls. *Gyroptychius elgae* Vorobyeva. A - frontoetmoidālā vairoga fragments (anterolaterāli) (GI Pi 1520); B - asaru kauls (GI Pi. 1570); C - zvīņas, preoperkulārā un kvadrāta vaiga kaula komplekss (GI Pi. 1508); D - vaiga kauls (GI Pi. 1565); E - *suboperculare* (GI Pi. 1557); F - vāka kauls (GI Pi. 1506). Mēroga lineāla garums – 10 mm. Apzīmējumi: od.Ext.I – extrascapulare laterale pārklātais laukums; od.Ju – vaiga kaula pārklātais laukums; od. La – asaru kaula pārklātais laukums; od.Md – apakšžokļa pārklātais laukums; od.Mx – augšžokļa kaula pārklātais laukums; od.Op – vāka kaula pārklātais laukums; od. Po – aizacs kaula pārklātais laukums; od.Qju – kvadrāta-vaiga kaula pārklātais laukums; od.Sq+Pop+Qju – zvīņas, preoperkulārā un kvadrāta vaiga kaula kompleksa pārklātais laukums.

Figure 3.24. *Gyroptychius elgae* Vorobyeva. A – fragment of the frontoethmoidal shield (frontal view) (GI Pi 1520); B - lacrimal (GI Pi. 1570); C – squamosal, preopercular and quadratojugal complex (GI Pi. 1508); D - jugal (GI Pi. 1565); E - subopercular (GI Pi. 1557); F - opercular (GI Pi. 1506). Scale bar – 10 mm.

Abbreviations: od.Ext.l – area overlapped by lateral extrascapular; od.Ju – area overlapped by jugal; od. La – area overlapped by lacrimal; od.Md – area overlapped by mandibula; od.Mx – area overlapped by maxilla; od.Op – area overlapped by opercular; od. Po – area overlapped by postorbital; od.Qju – area overlapped by quadratojugal; od.Sq+Pop+Qju – area overlapped by squamosal, preopercular and quadratojugal complex.

Aizacs kaula garums ir 1,8 reizes lielāks par augstumu. Priekšējais gals veido orbītas loka pakalpmalu. Kaula apakšējai malai priekšdaļā uzguļ asaru kaula posterolaterālā mala, bet aizacs kaula pārējā apakšmalas daļa pārsedz vaiga kaula augšmalu. Kaula aizmugurējā mala pārsedz plašu šuves laukumu zvīņas kaula priekšdaļā (3.24. C attēls). Augšmala bijusi savienota ar smadzeņu kapsulas pārsega kauliem.

Vaiga plātnes pārējie elementi cieši saauguši – pieejamos paraugos tikai vietām izsekojamas robežas starp zvīņas, kvadrāta-vaiga un preoperkulāro kaulu. Raksturīgi, ka šis vaigu plātnes kaulu komplekss kopumā ir proporcionāli garš, tā garuma/augstuma attiecība ir 2,5.

Operkulo-gulārās sērijas kauli. Žaunu vāku veidojošie elementi (3.24. E, F attēls) būtiski neatšķiras no citiem osteoelepidīdiem raksturīgajiem kauliem. Suboperkulārais kauls ir divreiz garāks nekā augsts. Kaula priekšējās malas augšdaļai uzgūlis kvadrāta-vaiga kauls, apakšdaļai – apakšžokļa priksimālā daļa, visticamāk, laterālo sienu veidojošais supraangulārais kauls Vāka kauls ir rombveida. Anterodorsālajai un anteroventrālajai malai uzgūluši attiecīgi *extrascapulare laterale* no smadzeņu kapsulas dermālā pārsega un preoperkulārais kauls. *Gulare* garums trīs reizes lielāks nekā platums.

Apakšžoklis pārstāvēts tikai ar fragmentāru materiālu, līdz ar to zināšanas par tā proporcijām uz uzbūvi ir ļoti ierobežotas. Jāatzīmē, ka spleniālajam kaulam raksturīga izvīzīta medioventrālā plātne.

Plecu joslas skelets. E. Vorobjova aprastot šo sugu tai attiecinājusi arī kleitruma paraugu (GI Pi. 1552) (Vorobyeva, 1977, Pl.4, Fig 5). Promocijas darba izstrādes laikā, analizējot visus pieejamos kleitruma paraugus secināts, ka ne E. Vorobjovas attēlotas, ne arī kāds cits no tipiskajā atradnā iegūtajiem nevar tikt atzīts par *G. elgae* piederošu. Tie visi identificējami kā holoptihīdu dzimtas (Porolepiformes) daivspurzivīm piederoši.

***Gyroptychius grossi* Vorobyeva, 1981**

(3.25. attēls)

1981 ?*Gyroptychius grossi* – Vorobyeva, p. 443-445, Fig. 79

2004 *Gyroptychius* ? *grossi* – Vorobyeva, p. 308.

PAPILDINĀTĀ DIAGNOZE. Frontoetmoidālais vairogs slaidis: platuma/garuma attiecība preorbitālo stūru, orbītas loku un vairoga pakaļējās malas līmenī ir attiecīgi – 0.8, 0.55 un 0.4. Pineālo atveri ietver neliels skaits pineālo kauliņu, ne vairāk kā 4.

ATRADNE UN STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA. Latvija, urbums 55-Talsi, 274,9 m dziļums; Narvas svīta, Eifela stāvs, vidusdevons.

HOLOTIPS. ПИИ 2914/1, etmoīds; Latvija, urbums 55-Talsi, 274,9 m dziļums; Narvas svīta, Eifela stāvs, vidusdevons.

MATERIĀLS. LDM G 43/1004, apakšžoklis.

PIEZĪMES. Frontoetmoidālā vairoga laterāli tālu izvirzītie stūri vairoga preorbitālajā daļā, kas veidojuši acs orbītas priekšmalu, pārliedzinoši norāda uz piederību *Gyroptychius* ģintij (3.25. attēls). Vienlaikus jāatzīmē, ka frontoetmoidālais vairogs ir salīdzinoši slaidis: platuma/garuma attiecība preorbitālo stūru, orbītas loku un vairoga pakaļējās malas līmenī ir attiecīgi – 0.8, 0.55 un 0.4. Šajā ziņā kopējās proporcijas ir līdzīgas Skotijas vidusdevona nogulumos konstatētajai *G. agassizi*. Sugai raksturīgi, ka pineālā atvere atrodas samērā tālu vairoga aizmugurē, tā postorbitālajā daļā. Tiesa gan, pati atvere holotipā nav saskatāma deformācijas un plaisu dēļ, tomēr tās atrašanās vietu vairogā nepārprotami iezīmē pineālās plātnītes. To skaits ir neliels, visticamāk – ne vairāk par četrām. Postpineālās daļas garuma attiecība pret frontoetmoidālā vairoga kopgarumu ir 0.25.

Pētījumiem pieejamais apakšžokļa materiāls, lai gan pilnīgs, tomēr ir ļoti mazinformatīvs. Apakšžokļa paraugs ir tik ļoti deformēts, ka ir grūti precīzi novērtēt tā proporcijas. Cik tālu iespējams rekonstruēt tā uzbūvi, īpašas atšķirības, kas *G. grossi* izceltu uz pārējo *Gyroptychius* fona, nav izdevies konstatēt.



3.25. attēls. *Gyroptychius grossi* frontoetmoidālais vairogs (ПИН 2914/1). Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Figure 3.25. *Gyroptychius grossi* frontoetmoidal shield (ПИН 2914/1). Scale bar – 10 mm.

Genus *Thursius* Traquair (1888)

DIAGNOZE. Neliela izmēra zivis; garums līdz 300 mm. Muguras spuras novietotas tieši pretī vēdera un anālajai spurai. Astes spura heterocerkāla. Frontoetmoidālā vairoga priekšēja mala visai stipri izliekta uz leju. Nāsu atveres atrodas samērā zemu virs frontoetmoidālā vairoga anteroventrālās malas un parasti redzamas tikai daļēji vai arī vispār nav redzamas, ja skatās uz vairogu no augšas. Orbitālā loka garums attiecībā pret postparietālā vairoga garumu ir 0.44-0.54. Jugālais kauls veido daļu no orbitālās atveres malas. Attālums no smadzeņu kapsulas dermālā pārsega pakaļējās malas līdz pirmajai muguras spurai ir 5 reizes lielāks par postparietālā vairoga garumu. Vaiga plātne īsa un augsta.

***Thursius estonicus* Vorobyeva, 1977**

1977 *Thursius estonicus* – Vorobyeva, p. 209-213; Fig. 1-2

2004 *Thursius estonicus* – Vorobyeva, p. 299

PAPILDINĀTĀ DIAGNOZE. Nelielas zivis – maksimālais garums līdz 300 mm. Frontoetmoidālā vairoga priekšējā mala ievērojami izliekta lejup, nāsu atveres skatā no augšas nav redzamas. Frontoetmoidālais vairogs īss un plats: platuma/garuma attiecība preorbitālo stūru, orbītas loku un vairoga pakaļējās malas līmenī ir attiecīgi – 1.0, 0.9-1.0 un 0.8.

Frontoetmoidālā vairoga preorbitālās daļas garums ir mazāk par 0.7 no orbitālās un postorbitālās daļas kopgaruma. Savukārt postorbitālā daļa ir divreiz īsāka par pārējā etmoidālā vairoga kopgarumu. Apakšžoklis aptuveni 2 reizes garāks par frontoetmoidālo vairogu.

ATRADNE UN STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA. Tammes atsegums Virtjarv ezera austrumu krastā, Igaunija; Arukilas svīta, Eifela stāvs, vidusdevons.

HOLOTIPS. GI Pi. 1061, etmoīds ar aukslēju kvadrātkaulu un apakšžokli; Tamme, Igaunija; Arukilas svīta, Eifela stāvs, vidusdevons.

MATERIĀLS. GI Pi. 1629, postparietālā vairoga fragments; GI Pi. 1607, frontoetmoidālais vairogs.

PIEZĪMES. Promocijas darbā veikto pētījumu laikā jaunu papildinošu materiālu nav izdevies iegūt. Kopumā apstiprināma E. Vorobjovas agrāk sniegtā materiāla interpretācija. Tomēr kritiski vērtējama informācija, kas iegūta, atsaucoties uz vienīgo postparietālā vairoga paraugu, kas patiesībā ir fragmentārs un nevar sniegt neapstrīdamus datus par tā parametriem un, tāpat, arī par tiem raksturlielumiem, kuri iegūstami kā garuma attiecība pret postparietālā vairoga izmēriem. Tāpēc šādas pazīmes diagnozē nav iekļaujamas.

***Thursius talsiensis* Vorobyeva, 1971**

(3.26. attēls)

1971 *Thursius talsiensis* – Vorobyeva, p. 209-213; Fig. 1-2

1977 *Thursius talsiensis* – Vorobyeva, p. 124-125; Fig 23

2004 *Thursius talsiensis* – Vorobyeva, p. 298-299

PAPILDINĀTĀ DIAGNOZE. Neliela izmēra zivis, ķermenis slaidis, garums līdz 250 mm. Vaigu plātnes garums 2.4 reizes lielāks par tās augstumu. Aizacs kaula, zvīņas kaula kvadrāta-vaiga kaula garuma/augstuma proporcija attiecīgi 1.7, 1.6 un 2.0. Galveno gulāro kaulu garuma attiecība pret maksimālo platumu ir 3.2.

ATRADNE UN STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA. Latvija, urbums 55-Talsi, 375,3 m dziļums; Pērnavas svīta, Eifela stāvs, vidusdevons.

HOLOTIPS. ПИИ 2914/2, galvas postorbitālā daļa un ķermeņa fragments; Latvija, urbums 55 – Talsi, 375,3 m dziļumā, Pērnavas svīta, Eifela stāvs, vidusdevons.

MATERIĀLS. Tikai holotips (3.26. attēls).

PIEZĪMES. Ņemot vērā, ka vaigu kaula priekšgals veido daļu no orbitālā loka posteroventrālās malas, E. Vorobjovas viedoklis, ka fosilija attiecināma uz *Thursius* ģinti, uzskatāms par pamatotu. Tomēr jāpiezīmē, ka apšaubāma ir autores veikto pieņēmumu precizitāte attiecībā uz apakšžokļa un it īpaši etmoīda garumu un no tā izrietošajiem garumu un proporciju aprēķiniem, kas veikti, par pamatu ņemot galvenā gulārā kaula izmērus, jo ir grūti adekvāti novērtēt trūkstošo branhiostegālo plātnīšu un vidējā gulārā kaula ietekmi uz galvas garuma aprēķiniem. Tādēļ šīs pazīmes diagnozē nav iekļaujamas.



3.26. attēls. *Thursius talsiensis* ПИИ 2914/2, galvas postorbitālā daļa un ķermeņa fragments.
Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Figure 3.26. *Thursius talsiensis* ПИИ 2914/2, postorbital part of the head and body fragment.
Scale bar – 10 mm.

Genus *Glyptopomus* Agassiz (1844)

DIAGNOZE. Vidēja izmēra zivis, garums līdz 400 mm. Zvīņas un dermālie kauli bez kosmīna slāņa – tiem raksturīgs neregulārs, bieži tīklveida, valnīšu ornamentals. Frontoetmoidālais vairogs ir īss. Tā garums ir vienāds ar postparietālā vairoga garumu vai par īsāks par to; garumu attiecība: 0.85-1.00. Nāsu atveres atrodas samērā augstu virs frontoetmoidālā vairoga anteroventrālās malas un parasti ir redzamas, ja skatās uz vairogu no augšas. Orbitālā loka garums attiecībā pret postparietālā vairoga garumu ir neliels - 0.3. Pineālā atvere frontoetmoidālā vairoga virsmā atrodas iepretim orbītas lokiem vai vairoga postorbitālās daļas priekšējā daļā. Postparietālā vairoga platuma/garuma attiecība priekšējā malā ir 0.50-0.55, aizmugurējā malā 0.70-0.85. Vaiga plātne ir divreiz garāka par postparietālo

vairogu. Asaru kauls ir vienlīdz augsts kaula priekšējā un pakaļējā daļā. Asaru un jugālā kaula savstarpējā šuve ir slīpa. Apakšžoklis ir 2.25 reizes garāks par postparietālo vairogu. Astes spura dificerkāla, rombiska. Pirmā muguras spura novietota tuvāk ķermeņa priekšgalam nekā vēdera spuras; otrā muguras spura iepretim vēdera un anālās spuras attāluma viduspunktam.

***Glyptopomus bystrowi* (Gross, 1941)**

- 1941 *Panderichthys bystrowi*- Gross, p. 41, Fig 22.
1962 *Panderichthys bystrowi* - Vorobyeva, p. 89; Fig. 33 e-f; Pl. XXII Fig. 8-10, XXIII.
1964 *Panderichthys bystrowi* – Vorobyeva, Obruchev, p. 293; Fig. 33b; Pl. III Fig. 6.
1995b *Panderichthys bystrowi* – Lebedev, pp. 341-346.

PAPILDINĀTĀ DIAGNOZE. Galvas dermālie kauli un zvīņas bez kosmīna slāņa. Apakšžoklī zobu kaula priekšdaļā izteikti lielu zobu pāris. Aizacs kaula garuma/augstuma attiecība ir 1.8. *Extrascapulare mediale* garums lielāks par platumu. Atslēgas kaula ventrālā plātne ar kleitrumu veido kabatveida šuvi.

ATRADNE UN STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA. Latvija, Venta pie Ketliem, Ketleru svīta, Famenas stāvs, augšdevons.

HOLOTIPS. LDM G 15/49, apakšžokļa priekšējās daļas fragments; Latvija, Venta pie Ketliem, Ketleru svīta, Famenas stāvs, augšdevons.

MATERIĀLS. LDM G 57/650, aizacs kauls; LDM G 57/645, *extrascapulare mediale*; LDM G 57/319, atslēgas kaula fragments; LDM G 57/320, atslēgas kauls; LDM G 57/649, anokleitruma fragments; LDM G 57/98-317, zvīņas.

APRAKSTS UN INTERPRETĀCIJA. Apakšžokļa uzbūve zināma ļoti nepilnīgi. Holotipā saglabājies vien prekoronoidālās bedres un simfīzes iecirknis, kas nesniedz daudz nozīmīgu pazīmju. Jāatzīmē, ka zobu kaula priekšējai daļai raksturīgs pāris lielu zobu, par ko liecina to diametrs pie pamatnes. Zobu kaula laterālā virsma spēcīgi erodēta, tomēr labi saskatāms valnīšu veidots tīklveida ornaments. Latvijas Dabas muzeja kolekcijās glabājas vēl vairāki

apakšžokļu fragmenti no Ketleru atradnes (G 57/ 318, G 57/321, G 57/647-648). Nevienam no tiem nav kosmīna pārklājuma, tomēr zobu kaula virsmā redzamais garenu pauguriņu ornaments, kas savā starpā neveido tīklveida savienojumus, liek domāt, ka minētie paraugi drīzāk attiecināmi uz *Cryptolepis grossi* neliela izmēra indivīdiem, kuriem notikusi kosmīna slāņa resorbcija, ko uzskata par izplatītu procesu augšanas gaitā.

Aizacs kauls ir iegarens, tā garums ir 1.8 reizes lielāks par augstumu. Kaula virsmu sedz raksturīgais tīklainais ornamentējums.

Extrascapulare mediale garums lielāks nekā platums. Spriežot pēc pārseguma virsmas laukumu konfigurācijas, *extrascapulare laterale* mediālās malās ir ieliektas.

Atslēgas kaula kaudālā mala šķērsgrīzumā veido V-veida gropi, kurā iegūlusi kletruma priekšmala. Aptuveni vidusdaļā šajā atslēgas kaula malā ir liels kaudāli vērsts izvirzījums, kas acīmredzot šuvi kletruma un atslēgas kaula šuvi padarījis īpaši ciešu un izturīgu. Anokleitruma uzbūvē nav saskatāmas pazīmes, kas īpaši atšķirtos no citām osteolepifpormu ģintīm raksturīgās formas vai uzbūves.

PIEZĪMES PAR ATSEVIŠĶĀM OSTEOLEPIDĪDU FORMĀM

Pēc detalizētas agrāk aprakstīta materiāla izpētes jānorāda, ka virkne formu fosilā materiāla nepilnīgas vai sliktas saglabātības dēļ pašreiz drīzāk uzskatāmi par neidentificējamiem līdz jauna materiāla iegūšanai.

Gyroptychius sp. (LDM G 43/4007), ticis aprakstīts kā ? *Gyroptychius latvicus* (Vorobyeva, 1981, 2004). Nākas atzīmēt, ka etmoīda priekšējās daļas fragments patiesībā ir nepilnīgāk saglabājies, nekā ticis norādīts sākotnējā aprakstā. Tādas pazīmes, kā orbitālā loka proporcijas un paša vairoga dažādu daļu savstarpējās proporcijas, ko E. Vorobjova izmantojusi definējot jauno sugu, nav aprēķināmas, jo frontoetmoidālā vairoga un orbitālā loka pakalējā mala nav saglabājusies. Tai pat laikā vairoga anterolaterālais stūris ir gana labi saglabājies, lai neradītu šaubas par materiālu, kā *Gyroptychius* ģintij piederošu, pierādot šādas formas klātbūtni Pērnavas svītas nogulumos, ko apliecina šis atradums urbuma 22-Šķipe serdē 377,1 m dziļumā.

Līdzīga situācija ir ar materiālu, kas nesē aprakstīts kā *Osteolepis baltica* Vorobyeva, 2004 (Igaunija, Tamme, Arukilas svīta) un *Megadonichthys kurikae* Vorobyeva, 2004 (Igaunija, Vihandu, Gaujas svīta). Promocijas darba izstrādes laikā izpētei pieejamais materiāls, uz kuru atsaucas iepriekšējais autors, vērtējams kā pārāk fragmentārs, lai to būtu iespējams salīdzināt zemāka ranga taksonu līmenī. Jāpiebilst, ka E. Vorobjovas *Osteolepis baltica* materiāla sarakstā kā postparietālais vairogs minētais paraugs (LDM G 43/4004) ir kļūdaini identificēts; nav šaubu, ka tas patiesībā ir frontoetmoidālā vairoga fragments ar daļēji saglabājušos orbitālo un postorbitālo daļu (3.27. attēls).



3.27. attēls. Osteolepididae indet. (LDM G 43/4004), frontoetmoidālā vairoga fragments.
Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Figure 3.27. Osteolepididae indet. (LDM G 43/4004), fragment of the frontoethmoidal shield.
Scale bar – 10 mm.

Tāpat darba autors pievienojas agrāk paustajam viedoklim (Gross, 1933; Jarvik, 1948), ka *Osteolepis fisheri* (Eichwald, 1860) ir pārāk mazpazīstama forma, cik tālu ļāvis spriest pieejamais materiāls.

Promocijas darba izstrādes laikā izdevies paplašināt priekšstatus par osteolepidīdu stratigrāfisko izplatību Franās stāva ietvaros ar jaunu fosilo materiālu, kas gan iegūts no eratiskā materiāla – smilšakmens bloka, kas atrasts Tīnūžu apkārtnē. Nepilnu 0,5 m² lielais ieža bloks bagātīgi satur mugurkaulnieku faunas atliekas, kas, lai gan fragmentāras, tomēr samērā precīzi norāda to sākotnējo vietu griezumā. Līdz ar precīzāk nenosakāmām osteolepidīda atliekām (zvīņas un frontoetmoidālā vairoga fragmenti) faunas kompleksā konstatētas *Bothriolepis maxima* Gross, *Devononchus laevis* Gross, *Strunius* sp., *Dipnoi* indet. un *Acanthodii* indet. fosilijas, kas raksturīgas Katlešu – Ogres svītai. Minētajā intervālā osteolepidīdu atliekas līdz šim nebija konstatētas.

Fragmentāras osteolepidīdu atliekas jau agrāk tikušas konstatētas vēl dažos stratigrāfiskajos intervālos. Liela izmēra zvīņas tikušas atrastas Gaujas svītas smilšakmens atsegumos Abavas karstā pie Lejējiem. Zvīņas, apakšžokļa u.c. fragmenti konstatēti arī Tērvetes svītas iežos. Pieejamais apakšžokļa fragments norāda uz līdzību ar *Cryptolepis* materiālu no Ketleru svītas, tomēr ierobežotā materiāla apjoma un kvalitātes dēļ precīza identifikācija pagaidām nav iespējama.

1977. gadā tikusi aprakstīta *Megapomus heckeri* Vorobyeva, 1977 suga no Famenas stāva nogulumiem Krievijā, Ļeņingradas apgabalā; (Vorobyeva, 1981, 2004). Apraksts sniegts, pamatojoties uz vienīgo pieejamo paraugu – galvaskausa otoko-okcipitālo nodalījumu, kas iegūts Bilovas ciema tuvumā, Mazās Tuderu upes labajā krastā. Pilnīgāk zināma Centrālā devona lauka teritorijā (Orlas apgabals) konstatētas sugas *Megapomus markovskyi* Vorobyeva 1977 morfoloģija. Ņemot vērā minimālo *M. heckeri* fosilā materiāla apjomu, pagaidām grūti spriest par E. Vorobjovas aprakstītās sugas valdumu un izplatību Galvenajā devona laukā.

4. GALVENĀ DEVONA LAUKA OSTEOLEPIFORMU STRATIGRĀFISKĀ IZPLATĪBA, TO PIELIETOJAMĪBA BIOSTRATIGRĀFIJĀ UN PALEOBIOĢEOGRĀFISKIE ASPEKTI

Apkopoti, precizēti un papildināti dati par osteolepiformu stratigrāfisko izplatību Galvenajā devona laukā (4.1. attēls). *E. kurshi* ir senākā tristihopterīdu suga apskatāmajā teritorijā. Turklāt, līdzās agrā Franas laikmeta *Eusthenopteron foordi* (Kanāda), tā ir otra senākā aiz vēlā Živetas laikmeta *Tristichopterus alatus* no Skotijas. Atsevišķi autori (Esin *et al.*, 2000; Forey *et al.*, 2000; Schultze, Cloutier, 1996) Gaujas reģionālā stāva nogulumus, kuros iegūti šīs sugas īpatņu fosīliju paraugi, pieskaita Živetas laikmetam. Tristihopterīdu atliekas konstatētas, sākot ar Gaujas reģionālā stāva (agrais Franas laikmets), līdz pat Švētes reģionālā stāva (Famenas laikmets) nogulumiem. Tomēr lielāka sugu daudzveidība novērota Franas stāva robežās. Atbilstoši pašreizējiem datiem *Platycephalichthys skuenicus* ir vienīgā Famenas laikmeta suga.

Apskatot datus par tristihopterīdu izplatību plašākā teritorijā, redzams, ka senākās formas atrastas apgabalos, kas atbilst Eiramerikas reģionam, kas varētu norādīt uz šo teritoriju kā grupas izcelšanās vietu. Uzkrājot papildus datus un izsekojot formu izplatīšanās gaitai, turpmākajos pētījumos varētu gūt pilnīgāku priekšstatu par tristihopterīdu bioģeogrāfiju.

Savukārt osteolepidīdi vislielāko daudzveidību sasnieguši vidusdevonā – Eifela un Živetas laikmetā, būdami pārstāvēti ar *Thursius*, *Gyroptychius* un *Osteolepis* ģinti. Jaunākos nogulumos osteolepidītu atliekas konstatētas vien atsevišķos intervālos: Gaujas, Pļaviņu, Tērvetes un Ketleru svītā. Nevar uzskatīt, ka mūsu zināšanas par osteolepiformu izplatību augšējā Franas, bet jo īpaši Famenas griezuma daļā, ir pilnīgas. Galvenā devona lauka robežās attiecīgā vecuma nogulumu izplatīti salīdzinoši nelielā laukumā, līdz ar ko arī atsegumu un fosīliju atradumu skaits ir proporcionāli mazāks.

Taksoni		Stāvi/ reģionālie stāvi		FAMENAS										FRANAS										Žv	EIFELA		
				Šķerveļa	Ketleru	Žagares	Švētes	Mūru	Akmenes	Kursas	Jonišķu	Elejas	Amulas	Stipinu	Pamūšas	Katlešu	Daugavas	Dubņika	Pļaviņu	Amatas	Gaujas	Burtnieku	Arukilas	Narvas	Pērnavas		
	<i>Thursius talstensis</i>																										
	<i>Thursius estonicus</i>																						■				
	<i>Gyroptychius sp.</i>																							■			
	<i>Gyroptychius grossi</i>																							■			
	<i>Gyroptychius pauli</i>																										
	<i>Gyroptychius elgae</i>																										
	? <i>Osteolepis striata</i>																										
	<i>Eusthenopteron kurshi sp. nov.</i>																										
	<i>Latvius n. sp.</i>																										
	<i>Eusthenopteron obruchevi</i>																										
	<i>Eusthenopteron saeve-soederberghi</i>																										
	<i>Latvius grewingki</i>																										
	<i>Platycephalichthys rohoni</i>																										
	<i>Jarvikina wenjukowi</i>																										
	<i>Platycephalichthys bischoffi</i>																										
	<i>Osteolepidae</i> indet.																										
	<i>Platycephalichthys skuenicus</i>																										
	<i>Glyptopomus? bystrowi</i>																										
	<i>Cryptolepis grossi</i>																										

4.1. attēls. Osteolepiformu stratigrāfiskā izplatība Galvenajā devona laukā (ar autora labojumiem un papildinājumiem) (Blieck *et al.*, 1988; Esin *et al.*, 2000; Upeniece, 2001b; Lyarskaya, Lukševičs, 1992; Vorobjova, 1962, 1977) .

Apzīmējumi un saīsinājumi: Žv – Živetas stāvs; ■ – osteolepidīdu dzimtas pārstāvji, o – tristihopterīdu dzimtas pārstāvji.

Figure 4.1. Stratigraphical distribution of osteolepiforms in the Main Devonian Field (with authors corrections and additions) (Blicek *et al.*, 1988; Esin *et al.*, 2000; Upeniece, 2001b; Lyarskaya, Lukshevichs, 1992; Vorob'eva, 1962, 1977) .

Abbreviation and symbols: Žv – Givetian; ■ – osteolepidid fishes, o – tristichopterid fishes.

Promocijas darba izstrādes laikā izdevies iegūt osteolepidīdu materiālu arī no smilšakmeņiem, kas, spriežot pēc konstatētās faunas kompleksa (līdz ar precīzāk nenosakāmām osteolepidīda atliekām, konstatētas *Bothriolepis maxima* Gross, *Devononchus laevis*, *Strunius* sp., *Dipnoi* indet. un *Acanthodii* indet. fosilijas), atbilst Katlešu – Ogres svītai. Minētajā intervālā osteolepidīdu atliekas līdz šim nebija konstatētas.

Paleontoloģisko datu nozīme ģeoloģijā, iespējams, visbūtiskāk izpaužas tieši stratigrāfisku jautājumu risināšanā. Zivis kā nektona organismi nav saistīti ar kādas noteiktas fācijas nogulumiem. Atlieku izplatīšanos lielākā teritorijā veicina arī uzpeldēšanās stadija zivju atlieku sadalīšanās gaitā (skat. 5. nod.). Šajā ziņā arī osteolepiformiem varētu būt zināma nozīme biostratigrāfijā. Taču, kā ikviens plēsējs, tie biocenozēs pārstāvēti ar salīdzinoši nelielu īpatņu skaitu, un to atliekas atrodamas ļoti reti. Turklāt fragmentāra materiāla gadījumā var rasties grūtības arī nosakot atraduma sistemātisko piederību. Bez tam patreiz zināmās formas vairumā gadījumu pārstāvētas ar nepilnīgu materiālu. Tādēļ arī reģionos, kur zivis ir vienīgie pieejamie biostratigrāfijā izmantojamie organismi, osteolepiformi minami tikai kā viens no faunas kompleksa elementiem līdzās mugurkaulniekiem ar lielāku biostratigrāfisko potenciālu – bruņuzivīm, bezžokļiem, arī akantodēm, kas biocenozēs ieņem zemākus trofiskos līmeņus un ir pārstāvētas ar lielāku īpatņu skaitu.

Kā piemēru var minēt 2002. – 2005.g. veiktos pētījumus un fosilā materiāla vākumus Galvenā devona lauka ziemeļaustrumu galā atsegumos Andomas kalnā pie Oņegas ezera (Ivanov *et al.*, 2006). Vairāku gadu laikā izdevies iegūt daudz fosilā materiāla, tostarp arī šajā darbā aprakstīto osteolepiformu atliekas. *Latvius* un *E. saeve-soederberghi* fosilijas līdzās citu mugurkaulnieku fosilijām ļāvušas Andomas svītas augšdaļu korelēt ar Pļaviņu reģionālā stāva nogulumiem Galvenā devona lauka rietumu un centrālajā daļā.

Par ihtiofaunas kompleksu lomu attālāku reģionu korelācijā liecina nesenu gadu pētījumi salīdzinot Baltijas un Skotijas devona bruņuzivju un bezžokļu faunu (Mark-Kurik, 1991). Te jāatzīmē arī, ka Arukilas svītas nogulumos atrastā *Gyroptychius* forma, kas tikusi aprakstīta kā *G. pauli*, morfoloģiski ir ļoti tuva *Gyroptychius milleri* no vidusdevona iežiem

Skotijā. Šis novērojums papildina augstāk minētos korelācijas datus, kas liecina par Arukilas svītas nogulumu vecuma atbilstību augšējiem Keitnesas sērijas (Upper Caithness Flagstone Group) iežiem Skotijā (4.2. attēls).

Stāvs	Konodontu zonas	Igaunija, Latvija			Skotija	
		Reģionālais stāvs	Svīta/rida	Tipiskā fauna	Stratigrāfiskā vienība	Tipiskā fauna
Franas Žīvetas	<i>falsiovalis disparilis</i>	Pļaviņu			Boghola	
		Amatas		<i>P. undulata</i> <i>A. radiata</i>	Nairnas slāņi	<i>P. undulata</i> <i>A. maxima</i>
	<i>hermanni-cristatus</i>	Gaujas	Lodes Sietiņu	<i>Laccognathus</i> <i>A. ornata</i>	Džonogrota un Edejas sērija	
		Abavas		<i>Watsonosteus</i> <i>Microbrachius</i>		
	<i>varcus</i>	Burtnieku		Korkilas Hermas	Augšējā Keitnesas sērija	<i>Dickosteus</i> <i>Millerosteus</i> <i>Homostius</i>
		Arukilas		Tarvastu Kurekilas <i>Homostius</i>		
<i>hemiansatus</i>	Vīlandes					
Eifela	<i>kockelianus</i>	Narvas	Kernaves	<i>C. cuspidatus</i> <i>R. cf. threiplandi</i>	Ahanaras rida Apakšējā Keitnesas sērija	<i>C. cuspidatus</i> <i>R. threiplandi</i> <i>Homostius</i>
	<i>australis costatus</i>	Leivu Vadja		<i>Homostius</i>		
		<i>partitus</i>	Pērnavas	Tammes Tori	<i>Homostius</i>	
Emsas	<i>patulus</i>	Rēzeknes				

4.2. attēls. Baltijas un Skotijas vidusdevona nogulumu korelācija uz mugurkaulnieku faunas kompleksu pamata (pēc Mark-Kurik, 2000).

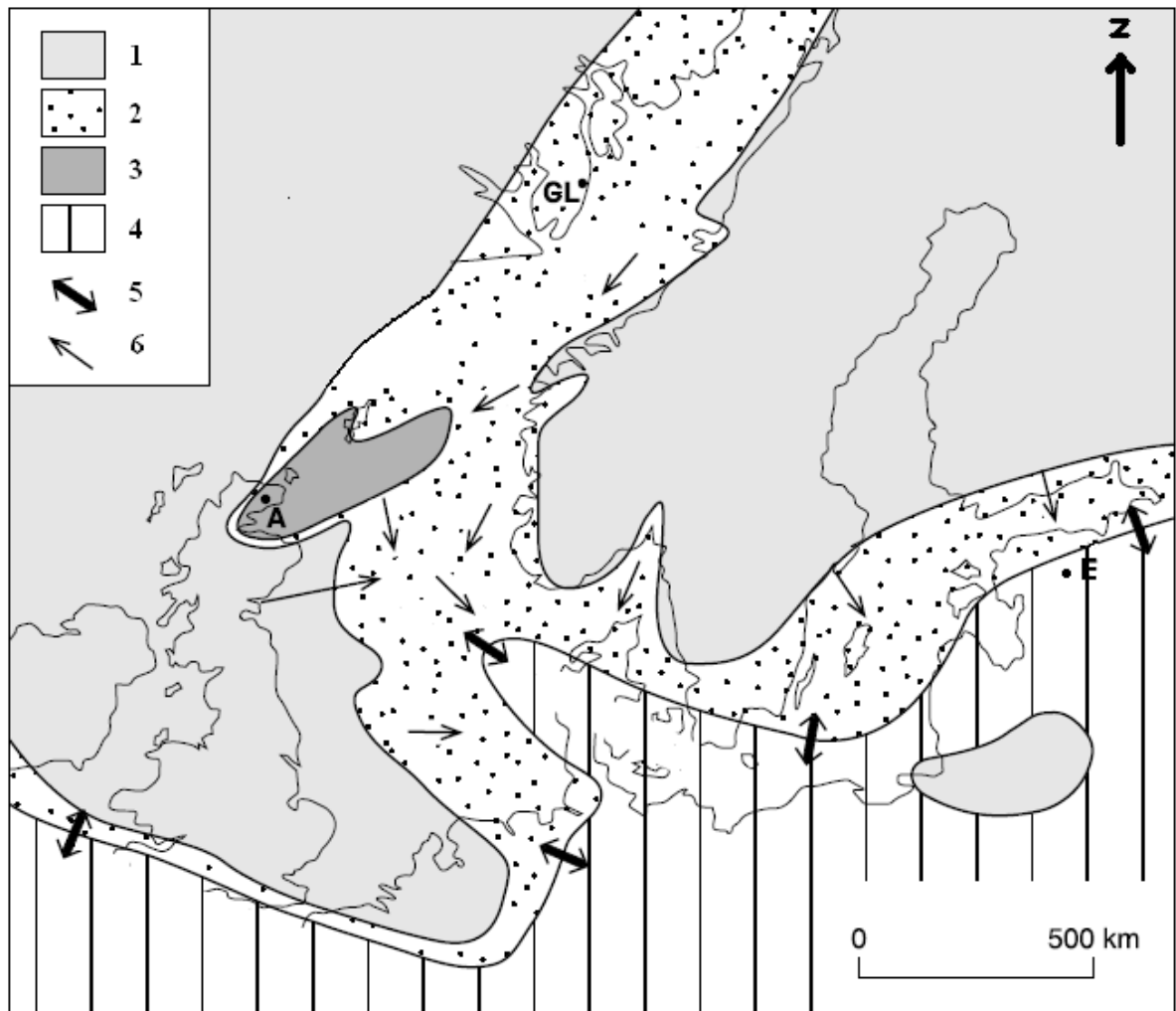
Saīsinājumi: A. – *Asterolepis*, C. – *Coccosteus*, P. – *Psammolepis*, R. – *Rhamphodopsis*

Figure 4.2. Correlation of the Middle Devonian of the Baltic States and Scotland based on fossil vertebrate faunas (from Mark-Kurik, 2000).

Abbreviations: A. – *Asterolepis*, C. – *Coccosteus*, P. – *Psammolepis*, R. – *Rhamphodopsis*

Jāatzīmē arī Eifela laikmeta bruņuzivju *Coccosteus cuspidatus* Miller ex Agassiz 1841 konstatēšana kā Baltijas Narvas svītas Kernaves ridas, tā arī Skotijas Ahanaras kaļķakmens ridas (Achanarras Limestone Member) iežos, kas norāda uz šo nogulumu korelācijas iespēju. Pavisam nesen iegūti jauni dati par artrodīras *Actinolepis* atradumu Ahanaras kaļķakmeņos (Newman, Trewin, 2008). Konstatētā forma ir morfoloģiski tuva Baltijas teritorijā detalizēti izpētītajai sugai *A. tuberculata* (Narvas svīta).

Salīdzinot ar tristihopterīdiem, osteolepidīdu, kas ir daudzveidīgāka un ģeogrāfiski plašāk izplatīta grupa, nozīme biostratigrāfijā un paleobiogeogrāfijas izpētē ir lielāka. Gadu gaitā ir plaši pētīti vidusdevona nogulumu veidošanās apstākļi Skotijā, cenšoties noskaidrot Orkadijas (Orcadian) paleobaseinu raksturu un konfigurāciju. Tie tikuši raksturoti kā vairāki visai plaši izolēti baseini, kas, pateicoties ūdenslīmeņa izmaiņām, periodiski bijuši savienoti ar jūru (Trewin, 1986; Astin, 1990; Marshall *et al.*, 1996). Pētot devona nogulumus, līdzīgi secinājumi izdarīti arī par Austrumgrenlandes un Norvēģijas teritorijas ģeoloģisko vēsturi (Marshall, Stephenson, 1997). Analizējot šajās teritorijās un Baltijā konstatēto faunas kompleksu sastāvu, būtisks ir jautājums par šo augstāk minēto nosacīti limnisko baseinu nogulumu un Galvenā devona lauka marīno nogulumu korelāciju, kas ļauj izdarīt secinājumus par savienojumiem, kas pastāvējuši starp paleobaseiniem. Jaunākie pētījumi liek domāt, ka maksimālas ūdens līmeņa celšanās apstākļos, kas autoru interpretācijā tiek saistīta ar klimata sezonālo raksturu un mainīgu nokrišņu daudzumu (Marshall *et al.*, 2007), Orkadijas baseins lielā mērā bijis saistīts ar Rejas okeānu (4.3. attēls). Minētajam laika intervālam raksturīgo faunas kompleksu elementi, kas kopīgi Orkadijas baseina un Baltijas teritorijā pastāvējušās jūras ihtiofaunai, arī liecina par pastāvošo savienojumu starp baseiniem un labvēlīgiem apstākļiem zivju migrācijai.



4.3. attēls. Baltijas, Skotijas un Austrumgrenlandes paleoģeogrāfiskie apstākļi Eifela laikmetā (pēc Newman, Trewin, 2008);

Apzīmējumi: A – Ahanaras karjera atrašanās vieta, E – Igaunija, Tammes atsegums (Arukilas svīta), GL – Austrumgrenlande, 1 – denudācijas areāls, 2 – aluviālu un deltu nogulumu uzkrāšanās apgabals, 3 – Orkadijas baseins Skotijā, 4 – epikontinentālas un šelfa jūras nogulumi, 5 – jūras transgresijas un regresijas virzieni, 6 – klastiskā materiāla pieplūdes virzieni.

Figure 4.3. Palaeogeographical reconstruction of Baltics, Scotland un East Greenland during Eifelian (after Newman, Trewin, 2008);

Abbreviations and symbols: A – location of the Achanarras quarry, E – Estonia, Tamme outcrop (Aruküla Formation), GL – east Greenland, 1 – denudation area, 2 – mainly clastic non-marine deposits, 3 – Orkadian basin Scotland, 4 – epicontinental and shelf sea deposits, 5 – directions of sea transgressions and regressions, 6 – direction of clastic flow.

Par osteolepidīda *Gyroptychius pauli* morfoloģisko līdzību ar Skotijā izplatīto *G. milleri* jau tika minēts iepriekš. Vēl jāatzīmē, ka E. Jarviks ir norādījis uz Grenlandē atrastā *G. groenlandicus* Jarvik 1950 līdzību ar *G. milleri* (Jarvik, 1950), kas varētu liecināt par baseinu savstarpējo saistību. Līdzīga situācija ir ar Norvēģijas teritorijā atrasto *G. kiaeri* Jarvik

1949, kuru autors uzskatījis par tuvi radniecīgu Ahanaras *G. agassizi* (Jarvik, 1949). Tomēr gan Grenlandes, gan Norvēģijas teritorijā konstatētās osteolepidīdu formas ir zināmas tikai pēc fragmentāra fosilā materiāla, tādēļ pilnīgāku secinājumu izdarīšanai būtu nepieciešama padziļināta šī materiāla izpēte un jauni vākumi. M. Nūmens un N. Truins pieļauj iespēju, ka nelielās morfoloģiskās atšķirības, uz kuru pamata minētais materiāls ticis attiecināts uz dažādām *Gyroptychius* sugām, veidojušās periodiski pastāvējušās populāciju ģeogrāfiskās izolācijas rezultātā.

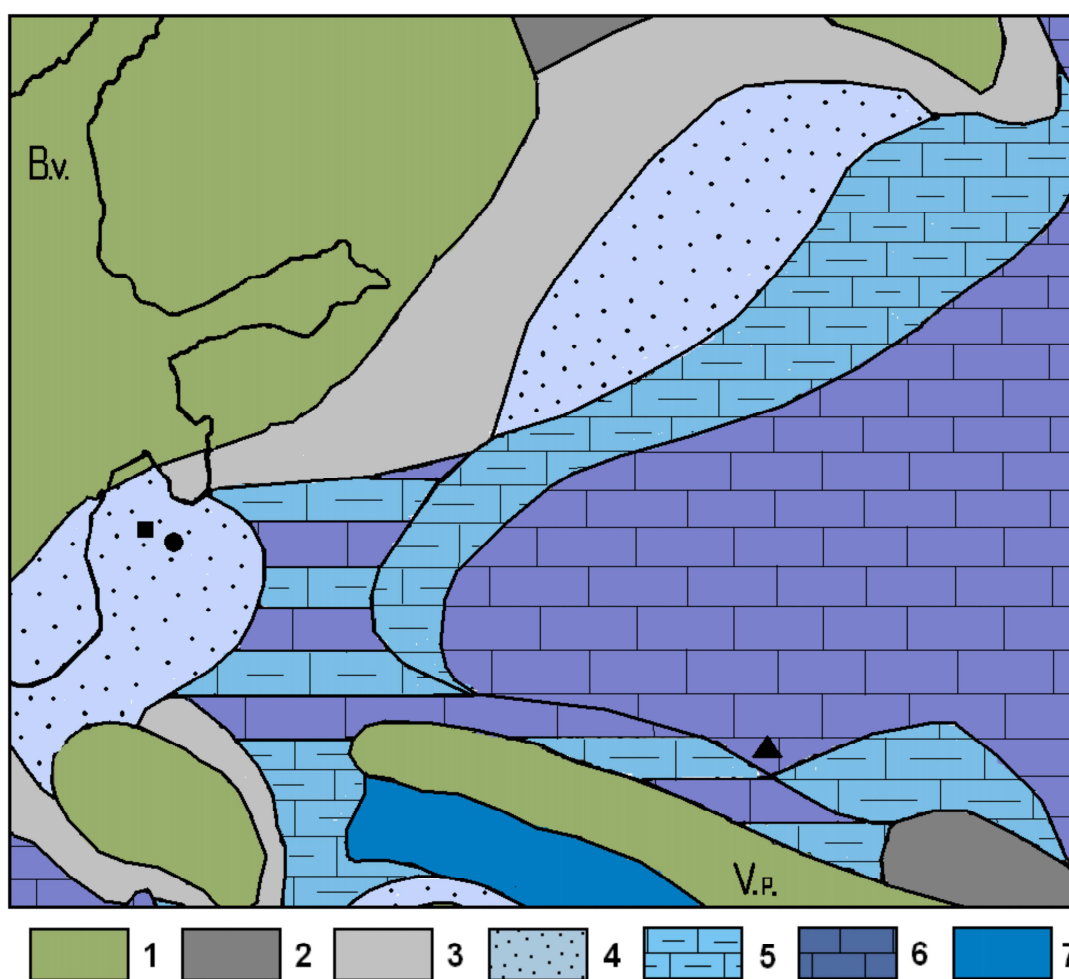
Apspriežot šādas zivju migrācijas iespējas uz paleoģeogrāfisko rekonstrukciju fona, aktuāls ir jautājums par baseinos valdošajiem apstākļiem – galvenokārt ūdens sāļumu. Te nozīmīga loma ir saldūdens pieplūdei no kontinenta, par ko liecības iegūstamas no sedimentoloģiskiem datiem, analizējot nogulumu granulometrisko sastāvu, klastiskā materiāla pieplūdes intensitāti u.c. pazīmes, kā arī baseina vai tā daļas raksturu (piemēram, dziļumu, saistību ar citiem baseina iecirkņiem). Šo faktoru mijiedarbība, atkarībā arī no iztvaikošanas intensitātes relatīvi noslēgtu baseinu gadījumā karsta klimata apstākļos, ietekmē ūdens sāļumu. Ir grūti novērtēt, kāda bijusi dažādu zivju tolerance attiecībā pret ūdens sāļumu kā ekoloģisku faktoru, un cik limitējošs tas bijis. Tomēr šādas pazīmes ir ņemamas vērā, izziņot paleobaseinu attīstības vēsturi.

Balstoties uz mūsdienu baseinu pētījumiem, noskaidrots, ka stroncija izotopu ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) proporciju atšķirības zivju kaulos sniedz datus par ūdens sāļumu, kas ticis aprobēts arī fosilā materiāla izpētē, cenšoties iegūt tiešas liecības par šo vides parametru (Dasch, Campbell, 1970; Elliot *et al.*, 1998; Schmitz *et al.*, 1991). Tomēr šādi mērījumi ir sarežģīti un prasa lielu mērījumu skaitu statistiski ticamu rezultātu iegūšanai, kas ievērojami ietekmē šādu pētījumu izmaksas.

Osteolepidīdu atradumi tādos paleoģeogrāfiski attālos apgabalos kā Ķīna (*Thursius wudingensis*) un Antarktīda (*Gyroptychius ? antarcticus* (Woodward)) liecina par atsevišķu Laurāzijas reģionam raksturīgu osteolepidīdu ģinšu plašu ģeogrāfisku izplatību un labvēlīgiem paleoģeogrāfiskiem apstākļiem to izplatībai.

Ir būtiski vēlreiz atzīmēt promocijas darba osteolepidīdu taksonomiskā raksturojuma nodaļā (68. lpp.) jau minētos datus par atsevišķu vidusfamenas osteolepidīdu sugu izplatību kā Galvenajā devona laukā, tā arī Centrālajā devona laukā (Krievijā Orlas apgabalā), kas liecina par vienota baseina pastāvēšanu, tādējādi apstiprinot jau esošos datus par famenas laikmeta

(paleo)baseinu rekonstrukcijām (4.4. attēls). Ir noskaidrots, ka abiem apgabaliem kopīgas ir osteolepidīdu *Cryptolepis grossi* un *?Glyptopomus bystrowi* sugas (Lukševičs, 1992, Lebedev, 1995b, Esin *et al.*, 2000), kas Galvenajā devona laukā raksturīgas Ketleru svītai (domājams, arī Tērvetes svītai), savukārt Centrālā devona lauka teritorijā Plavskas reģionālā stāva Orlas-Saburovas svītai. Līdzās jau minētajām daivspurzivju sugām abos reģionos konstatētas arī antiarhu grupas bruņuzivis *Bothriolepis ciecere* Lyarskaya in Lyarskaya & Savaitova 1974 un *Bothriolepis ornata* Eichwald 1840 (Novitskaya *et al.*, 1984; Esin *et al.*, 2000).



4.4. attēls. Paleogeogrāfisko un sedimentācijas apstākļu rekonstrukcija vēlā Franas un Famenas laikmetā Galvenā devona lauka un Centrālā devona lauka teritorijā (pielāgots pēc Nikishin *et al.*, 1996).

Apzīmējumi: B.v. – Baltijas vairogs, V.p. Voronežas pacēlums, 1 – denudācijas areāls, 2 – kontinentāli nogulumi, 3 – smilšaini un aleirītiski sekas jūras nogulumi, 4 – sekas jūras smilšaini, aleirītiski un karbonātiski nogulumi, 5 – sekas jūras karbonātiski un aleirītiski nogulumi, 6 – galvenokārt karbonātiski nogulumi, 7 – karbonātiski nogulumu un evaporīti

Figure 4.4. Reconstruction of palaeogeographical and sedimentological conditions in the territory of the Main and Central Devonian Fields during the Late Frasnian and Famennian (adapted from Nikishin *et al.*, 1996).

Abbreviations and symbols: B.v. – Baltic shield, V.p. – Voronezh high, 1 – denudation area, 2 – continental deposits, 3 – shallow-marine sand and shales, 4 – shallow-marine sand, shales and carbonates, 5 – shallow-marine carbonates and shales, 6 – mainly carbonates, 7 – carbonates and evaporites.

5. DAIVSPURZIVJU TAFONOMIJAS ASPEKTI

Darbā apskatāmajā teritorijā devona mugurkaulnieku, tai skaitā osteolepiformu, atliekas atrodamas galvenokārt kā atsevišķi skeleta elementi vai to fragmenti. Salīdzinoši veseli skeleti reizumis atrasti tikai Lodes māla karjerā, kas ļauj spriest par daivspurzivju atlieku dezintegrācijas sākuma stadiju norisi. Zināms arī daļēji saglabājies *Thursius talsiensis* skelets (ПИН 2914/2) no Pērnavas svītas mālaini aleirītiska smilšakmens, kas iegūts no urbuma serdes, līdz ar to vispārinošu secinājumu izdarīšana ir ierobežota.

Galvenā devona laukā izplatīto devona klastisko nogulumu uzkrāšanās un paleoģeogrāfiskos apstākļus rekonstruējis V. Kuršs (Kurshs, 1992a). Šajā kontekstā aplūkoti arī Lodes karjerā atsegtās mālu iegulas, kurā iegūta daļa promocijas darbā detalizētāk aprakstītā materiāla, veidošanās apstākļi. Secināts, ka no noneses apgabala, kas atradies ziemeļos no apskatāmās teritorijas, nestais drupu materiāls uzkrājies ne visai dziļā, iesāļā baseinā. Lodes māla atradne atbilst daļai paleodeltas, kur ūdens un drupu materiāla plūsmas no sauszemes nonāca jūrā. Mainoties sanešu plūsmas intensitātei un, iespējams, jūras ūdens līmenim, mainījās pienestā drupu materiāla granulometriskais sastāvs, tādēļ izveidojās Lodes svītai raksturīgā aleirolītu, mālu un smalkgraudainu smiltsiežu slāņmija. Šajā upju deltu rajonā veidojušies noslīdeņi, un radušos padziļinājumus hidrodinamiski mierīga režīma apstākļos aizpildījis granulometriski vissmalkākais materiāls. Tā rezultātā veidojušās dzeltenīgi pelēku treknu mālu iegulas.

Līdz ar pirmajiem mugurkaulnieku fosiliju atradumiem 70-to gadu sākumā pievērsta uzmanība arī to sakopojumu veidošanos un saglabāšanos ietekmējošo apstākļu izzināšanai (Kurshs, Lyarskaya, 1973). Arī pēdējos gados šai tēmai veltītas vairākas publikācijas (Kurshs, 1992b; Upeniece, 1991, 1999; Zupiņš, 2003). Plašākais tafonomiska rakstura pētījumus atspoguļojošais darbs publicēts pavisam nesen – 90-to gadu beigās (Kuršs *et al.*, 1998, 1999). Tajā iekļauti jaunākie dati par Lodes svītas faunas sastāvu un sniegts dažādos slāņos atrodamo fosiliju sakopojumu detalizēts raksturojums tafonomijas aspektā. Tā kā minētajās publikācijās īpaša uzmanība pievērsta bruņuzivs *Asterolepis ornata* Eichw., kas pārstāvēta ar liela apjoma materiālu, dezintegrācijas stadiju noskaidrošanai līdzās vispārīga rakstura novērojumiem būtu vērts minēt arī dažas daivspurzivju tafonomijas iezīmes.

Nav noliedzams, ka fosiliju sakopojumu veidošanos ietekmējusi straumju darbība, par ko liecina gan atsevišķu kaulu (5.1. attēls), gan veselo skeletu izvietojums (Kurshs, Lyarskaya,

1973; Fig. 5). To garenasis orientētas aptuveni vienā virzienā, ieņemot pret straumi noturīgāko pozīciju. Nereti kauli saskaloti grupās. Ņemot vērā fosiliju augsto saglabāšanās pakāpi, īpaši veselo skeletu gadījumā, kad saglabājies neiziris zvīņojums, un ar saistaudiem vāji saistītie skeleta elementi (piemēram, daivspurzivju vaiga plātnes kauli, *A. ornata* žokļi) atrodami savās vietās, jāsecina, ka bojāgājušo mugurkaulnieku atliekas transportētas nelielā attālumā. Arī dezintegrēto skeletu atsevišķie kauli parasti saglabājušies ļoti labi, vienīgi zilganpelēka aleirolīta slāņos, kuros nereti izšķirami arī smalki smilšu graudi, kaulu virsma mēdz būt apslīpēta, beržoties pret rupjgraudaināko drupu materiālu. Turklāt šajos slāņos savstarpēji savienoti skeleta elementi sastopami reti, sakopojumiem veidojoties spēcīgākas straumes apstākļos.



5.1. attēls. Zivju kaulu izvietojums zilganpelēka smilšaina aleirolīta slānī Lodes karjerā (atbilst "D" sakopojumam V. Kurša un līdzautoru publikācijā (Kuršs u.c., 1998)). Mēroga lineāla garums – 10 cm.

Figure 5.1. Arrangement of fish fossils in bluishgray clays of the Lode quarry - corresponding to "D" type of accumulation according to Kuršs et al, 1998). Scale bar 10 cm.

Līdzīgas likumsakarības novērotas arī 2005.–2006. gadā veiktajos izrakumos, kad Lodes karjera rietumu malā tika atsegts zivju fosiliju sakopojums vairāku kvadrātmetru platībā. Atsegtajā fosiliju sakopojumā atrodami atsevišķi kauli. Savstarpēji savienoti konstatēti tikai tādu skeleta elementu kompleksi, kuros kaulus kopā satur īpaši noturīgas šuves (daivspurzivju apakšžokļi, bruņuzivju krūšu spuru segmenti). Tikai vienā gadījumā novērotas savstarpēji savienotas bruņuzivs *Asterolepis ornata* vēdera bruņu plātnes.

Parasti atsevišķie kauli saglabājušies pilnībā. Fosilās atliekas konstatētas uz zaļpelēku mālu un tos pārsedzošu sarkanbrūnu aleirolītu robežas. Atliekas uz minēto slāņu robežas pamatā sastopamas vienā līmenī, veidojot visai bagātīgu sakopojumu. Rupjāka granulometriskā sastāva nogulu uzkrāšanās liecina, ka mierīgus sedimentācijas apstākļus nomainījis hidrodinamiski aktīvāks režīms. Fosiliju sakopojuma veidošanās nepārprotami notikusi straumju ietekmē, no kā izriet secinājums, ka atliekas, pirms tās tikušas ieslēgtas nogulās, bijušas pakļautas pārnesei. Par pārnesei attālumam grūti spriest, tomēr ņemot vērā, ka atrodami praktiski veseli kauli, kuriem nav saskatāmas arī nekādas izteiktas noapaļojuma pazīmes, jāsecina, ka tas nav bijis liels. Vienlaikus jāatzīmē, ka materiāls nav šķirotas pēc izmēra – vienuviet atrodamas gan liela izmēra (15-20 cm) bruņuzivju ķermeņa bruņu plātnes un daivspurzivju plecu joslas kauli, smadzeņu kapsulas pārsega vairogi un apakšžokļi, gan arī salīdzinoši nelielas zvīņas un galvas skeleta kauli. Tas apstiprina augstāk minēto secinājumu par atlieku nelielo pārnesei, jo lielākos attālumos tomēr būtiskāk izpaustos atšķirīga izmēra/svara kaulu izplatīšanās dažādās iespējas.

Par straumju ietekmi uz kaulu izvietojumu liecina arī garenas formas kaulu orientācija nogulās. Novērots, ka šādu kaulu garenais orientēts ziemeļu-dienvidu virzienā. Konstatētais straumes virziens sakrīt ar daudz plašākā teritorijā veiktiem mērījumiem un secinājumiem par drupu materiāla pieplūdi no ziemeļiem attiecīgajā laikposmā. Kaulu novietojums kalpo par straumes virziena indikatoru, pateicoties faktam, ka atliekām uzkrājoties, tās ieņem pret straumi visnoturīgāko pozīciju. Šajā sakarā jāatzīmē, ka bruņuzivju liektās ķermeņa plātnes izrakumu laukumā vairumā gadījumu atradušās nogulās ar izliekumu uz augšu – tātad, iegūlušas pret straumi noturīgākajā stāvoklī, un straumes spēks nav bijis pietiekams lai tās tiktu aiznestas tālāk.

Tā kā māla duļķe litificējoties sablīvējas daudz lielākā mērā nekā smilšainās nogulas, Lodes mālaino nogulumu slāņkopā iegūtie paraugi parasti saplacināti daudz lielākā mērā, nekā

smilšakmeņos atrodamās fosilijas. Rupjgraudaināka materiāla uzkrāšanās gadījumā pat daži savstarpēji savienoti kauli, atšķirīga hidrodinamiskā režīma dēļ, saglabājas reti. Fosilijas ietverošo nogulumu noblīvēšanās ietekmi demonstrē piemērs, ka atsevišķos gadījumos, kad māla duļķe nepilnīgi piepildījusi pēc mīksto audu sadalīšanās izveidojušos dobumu *A. ornata* ķermeņa bruņās, mugurpuses bruņu plātnes zem uzkrājušos nogulumu svāra salauzītas un iespiestas līdz pat vēdera bruņām. Savukārt dezintegrētu skeletu gadījumā nereti izcili saglabājušās pat telpiskās atsevišķo elementu struktūras. Te kā piemērs minami daivspurzivju *Miguashaia grossi* Forey *et al.* apakšzokļa (LDM 291/31), *Glyptolepis baltica* Gross smadzeņu kapsulas (LDM 291/36, LDM 291/66) u.c. atradumi.

Liela nozīme bijusi terīgēnā materiāla pieplūdes intensitātei. Materiāla intensīva pieplūde veicinājusi veselu skeletu saglabāšanos, jo, pārklājot bojāgājušo zivju ķermeņus, mazinājusies dažādu organismu, kas pārtiek no bojāgājušo īpatņu atliekām, piekļūšanas iespēja. Pretējā gadījumā novērojams, ka, piemēram, *Laccognathus panderi* galvas skeleta kauli un zvīņojuma fragmenti izklaidēti nelielā laukumā un, tikai pateicoties spēcīgākas straumes trūkumam, nav izkaisīti lielākā platībā.

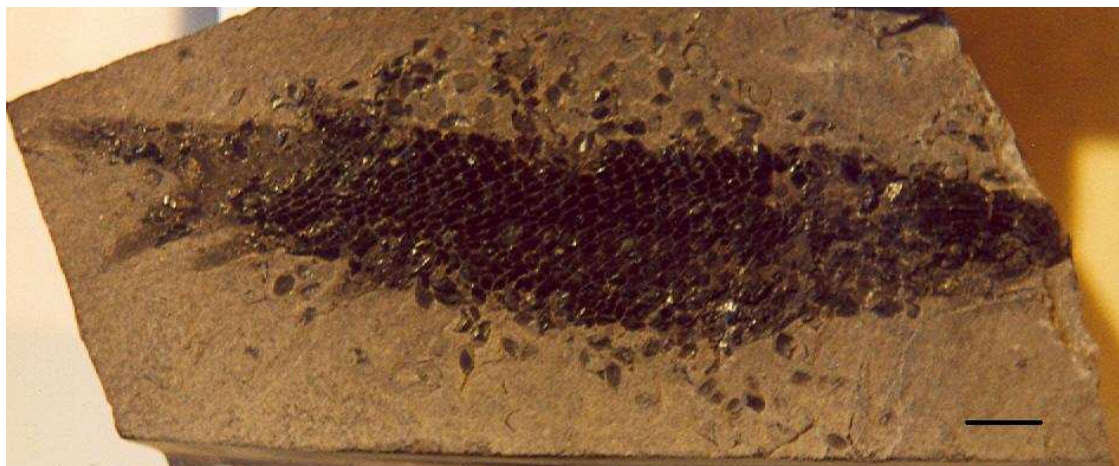
Atlieku dezintegrācijas norisi šajā stadijā ļoti uzskatāmi ilustrē Skotijā vidusdevona iežos iegūtie osteolepīdu paraugi. Atrodami pilnīgi veseli skeleti, kuriem nav novērojamas nekādas dezintegrācijas pazīmes (5.2. attēls).



5.2. attēls. Vesels *Thursius pholidotus* skelets (MB f. 55); Skotija, vidusdevons, Živetas stāvs.
Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Figure 5.2. Complete skeleton of *Thursius pholidotus* (MB f. 55); Scotland, Middle Devonian, Givetian. Scale bar – 10 mm.

Seko saistaudu noārdīšanās. Pirmkārt bioloģisku procesu rezultātā tiek bojāta āda, kurā stīprinās zvīņas. Tā rezultātā ap bojā gājušās zivs ķermeni atrodamas atsevišķas izkaisījušās zvīņas (5.3. attēls).



5.3. attēls. Osteolepidīda atliekas (MB f. 5383); Skotija, vidusdevons, Živetas stāvs. Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Figure 5.3. Osteolepidid remains (MB f. 5383); Scotland, Middle Devonian, Givetian. Scale bar – 10 mm.

Norisot arī iekšējo orgānu trūdēšanai, izveidojušās gāzes izlaužas no ķermeņa dobuma, zvīņojumam sadaloties atsevišķos fragmentos (5.4. attēls). No promocijas darbā apskatāmās teritorijas šai sadalīšanās stadijai atbilst nenosakāma osteolepidīda zvīņojuma fragmenta un lepidotrihiju fosilija (GI Pi. 1604) no Arukilas svītas atsegumiem Igaunijā pie Tammes.



5.4. attēls. Osteolepidīda zvīņojuma fragmenti (NHRM P. 6324); Skotija, vidusdevons, Živetas stāvs.

Figure 5.4. Squamation fragments of an osteolepidid (NHRM P. 6324); Scotland, Middle Devonian, Givetian.

Sākoties galvas skeleta dezintegrācijai, vispirms atdalās apakšžokļi (5.5. attēls) un žaunu vāka kauli, kam seko tālāka atlieku fragmentācija. Šajā procesā būtiskas ir arī skeleta elementu savstarpējo savienojumu īpatnības.

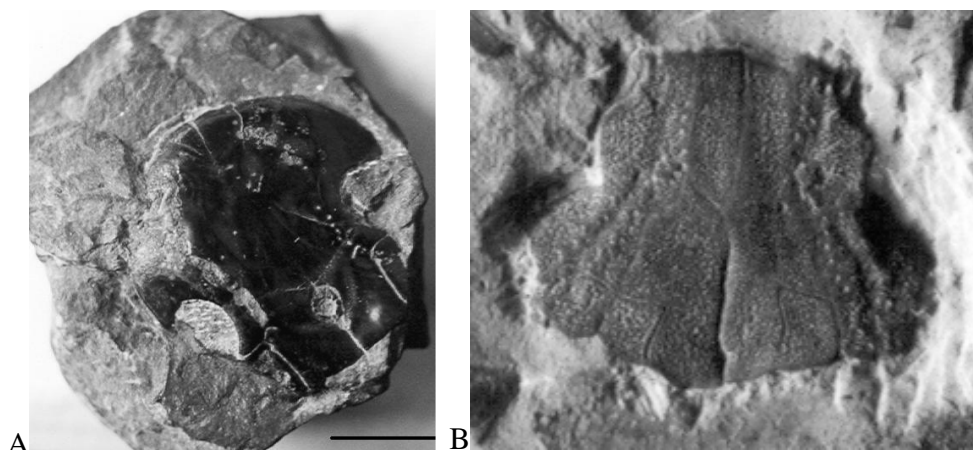


5.5. attēls. Osteolepidīda *Osteolepis* atliekas (MB f. 5312); Skotija, vidusdevons, Živetas stāvs. Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Figure 5.5. Remains of an osteolepidid *Osteolepis* (MB f. 5312); Scotland, Middle Devonian, Givetian. Scale bar – 10 mm.

Biežāk nesadalījušās atsevišķos elementos atrodamas tādas kompleksas skeleta struktūras kā frontoetmoidālie un postparietālie vairogi (5.6. attēls) un apakšžokļi, kurus veido vairāki savstarpēji cieši saauguši kauli, turpretī viens ar otru vājāk saistītie vaiga plātnes vai operkulo-gulārās sērijas kauli parasti atrodami atsevišķi. Līdzīga likumsakarība novērota arī Ketleru svītas iežos pie Cieceres upes pētītajā Pavāru atsegumā (Lukševičs, Zupiņš, 2004). Osteolepidīda *Cryptolepis grossi* postparietālais vairogs un apakšžokļi saglabājušies pilnībā. Bruņuzivju *Bothriolepis cieceres* divas vēl savienotas ķermeņa kaula plātnes, kas savstarpēji bijušas vāji savienotas, atrastas tikai izņēmuma gadījumā.

Preparējot porolepiforma *Glyptolepis baltica* Gross atliekas no Lodes māla karjera, novērots, ka, acīmredzot, vienam un tam pašam indivīdam piederējušie savā starpā vājām šuvēm saistītie vaiga (*jugale*), zvīņas (*squamosum*) un aizacs (*postorbitale*) kauls atrodas līdzās, netālu viens no otra, vienā ieža blokā.



5.6. attēls. Osteolepidīdu smadzeņu kapsulas pārsega elementi: A *Gyroptychius milleri* etmoidālais vairogs (MB f. 257), B *Lativius grewingki* postparietālais vairogs (MB f. 316). Mēroga lineāla garums – 10 mm.

Figure 5.6. Skull roof elements of osteolepidids: A *Gyroptychius milleri* ethmoidial shield (MB f. 257), B *Lativius grewingki* postparietal shield (MB f. 316). Scale bar – 10 mm.

Aprakstot atlieku sakopojumus, kā saglabāšanos veicinošs faktors tiek minēta iespēja, ka gultnes padziļinājumos, kuros uzkrājušās straumes nestās zivju atliekas, bijusi reducējoša vide (Kuršs u.c., 1998, 1999). Skābeklis ticis patērēts organiskās vielas sadalīšanās procesos, tādēļ organisko atlieku tuvumā nogulas ir pelēkā krāsā (5.7. attēls). Redzams, ka tālāk no kauliem un apkārtējiem organiskās vielas sakopojumiem nogulām ir tradicionāli iesārtā krāsa, ko piešķir dzelzs oksīdi un hidroksīdi.



5.7. attēls. Māla krāsas atšķirības zivs atlieku (*Eusthenopteron kurshi* sp. nov. paraugs LDM 291/23) un organiskās vielas daļiņu tuvumā.

Figure 5.7. Differences in colour of clays around fish remains and organic particles (*Eusthenopteron kurshi* sp. nov. specimen LDM 291/23).

Šajā pašā paraugā redzams, ka zvīņojums vēdera rajonā iziris, kas, acīmredzot, noticis iekšējo orgānu sadalīšanās rezultātā veidotajām gāzēm pārraujot vēdera dobuma sienu. N. Truins (Trewin, 1986), aprakstot fosiliju uzkrāšanos Orkadijas (Orcadian) baseinā, Skotijā, izdala tā saucamo uzpeldēšanas fāzi. Tās laikā, sākoties mīksto audu sadalīšanās procesiem, bojāgājušo zivju ķermeņi dreifējuši augšējos ūdens slāņos un izkļiedēti plašākā teritorijā. Pūšanai turpinoties, tie nogrimuši baseina dibenā. Minētais piemērs no Lodes karjera visai labi atbilst Truina izvirzītajai teorijai (Trewin, 1986), kad zivs ķermenis pēc pūšanas rezultātā veidojušos gāzu izplūšanas no ķermeņa dobuma nogrimis un pārklāts ar māla duļķi.

Maz ticams, ka *Asterolepis ornata* ķermeņu pārnese un sairšanas secībā bijusi šāda stadija. Jau agrākajos pētījumos (Kuršs u.c., 1998, 1999; Upeniece, 1999) norādīts, ka daudzos gadījumos priekšējā vidējā muguras plātne (AMD), trūdgāzēm izlaužoties no ķermeņa, tikusi norauta un, apvērsta ar iekšējo pusi uz augšu, atrodama virs aizmugurējās vidējās plātnes (PMD) netālu no ķermeņa bruņu aizmugurē. Ja bruņuzivs ķermenis brīdī, kad izplūda trūdgāzes, būtu brīvi dreifējis ūdens masā, to norautā AMD plātne, atliekām grimstot, diez vai būtu nonākusi tik tuvu pārējam, saistītajam, bruņu korpusam. Bojāgājušo zivju ķermeņu uzpeldēšanu, iespējams, ietekmējusi klastiskā materiāla pieplūdes intensitāte. Intensīvas pieplūdes gadījumā, kā tas, iespējams, noticis, veidojoties Liepas iegulai, uzkrājušās māla duļķes svars, iespējams, kompensējis trūdgāzu veidošanās rezultātā radīto ķermeņa blīvuma samazināšanos un peldspējas palielināšanos, izslēdzot uzpeldēšanas iespēju. Tācis norādīts arī uz ūdens temperatūras ietekmi uz uzpeldēšanas fāzes norisi (Upeniece, 1999).

Tā kā zivju atliekas Lodes karjerā ir ļoti labi saglabājušās (ko gan veicinājušas arī minētās sedimentācijas īpatnības sakopojuma, lēcas, slāņa veidošanās laikā), jādomā, ka tās transportētas salīdzinoši netālu. Minēta iespēja (Upeniece, 2001), ka, piemēram, celakanta *Miguashaia grossi* atlieku retie un fragmentārie atradumi varētu liecināt, ka suga bijusi izplatīta citā apvidū un tādējādi uz atlieku lielāku pārnese attālumu. Šeit līdzīgā aspektā varētu minēt arī ārkārtīgi reti atrodamās plaušzivju (Dipnoi) atsevišķu kaulu fosilijas.

Būtu vērts pievērst uzmanību celakanta savdabīgajai zobu aparāta uzbūvei (Forey *et al.*, 2000), kas ievērojami atšķiras no citām plēsīgajām daivspurzivīm (piemēram, *Laccognathus panderi*) raksturīgās. Šīs īpatnības, iespējams, novedušas pie konkurētspējas un,

tā tad, – īpatņu skaita samazināšanās. Tomēr, ticamāk, ka atšķirīgā uzbūve liecina par pielāgošanos specifiskas barības bāzes izmantošanai, kā tas ir plaušzivju gadījumā. Plaušzivju zobu aparāts pielāgots bezmugurkaulniekus, piemēram, gliemjus, pasargājošo čaulu sadrupināšanai. Šādiem bezmugurkaulniekiem labvēlīgāki, ar tik pat bagātīgu barības vielu, bet ievērojami mazāku terīgēnā materiāla pieplūdi, apstākļi, iespējams, bijuši citos, no nogulumu intensīvas uzkrāšanās tālākos apvidos vai saldūdens baseinos. Tā kā sugu toleranci pret dažāda sāļuma baseiniem ir ļoti grūti noskaidrot, nav zināms, vai celakanta un plaušzivju atliekas Lodes svītas nogulumos nonākušas, tikai pateicoties pārnesei ar ūdens straumēm (visticamāk uzpeldēšanas stadijas laikā), vai arī šīs zivis uzturējušās kopā ar daivspurzivīm, kuru atliekas Lodes mālos atrodamas daudz biežāk.

Kā īpaši nozīmīgi jāizceļ daivspurzivju mazuļu fosīliju atradumi Lodes mālu karjerā (Upeniece, 1995, 2001) un augšdevona smilšakmens atsegumos Andomas kalnā Galvenā devona lauka ziemeļaustrumu daļā. Ārkārtīgi reti ir šādi gadījumi, kad labvēlīgi sedimentācijas apstākļi ir nodrošinājuši tik trauslu fosilo atlieku saglabāšanos. Līdzās minētajiem atradumiem Galvenā devona lauka teritorijā zināmi vien celakanta *Rhabdoderma exiguum* mazuļu (Schultze, 1972, 1980; Forey, 1981), karbona celakantu juvenīlu indivīdu (Lund *et al.*, 1985) un nepieaugušu *Eusthenopteron foordi* īpatņu (Schultze, 1984) fosīliju atradumi. Andomas kalnā atrastās plaušzivju atliekas (5.8. attēls) ir vienīgie līdz šim zināmie šīs grupas daivspurzivju juvenilo indivīdu veselu skeletu atradumi. Tās kopā ar bruņuzivis *Bothriolepis* juvenīlu īpatņu fosīlijām atrastas nobirās Oņegas ezera krastā un diemžēl līdz šim nav izdevies pārlicinoši noteikt mazuļu fosilijas saturošā slāņa vietu kopējā Andomas svītas griezumā. Pēc sastāva aleirītiskais smalkgraudainais smilšakmens eratiskajā materiālā norāda uz relatīvi mierīgiem hidrodinamiskajiem apstākļiem nogulu uzkrāšanās laikā, kas tad arī uzskatāms par noteicošo faktoru, kas nodrošinājis plaušzivju un *Bothriolepis* mazuļu atlieku saglabāšanos. Raksturīgi, ka, attiecībā uz bruņuzivīm, slānī vienkopus un vienlīdz labi saglabājušās gan juvenīlu, gan pieaugušu indivīdu fosilās atliekas (Ivanov *et al.*, 2006).



5.8. attēls. Plaušzivju mazuļa atliekas Andomas svītas aleirītiskā smilšakmenī.
Mēroga līnēāla garums – 10 mm.
Figure 5.8. Remains of juvenile dipnoans in the silty fine grained sandstone of the Andoma
Formation. Scale bar – 10 mm.

Apkopojot augstāk minēto, jāsecina, ka daivspurzivju fosiliju saglabāšanos ietekmējusi kā bioloģiska, tā arī sedimentoloģiska rakstura procesu norise. Lodes karjerā atsegtajā māla iegulā zivju atlieku saglabāšanos veicinājuši sedimentācijas apstākļi – sīkdispersa klastiskā materiāla pieplūde un reducējoša vide tā izgulsnēšanās vietās, atlieku un nogulumu uzkrāšanās hidrodinamiski mierīga režīma apstākļos. Uz pēdējo norāda ļoti smalko māla daļiņu sedimentācija noslīdeņu depresijās. Atlieku dezintegrēšanās atkarīga arī no to uzbūves – kaulu savienojumu, īpatnībām. Visticamāk, bojāgājušo zivju ķermeņi nav tikuši transportēti lielā attālumā, lai gan pieļaujama iespēja, ka atsevišķu formu (plaušzivju un, iespējams, arī *Miguashaia grossi*) atliekas tikušas pakļautas pārnesei lielākā attālumā.

SECINĀJUMI

Galvenajā devona laukā osteolepiformi pārstāvēti ar sešpadsmit sugām, kas apvienojamas deviņās ģintīs: tristihopterīdi *Eusthenopteron*, *Jarvikina*, *Platycephalichthys*; osteolepidīdi – *Latvius*, *Thursius*, *Osteolepis*, *Gyroptychius*, *Cryptolepis* un *Glyptopomus*. Kritiski izvērtējot pazīmes, kas tikušas norādītas agrākajās ģinšu un sugu diagnozēs, uz personīgu novērojumu un jauniegūta materiāla interpretācijas pamata šī pētījuma rezultātā piedāvātas papildinātas diagnozes.

1. Pētījumu laikā apgūtais papildus materiāls ļauj uzskatīt, ka taksons ? *Osteolepis striata* Gross, 1942 uzskatāms par valīdu; savukārt *Latvius obrutus* Vorobyeva, 1977 saglabāšanai nav pamata, jo uz sugu attiecinātais vienīgais paraugs kļūdaini noteikts it kā osteolepiformiem piederīgs, bet patiesībā attiecināms uz plaušzivīm. *Osteolepis baltica*, *Megadonichthis kurikae* un *Gyroptychius latvicus* atzīti par taksoniem, kuru pamatotai definēšanai materiāls pagaidām ir nepietiekams. *Gyroptychius pauli* un *Gyroptychius milleri* atzītas par morfoloģiski ļoti līdzīgām formām.
2. Aprakstītā jaunā tristihopterīdu suga *Eusthenopteron kurshi* sp. nov. no Gaujas reģionālā stāva Lodes svītas nogulumiem ir senākā tristihopterīdu pārstāve Galvenajā devona laukā. Turklāt, līdzās agrā Franas laikmeta *Eusthenopteron foordi* (Kanāda), tā ir otra senākā aizvēlā Živetas laikmeta *Tristichopterus alatus* no Skotijas.
3. *Eusthenopteron kurshi* sp. nov. raksturīgas sekojošas pazīmes: lemeškauli cieši saauguši, to anteromediālie stūri izvirzīti uz priekšu, veidojot izliektu lemeškaulu pāra priekšējo malu; hoānu atveres ovālas, to priekšējie gali vērsti mediāli; frontoetmoidālā un postparietālā vairoga garuma proporcija ir 1.57; zvīņas kaula priekšējais gals rostrāli sniedzas tālāk par smadzeņu kapsulas pārsega vairogu savstarpējo šuvi; visi koronoīdu laterālo zobu rindas zobi vienāda izmēra; vāka kauls (*operculum*) aptuveni divas reizes augstāks par zemvāka kaulu (*suboperculum*).

4. Darbā apskatītās zivju tafonomijas īpatnības ilustrē un apstiprina agrākos secinājumus, ka fosiliju saglabāšanos Lodes karjerā atsegtajā māla iegulā veicinājuši sedimentācijas apstākļi – sīkdispersa klastiskā materiāla pieplūde un reducējoša vide tā uzkrāšanās vietās, atlieku un nogulumu uzkrāšanās hidrodinamiski mierīga režīma apstākļos, uz ko norāda, galvenokārt, granulometriski neliela izmēra daļiņu izgulsnēšanās. Daivspurzivju fosiliju izpēte norāda uz to, ka atlieku dezintegrēšanās atkarīga arī no uzbūves – kaulu savienojumu, īpatnībām. Visticamāk, bojāgājušo zivju ķermeņi nav tikuši transportēti lielā attālumā, lai gan pieļaujama iespēja, ka atsevišķu daivspurzivju pārstāvju atliekas tikušas pakļautas pārnesei lielākā attālumā.

5. Tristihopterīdu atliekas izplatītas sākot ar Gaujas reģionālā stāva (agrais Franas laikmets) līdz pat Švētes reģionālā stāva (Famenas laikmets) nogulumiem. Tomēr lielāka sugu daudzveidība novērota Franas stāva robežās. *Platycephalichthys skuenicus* ir vienīgā suga no Famenas stāva. Osteolepidīdu izplatības intervāls ir plašāks. Lielāka formu daudzveidība raksturīga Eifela un Živetas laikmeta nogulumiem, bet dzimtas pārstāvji konstatēti dažos intervālos arī Franas un Famenas nogulumos. Iegūti jauni dati par osteolepidīdu izplatību Katlešu – Pamūšas reģionālā stāva nogulumos.

6. Lai gan zivīm kā nektona, ar noteiktiem faciālajiem apstākļiem nesaistītiem, organismiem ir potenciāli liela nozīme biostratigrāfijā, osteolepiformi šajā nolūkā nevar tikt plaši izmantoti, jo to atliekas vairumā gadījumu atrodamas ārkārtīgi reti, un materiāls parasti ir ļoti fragmentārs, ierobežojot materiāla sistemātiskās piederības noteikšanas un salīdzināšanas iespējas.

7. Patreiz osteolepiformi izmantojami kā stratigrāfisko vienību faunas kompleksu raksturojoši elementi, kā arī veicot korelāciju viena sedimentācijas baseina ietvaros, jo *Latvius*, *Eusthenopteron* un *Platycephalichthys* izrādījušās noderīgas Galvenā devona lauka rietumu un austrumu daļas griezumam korelācijā.

LITERATŪRA

1. Ahlberg, P. E., Johanson, Z., 1997. Second tristichopterid (Sarcopterygii, Osteolepiformes) from the Upper Devonian of Canowindra, New South Wales, Australia, and a phylogeny of the Tristichopteridae. *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 17, 653-673.
2. Ahlberg, P. E., Johanson, Z., 1998. Osteolepiforms and the ancestry of tetrapods. *Nature*, 395, 792-794.
3. 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.
4. Alekseev, A. A., Lebedev, O. A, Barskov, I. S., Barskova, M. I., Kononova, L. I., Chizhova, V. A., 1994. On the stratigraphic position of the Famennian and Tournaisian fossil vertebrate beds in Andreyevka, Tula Region, Central Russia. *Proceedings of the Geologists' Association*, 105, 41-52.
5. Andrews, S. M., 1973. Interrelationships of crossopterygians. In: Greenwood P.H., Miles R.S., Patterson C. (eds) *Interrelationships of Fishes. Zoological Journal of the Linnean Society, Supplement 14*, Academic Press, pp. 137-177.
6. Andrews, S. M., Westoll, T. S., 1970a. The postcranial skeleton of *Eusthenopteron foordi* Whiteaves. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 68, 207-329.
7. Andrews, S.M., Westoll, T. S., 1970b. The postcranial skeleton of rhipidistian fishes excluding *Eusthenopteron*. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 68, 391-489.
8. Astin, T.R., 1990. The Devonian lacustrine sediments of Orkney, Scotland; implications for climate cyclicity, basin structure and maturation history. *Journal of Geological Society, London*, 147, 141-151.
9. Blicek, A., Mark-Kurik, E., Märss, T., 1988. Biostratigraphical correlations between Siluro - Devonian invertebrate - dominated and vertebrate - dominated sequences: the East Baltic example. In McMillan N. J., Embry A. F., Glass D. J. (eds) *Devonian of the World. Canadian Society Petroleum Geologists Memoirs*, 14, 3, pp. 579 - 587.
10. Borgen, U., 1989. Cosmine resorption structures on three osteolepid jaws and their biological significance. *Lethaia* 22, 413-424.
11. Borgen, U., 1992. The function of the cosmine pore canal system. In *Fossil Fishes as Living Animals (ed. E.Mark-Kurik)*, Academia 1, 141-150.
12. Bystrow, A.P., 1939. Zahnstruktur der Crossopterygier. *Acta zoologica*, 20, 283-338.
13. Clement, G., 2001. First occurrence of large and partly articulated Tristichopteridae (Sarcopterygii, Tetrapodomorpha) in the Devonian of Belgium. In Lebedev O.A. (ed.)

- Obruchev Symposium. Evolutionary Palaeoichthyology. Abstracts. Palaeontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow. p. 18.
14. Clement, G., 2002. Large Tristichopteridae (Sarcopterygii, Tetrapodomorpha) from the Late Famennian Evieux Formation of Belgium. *Palaeontology*, 45, 577-593.
 15. Cloutier, R., 1996. Taxonomic review of *Eusthenopteron foordi*. In Schultze H.-P. and Cloutier R. (eds) Devonian Fishes and Plants from Miguasha, Quebec, Canada. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, pp. 271-284.
 16. Cloutier, R., Ahlberg, P.E., 1996. Morphology, Characters, and the Interrelationships of Basal Sarcopterygians. In Stiassny M. L. J., Parenti L. R., Johnson G. D. (eds) Interrelationships of Fishes. Academic Press, San Diego. pp. 445-479.
 17. Dasch, E. J., Campbell, K. S. W., 1970. Strontium-isotope Evidence for Marine or Freshwater Origin of Fossil Dipnoans and Arthroires. *Nature*, 222, 1159-1161.
 18. Egerton, P.M., 1861. *Tristichopterus alatus*. In Figures and Descriptions Illustrative of British Organic Remains, Memoirs of the Geological Survey of the United Kingdom, Decade X., pp. 51-55.
 19. Elliot, T. A., Forey, P. L., Williams, T., Werdelin, L., 1998. Application of the solubility technique to recent and fossil fish teeth. *Bull. Soc. Geol. France*, 169, 443-451.
 20. Esin, D., Ginter, M., Ivanov, A., Lebedev, O., Lukševičs, E., Avkhimovich, V., Golubtsev, V., Petukhova, L., 2000. Vertebrate correlation of the Upper Devonian and Lower Carboniferous on the East European Platform. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 223, 341-359.
 21. Forey, P. L., 1981. The coelacanth *Rhabdoderma* in the Carboniferous of the British Isles. *Palaeontology*, 24, Part 1, pp. 203-229.
 22. Forey, P. L., Ahlberg, P. E., Lukševičs, E., Zupiņš, I., 2000. A new coelacanth from the Middle Devonian of Latvia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(2), 243-252.
 23. Fox, R. C., Campbell, K. C. W., Barwick, R. E. & Long, J.A., 1995, "A new osteolepiform fish from the Lower Carboniferous Raymond Formation, Drummond Basin", *Memoirs of the Queensland. Museum* 38, 97-221.
 24. Graham-Smith, W., 1978. On the lateral lines and dermal bones in the parietal region of some crossopterygian and dipnoan fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, B.*, 282, 41-105.
 25. Gross, W., 1933. Die Fische des baltischen Devons. *Paleontographica (A)* 79, 1- 74.
 26. Gross, W., 1935. Histologische Studien am Aussenskelett fossiler Agnathen und Fische. *Paleontographica (A)* 83

27. Gross, W., 1936a. Neue Crossopterygier aus dem baltischen Oberdevon. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie, Abteilung B*, 2, 69–78.
28. Gross, W., 1936b. Beiträge zur Osteologie baltischer und rheinischer Devon-Crossopterygier. *Paläontologische Zeitschrift*, 18, 129-155.
29. Gross, W., 1941. Über den Unterkiefer einiger devonischer Crossopterygier. *Abhandlung preussischen Akademie des Wissenschafts*, 7, 1-51.
30. Gross, W., 1942. Die Fischfaunen des baltischen Devons und ihre biostratigraphische Bedeutung. *Korrespondenzblatt der Naturforscher-Vereins zu Riga*, 64, 373- 436.
31. Gross, W., 1956. Über Crossopterygier und Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon im Zusammenhang einiger vergleichenden Untersuchung des Porenkanalsystem paläozoischer Agnathen und Fische. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademien Handlingar*, 5(6), 1-140.
32. Gupta, V., Janvier, P., 1980. An osteopelid fish from the Middle Devonian of Zanskar, Ladakh, India. *Recent Researches in Geology*, 8, 66-80.
33. Hussakoff, L., 1888. Notes on Devonian fishes from Scaumenac bay, Quebec. *Bulletin of New York State Museum*, 158, 111-139.
34. International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition. 1999. 4th ed. London, The International Trust for Zoological Nomenclature, 223 pp.
35. Ivanov, A.O., Lukševičs, E.V., Stinkulis, G.V, Tovmasyan, K.A., Zupiņš, I.A, Beznosov, P.A., 2006. Stratigrafiya devonskikh otlozheniy Andomskoy gori. In Problemi geologii i mineralogii (ed. Pistin A.M.) Siktivkar: Geoprint, pp. 385-396.
36. Janvier, P., 1983. Les Vertébrés dévoniens de la Nappe Supérieure d’Antalya (Taurides occidentale, Turquie). *Géologie Méditerranéenne*, 10(1), 1-13.
37. Janvier, P., 1996. Early vertebrates. Clarendon Press, Oxford. 393 p.
38. Janvier, P., Marcoux, J., 1977. Les grés rouges de l’Armutgözülek Tepe: leur faune de Poissons (Antiarches arthrodières et Crossoptérygiens) d’âge dévonien supérieur (Nappes d’Antalya, Taurides occidentales – Turquie -). *Géologie Méditerranéenne*, 4(3), 183-188.
39. Janvier, P., Termier, G., Termier, H., 1979. The osteolepidiform rhipidistian fish *Megalichthys* in the Lower Carboniferous of Marocco, with remarks on the paleobiogeography of the Upper Devonian and Permo-Carboniferous osteolepidids. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie München*, 1, 7-14.
40. Jarvik, E., 1937. On the species of *Eusthenopteron* found in Russia and the Baltic states. *Bull. Geol. Instn Univ. Upsala* 27, 63-127.

41. Jarvik, E., 1942. On the structure of the snout of crossopterygians and lower gnathostomes in general. *Zool. Bidr. Upps.* 21, 235 – 675.
42. Jarvik, E., 1944a. On the dermal bones, sensory canals and pit-lines of the skull in *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, with some remarks on *E. save-söderberghi* Jarvik. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademien Handlingar*, 21(3), 1-48.
43. Jarvik, E., 1944b. On the exoskeletal shoulder-girdle of teleostomian fishes, with special reference to *Eusthenopteron foordi* Whiteaves. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademien Handlingar*, 21(7), 1-32.
44. Jarvik, E., 1948. On the morphology and taxonomy of the Middle Devonian osteolepid fishes of Scotland. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademien Handlingar*, 25(1), 1-301.
45. Jarvik, E., 1949. On the Middle Devonian crossopterygians from the Hornelen Field in Western Norway. *Universitetet Ic Bergen Arbok, Naturvitenskapelig rekke*, 8, 1–48.
46. Jarvik, E., 1950a. Middle Devonian vertebrates from Canning Land and Wegeners Halvø (East Greenland). II Crossopterygii. *Meddelelser om Grønland*, 96, 1-132.
47. Jarvik, E., 1950b. On some osteolepiform crossopterygians from the Upper Old Red Sandstone of Scotland. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademien Handlingar*, (4) 2, 1-35.
48. Jarvik, E., 1952. On the fish-like tail in the ichthyostegid stegocephalians with descriptions of a new stegocephalian and a new crossopterygian from the Upper Devonian of East Greenland. - *Meddelelser om Grønland*, 114, 1-90.
49. Jarvik, E., 1980. Basic Structure and Evolution of Vertebrates Vol 1. Academic Press, New York. 575 p.
50. Jarvik, E. 1985. Devonian osteolepiform fishes from East Greenland. *Meddelelser om Grønland, Geoscience*. 13, 1 – 52.
51. Jarvik, E., 1996. The evolutionary importance of *Eusthenopteron foordi* (Osteolepiformes). In Schultze H.-P. and Cloutier R. (eds) *Devonian Fishes and Plants from Miguasha, Quebec, Canada*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, pp. 285-315.
52. Johanson, Z., 2004. Late Devonian sarcopterygian fishes from eastern Gondwana (Australia and Antarctica) and their importance in phylogeny and biogeography.. In: Arratia, G., Cloutier, R. and Wilson, M. V. H. (eds) *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*. Verlag Dr. F. Pfeil, München, pp. 285-306
53. Johanson, Z., Ahlberg, P.E., 1997. A new tristichopterid (Osteolepiformes: Sarcopterygii) from the Mandagery Sandstone (Late Devonian, Famennian) near Canowindra, NSW, Australia. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 88, 39-68.

54. Johanson, Z., Ritchie, A., 2000. Rhipidistians (Sarcopterygii) from the Hunter Siltstone (Late Famennian) near Grenfell, NSW, Australia. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftliche Reihe*, 3, 111-136.
55. Kuršs, V.M., 1992a. Devonskoe terrigennoe osadkonakoplenie na Glavnom devonskom pole. Riga, Zinatne. 207. [krieviski]
56. Kuršs, V., 1992b. Depositional environment and burial conditions of fish remains in Baltic Middle Devonian. In Mark-Kurik E. (ed.) *Fossil Fishes as Living Animals*. Academy of Sciences of Estonia, Tallinn, pp. 251-260.
57. Kuršs, V., Lukševičs, E., Upeniece, I., Zupiņš, I., 1998. Augšdevona klastiskie nogulumi un zivju atliekas Lodes mālu karjerā Latvijā (I daļa). *Latvijas ģeoloģijas vēstis*, 5, 7–19.
58. Kuršs, V., Lukševičs, E., Upeniece, I., Zupiņš, I., 1999. Augšdevona klastiskie nogulumi un zivju atliekas Lodes mālu karjerā Latvijā (II daļa). *Latvijas ģeoloģijas vēstis*, 6, 10–17.
59. Kuršs, V.M., Lyarskaya, L.A., 1973. Tafonomija ikhtiofauni v glinakh karjera Lode i nekotore voprosi paleogeografii severnoy Latvii v rannefranskoe vremya. In Problemi regionalnoy geologii Pribaltiki i Belorussii (ed. Kuršs V.M.) Riga: Zinatne, 109 - 119. [krieviski]
60. Lebedev, O.A., 1983. Novaya kisteperaya ryba s territorii Centralnogo devonskogo polya. *Paleontologicheskii zhurnal*, 3, 68-75. [krieviski]
61. Lebedev, O., 1992. The latest Devonian, Khovonian vertebrate assemblage of Andreyevka-2 locality, Tula Region, Russia. In Mark-Kurik E. (ed.) *Fossil Fishes as Living Animals*. Academy of Sciences of Estonia, Tallinn, pp. 265-272.
62. Lebedev, O.A., 1995a. Morphology of a new osteolepidid fish from Russia. *Bulletin du Muséum national d' Histoire naturelle, Paris*, IV, C(1-4), 17, 287-341.
63. Lebedev, O.A., 1995b. Middle famennian (Upper Devonian) chondrichthyans and sarcopterygians from Oryol region, Central Russia., *GEOBIOS*, M.S. n^o 19, 361-268.
64. Lelievre, H., Janvier, P., 1986. L'Eusthénoptéridé (Osteichthyes, Sarcopterygii) du Famennien (Dévonien supérieur) du Tafilalt (Maroc): nouvelle description. *Bulletin du Muséum national d' Histoire naturelle, Paris*, IV, C(3), 8, 351-365.
65. Long, J.A., 1985a. The structure and relationships of a new osteolepiform fish from the Late Devonian of Victoria, Australia. *Alcheringa*, 9(1), 1-22.
66. Long, J., 1985b. New Information ob the Head and Shoulder Girdle of *Canowindra grossi* Thomson, from the Late Devonian Mandagery Sandstone, New South Wales. *Records of the Australian Museum*, 37 (2), 91-99.

67. Long, J., 1985c. A New Osteolepidid Fish from the Upper Devonian Gogo Formation, Western Australia. *Records of the Australian Museum*, 12(3), 361-377.
68. Long, J., 1987. An unusual osteolepiform fish from the Late Devonian of Victoria, Australia. *Palaeontology*, 30 (4), 839-852.
69. Long, J.A, Barwick, R.E., Campbell, K.S.W., 1997. Osteology and Functional Morphology of the Osteolepiform Fish *Gogonasus andrewsae* Long, 1985, from the Upper Devonian Gogo Formation, Western Australia. – *Records of the Western Australian Museum*, Supplement No. 53, 1-89.
70. Lukševičs, E., Zupiņš, I., 2004. Sedimentology, fauna, and taphonomy of the Pavāri site, Late Devonian of Latvia. *Acta Universitatis Latviensis*, 679, 99-119.
71. Lund, W. L., R. Lund, and G. Klein, 1985. Coelacanth feeding mechanisms and the ecology of the Bear Gulch coelacanths. – *Compte Rendu, Neuvième Congrès International de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère*, 5: 492-500.
72. Lyarskaya, L.A., 1981a. Pansipnie ribi devona Pribaltiki: Asterolepididae. Riga: Zinatne, 152. [krieviski]
73. Lyarskaya, L.A., 1981b. Paleontologicheskie kriterii podrazdeleniya devona. Ikhtiofauna. Verkhniy devon. In *Devon i karbon Pribaltiki* (eds. Brangulis A.P. *et al.*). Riga: Zinatne, 370 – 380. [krieviski]
74. Lyarskaya, L.A., Lukševičs E.V., 1992. Sostav i rasprostranenie beschelyustnikh i rib v siluriyskikh i devonskikh otlozheniyakh Latvii. In *Paleontologiya i stratigrafiya fanerozoja Latvii i Baltijskogo morya* (ed. Veynbergs I.G., Danilans I.Y., Sorokin V.S., Ul'st R.Zh.). Riga: Zinatne, 63 – 76. [krieviski]
75. Mark-Kurik, E., 1991. On the environment of Devonian fishes. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Geology*, 40(3), 122-125.
76. Mark-Kurik, E., 2000. The Middle Devonian fishes of the Baltic States (Estonia, Latvia) and Belarus. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 223, 309-324.
77. Marshall, J.E.A., Astin, N, T.R., Brown, J.F., Mark-Kurik, E., Lazauskiene, E. J., 2007. Recognising the Kačák Event in the Devonian terrestrial environment and its implications for understanding land-sea interactions. In Becker, R. T. & Kirchgasser, W. T. (eds) *Devonian Events and Correlations*. Special Publications, 279, Geological Society, London, 133–155.
78. Marshall, J.E.A., Rogers, D.A., Whitley, M.J., 1996. Devonian marine incursions into the Orcadian Basin, Scotland. *Journal of the Geological Society, London*, 151, 425–438.
79. Marshall, J.E.A., Stephenson, J. 1997. Sedimentological responses to basin initiation in the Devonian of East Greenland. *Sedimentology*, 44, 407–419.

80. Meinke, D.K., 1984. A review of cosmine: its structure, development, and relationship to other forms of the dermal skeleton in osteichthyans. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(3), 457-470.
81. Newman, M.J., Blaauwen, J. 2007. The synonymy of the Scottish Devonian osteolepid fish *Thursius macrolepidotus*. *Scottish Journal of Geology*, 43(2), 101–106.
82. Newman, M.J., Trewin, N., 2008. Discovery of the arthrodire genus *Actinolepis* (class Placodermi) in the Middle Devonian of Scotland. *Scottish Journal of Geology*, 44(1), 83–88.
83. Nikishin, A.M., Ziegler, P.A., Cloething, S., Stephenson, R.A., Furne, A.V., Fokin, P.A., Ershov, A.V., Bolotov, S.N., Koraev, M.V., Alekseev, A.S., Gorbachev, I., Shipilov, E.V., Lankrejer, A., Shalimov, I.V., 1996. Late Precambrian to Triassic history of the east European Craton: dynamics of sedimentary basin evolution. *Tectonophysics*, 268, 23–63.
84. Novitskaya, L., Talimaa, V. N., Lebedev, O. A., 1984. Beschelyustnie i ribi v ekosistemah devonskih lagun Sibiri i Russkoi platformi (Agnathans and fishes in the ecosystems of the Devonian lagoons of Siberia and russian platform). *Problemi ekologii*, 1, 86-97. [krieviski]
85. Otto, M., 1999. New finds of vertebrates in the Middle Devonian Brandenburg Group (Sauerland, Northwest Germany). Part 2. Ptyctodontida, Acanthodii, Actinopterygii and Sarcopterygii. *Paläontologische Zeitschrift*, 73 (1/2), 113-131.
86. Ørvig, T., 1969. Cosmine and cosmine growth. *Lethaia* 2, 241-260.
87. Parent, N., Cloutier, R., 1996. Distribution and preservation of fossils in the Escuminac Formation. In Schultze H.-P. and Cloutier R. (eds) *Devonian Fishes and Plants from Miguasha, Quebec, Canada*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, pp. 54-78.
88. Paul, V., 1940. Uusi andmeid *Osteolepis*'e koljukatuse ja alaloua ehitusest. *Eesti Loodus*, 3, 134-137 [igauņu val.].
89. Rohon, J.V., 1889. Die Dendrodonten des devonischen Systems in Russland. *Mémoires de l' Académie des Sciences de St.Pétersbourg, Ser. VII*, 36(14), 1–53.
90. Säve-Söderbergh, G., 1941. Notes on the Dermal Bones of the Head in *Osteolepis macrolepidotus* Ag. and the Interpretation of the Lateral Line System in Certain Primitive Vertebrates. *Zoologiska Bidrag, Uppsala*, 20, 523-541.
91. Schmitz, B., Åberg, G., Werdelin, L., Forey, P., Bendix-Almgreen, S., 1991. $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, Na, F, Sr, and La in skeletal fish debris as a measure of the paleosalinity of fossil-fish habitats. *Bulletin of the Geological Society of America*, 103, 768-794.

92. Schultze, H.-P., 1972. Early Growth Stages in Coelacanth Fishes. *Nature*, 236, 90-93.
93. Schultze, H.-P., 1980. Eier legende und lebend gebärende Quastenflosser. *Natur und Museum*, 110 (4), 101-108.
94. Schultze, H.-P. 1984. Juvenile specimens of *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, 1881 (osteolepiform rhipidistian, Pisces) from the late Devonian of Miguasha, Quebec, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4, 1-16.
95. Schultze, H.-P., 1991. Der Ursprung der Tetrapoden – ein lebhaft diskutiertes altes Problem. *Verhandlung Deutsches Zoologisches Gesellschaft*, 84, 135–151.
96. Schultze, H.-P., 1993. Osteichthyes: Sarcopterygii. In Benton M.J. (ed) *The Fossil Record 2*. Chapman & Hall, London, pp. 657-663.
97. Schultze, H.-P., 2001. *Melanognathus*, a primitive dipnoan from the Lower Devonian of the Canadian Arctic and the interrelationships of Devonian dipnoans. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(4), 781-794.
98. Schultze, H.-P., Cloutier, R., 1996. Comparison of the Escuminac Formation ichthyofauna with other late Givetian / early Frasnian ichthyofaunas. In Schultze H.-P. and Cloutier R. (eds) *Devonian Fishes and Plants from Miguasha, Quebec, Canada*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, pp. 348-368.
99. Schultze, H.-P., Chorn, J., 1998. Sarcopterygian and other Fishes from the Marine Upper Devonian of Colorado, U.S.A. *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Geowiss. Reihe 1*, 53-72.
100. Thomson, K.S., 1964. Revised generic diagnoses of the fossil fishes *Megalichthys* and *Ectosteorhachis* (family Osteolepididae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 131, 285-312.
101. Thomson, K.S., 1967. A new genus and species of marine dipnoan fish, from the Upper Devonian of Canada. *Postilla* 106,1-6.
102. Thomson, K.S., 1968. A new Devonian fish (Crossopterygii: Rhipidistia) considered in relation to the origin of the Amphibia. *Postilla* 124,1-13.
103. Thomson, K.S., 1972. New evidence on the evolution of the paired fins of rhipidistia and the origin of the tetrapod limb, with description of a new genus of Osteolepididae. *Postilla*, 157, 1-7.
104. Thomson, K.S., 1973. Observations on a new rhipidistian fish from the Upper Devonian of Australia. *Palaeontographica (A)*, 143, 209-220.

105. Thomson, K. S., 1975. On the biology of cosmine. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 40, 1–59.
106. Thomson, K. S., 1977. On the individual history of cosmine and a possible electroreceptive function of the pore-canal system in fossil fishes. *In Problems in vertebrate evolution. Linnean Society Symposium Series No. 4*, (ed. S.M. Andrews, R.S. Miles, A.D. Walker), pp.247-270.
107. Thomson, K. S., Hahn, V., 1968. Growth and form in rhipidistian fishes (Crossopterygii). *Journal of Zoology*, 156, 199-223.
108. Traquair, R. H., 1875. On the Structure and Affinities of *Tristichopterus alatus* Egerton. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 27, 383 – 396.
109. Traquair, R. H., 1890. Notes on the Devonian Fishes of Scaumenac Bay and Campbelltown in Canada. *Geological Magazine*, 7, 15-22.
110. Trewin, N.H., 1986. Palaeoecology and sedimentology of the Achanarras fish bed of the Middle Old Red Sandstone, Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 77, 21-46.
111. Upeniece, I., 1991. Types of fossil fish taphocenoses of the Lode Formation in Latvia. *Bulletin of the Geological Survey of Estonia*, 1(1), 13.
112. Upeniece, I., 1995. A new species of *Strunius* (Sarciopterygii, Onychodontida) from Latvia, Lode quarry (Upper Devonian). *GEOBIOS*, M.S. n^o 19, 281-284.
113. Upeniece, I., 1999. The sequence of disintegration of the body of *Asterolepis ornata* (Antiarchi) and associated taphocenoses. *In* Lukševičs, E., Stinkulis Ģ., Wilson M. V. H. (eds) Lower-Middle Palaeozoic Events Across the Circum-Arctic. Ichthyolith Issues. Special Publication 5. Abstracts. University of Latvia, Rīga. 48-50 pp.
114. Upeniece, I., 2001a. Trophic relations of the Lode organism assemblage, Lower Frasnian, Latvia. *In* Lebedev O.A. (ed.) Obruchev Symposium. Evolutionary Palaeoichthyology. Abstracts. Palaeontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow. p. 45.
115. Upeniece, I., 2001b. The unique fossil assemblage from the Lode Quarry (Upper Devonian, Latvia). *Mitteilungen Museum Naturkunde Berlins, Geowissenschaftliche Reihe* 4(2001), 101-119.
116. Vorobjova, E.I., 1960. O sistematičeskom položženii *Eusthenopteron wenjukowi* (Rohon). *Paleontologičeskiy žurnal*, (2): 121-129. [krieviski]
117. Vorobjova, E.I., 1962. Rizodontnie kisteperie ribi Glavnogo devonskogo polya SSSR. *Trudi Paleontol. Inst. AN SSSR*, 94, 1 – 139. [krieviski]

118. Vorobjova, E.I., 1971. Noviy vid osteolepid iz srednego devona Latvii. In Paleontologiya i stratigrafiya paleozoja i mezozoja Pribaltiki i Belorussii. Vilnyus: Mintis, pp. 233 - 237. [krieviski]
119. Vorobjova, E.I., 1975. Ostolepidnaja kisteperaja ketlerskoy svity Latvii. In Fauna i stratigrafiya Pribaltiki i Belorussii (ed. Kurshs V.M.). Vilnyus: Mintis, pp. 209 - 213. [krieviski]
120. Vorobjova, E.I., 1977. Morfologiya i osobennosti evolyutsii kisteperikh rib. Moskva: Nauka, pp. 1- 239. [krieviski]
121. Vorobjova, E.I., 1981. Osteolepidnie kisteperie ribi. In Devon i karbon Pribaltiki (eds. Brangulis A.P. *et al.*). Riga: Zinatne, 440 – 448. [krieviski]
122. Vorobjova, E.I., 2004. Podklass Crossopterygii. Kisteperie ribi. In Beschelyustnie i drevnie ribi. Iskopaemie pozvonochnie Rossii i sopredelnikh stran (ed. Novitskaya L.I.). Moskva: GEOS, pp. 271-372. [krieviski]
123. Vorobjova-Blohina, E.I., 1959. Noviy rod kisteperikh rib *Platycephalichthys* iz verkhnego devona r. Lovatj. *Paleontologicheskii zhurnal*, 3, 95-106. [krieviski]
124. Vorobjova, E.I., Lebedev , O.A., 1986. Novye osteolepidnye kisteperye ryby iz devona i karbona vostochno-evropeyskoy platformy. *Paleontologicheskii zhurnal*, 1, 70-77. [krieviski]
125. Vorobjova, E.I., Lyarskaya, L.A., 1968. Ostatki kisteperikh i dvoyakodishaschikh iz Amatskikh sloev Latvii i ikh zakhronenie. In Ocherki po filogenii iskopaemikh rib i beschelyuctnikh (ed. Obruchev D.V.). Moskva: Nauka, 71 - 86. [krieviski]
126. Vorobjova, E.I., Obruchev, D.V., 1964. Podklass Sarcopterygii. In Osnovi paleontologii. Beschelyuctnie, ribi. Moskva, Nauka [krieviski] pp.389.
127. Westoll, T. S., 1937. On a specimen of *Eusthenopteron* from the Old Red Sandstone of Scotland. *Geological Magazine*, 74, 507-524.
128. Westoll, T. S., 1940. New Scottish material of *Eusthenopteron*. – *Geological Magazine*, 77, 65-73.
129. Whiteaves, J.F., 1881. On some remarkable fossil fishes from the Devonian rocks of Scaumenac Bay, Province of Quebec, with descriptions of a new genus and three new species. *Canadian Naturalist*, 10, 27-35.
130. Young, G.C., 1991. Fossil fishes from Antarctica. In Tingey R. J. (ed.) *The Geology of Antarctica*, Oxford, pp. 538-567.

131. Young, G. C., 1993. Middle Palaeozoic macrovertebrate biostratigraphy of Eastern Gondwana. In Long J.A. (ed.) Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography. Belhaven Press, London, pp. 208-251.
132. Young, G. C., Gorter, J.D., 1981. A new fish fauna of Middle Devonian age from the Taemas/Wee Jasper region of New South Wales. *Bureau of Mineral Resources Geology and Geophysics, Bulletin* 209, 83-147.
133. Young, G. C., Long, J. A., Ritchie, A., 1992. Crossopterygian Fishes from the Devonian of Antarctica: Systematics, Relationships and Biogeographic Significance. *Records of the Australian Museum, Supplement*. 14, 1- 77.
134. Zodrow, E.L., Beaton, A.P., Smith, G., 1989. Note on a find of a crossopterygian head (Pisces), upper Westphalian D, Sydney Coalfield, Nova Scotia, Canada. *Atlantic geology*, 25, 125-127.
135. Zupiņš, I., 2003. Daivspurzivju (Sarcopterygii) tafonomijas īpatnības Lodes mālu karjerā. *Daba un Muzejs*, 8, 114–116.
136. Zupiņš, I., 2004. Paleontoloģiskais materiāls. In: Jirgensone, A., Gaismiņa, S., Mākulis U. (red.) *Muzejisko priekšmetu saglabāšana*”, lpp. 225-228.
137. 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.



ISSN
ISBN