

LATVIJAS UNIVERSITĀTE  
ĢEOGRĀFIJAS UN ZEMES ZINĀTŅU FAKULTĀTE  
ĢEOLOĢIJAS NODAĻA

**FAMENAS LAIKMETA SĀKUMA BRUŅUZIVIS  
*BOTHRIOLEPIS* SKOTIJĀ UN AUSTRUMEIROPĀ**

BAKALaura DARBS

Autors: Valdemārs Stūris  
Stud. apl. *vs07011*  
Darba vadītājs:  
Prof., Dr.geol. Ervīns Lukševičs

Rīga 2010

## ANOTĀCIJA

Bakalaura darbā izstrādāts vēlā devona bruņuzivis *Bothriolepis jeremejevi* Rohon morfoloģiskais apraksts. Tas balstīts uz liela apjoma iepriekš neaprašītu paleontoloģisko materiālu, kā arī 2009. gada lauka darbos iegūto fosiliju pētījumiem. Materiāls iegūts no Famenas stāva apakšējās daļas nogulumiem, kas atsedzas Ižmas upes labajā krastā pretī Sosnogorskas pilsētai, Komi Republika. Sastādīts Sosnogorskas svītas stratotipa ģeoloģiskais griezumš. Bruņuzivju morfoloģiskā apraksta izstrādē un salīdzināšanā izmantota morfometriskās analīzes datorprogramma „Biomorphix”. Pētījuma rezultāti apstiprina iepriekš paustos viedokļus par iespējamu lielu līdzību starp *B. jeremejevi* un *B. leptocheira* Traquair. Ģinti *Bothriolepis* plaši izmanto stratigrāfijas jautājumu risināšanā.

**Atslēgas vārdi:** devons, mugurkaulnieki, bruņuzivis, morfoloģija.

## ANNOTATION

Morphological description of the Late Devonian placoderm *Bothriolepis jeremejevi* Rohon has been worked out. A large previously undescribed material and a new fossil material collected during the fieldwork of 2009 has been studied. Material comes from the deposits of the lowermost Famennian cropping out at the right bank of Izhma River opposite Sosnogorsk, Komi Republic. Geological section of the stratotype of the Sosnogorsk Formation has been prepared. Morphometric software „Biomorphix” was used for morphological description and comparison of *B. jeremejevi*. The results of the study confirm previously proposed similarities between *B. jeremejevi* and *B. leptochaira* Traquair. Wide distribution of the placoderm genus *Bothriolepis* defines its significance for the stratigraphy.

**Keywords:** Devonian, vertebrates, placoderms, morphology.

## SATURS

### IEVADS

1. BOTHRIOLEPIDIDAE DZIMTAS PĒTĪJUMI LATVIJĀ UN PASAULĒ.....	8
2. <i>BOTHRIOLEPIS</i> PĀRSTĀVJI SKOTIJAS UN AUSTRUMEIROPAS FAMENAS STĀVA APAKŠDAĻAS NOGULUMOS.....	15
3. AMULAS UN ELEJAS SVĪTAS UZBŪVE, IZPLATĪBA UN FOSILIJU KOMPLEKSI.....	21
3.1. Amulas svīta.....	21
3.2. Elejas svīta.....	22
4. MATERIĀLS UN METODEDES.....	24
4.1. Datorprogramma „Biomorphix” un tās pielietojums.....	30
5. SOSNOGORSKAS SVĪTAS ĢEOLOĢISKAIS GRIEZUMS STRATOTIPĀ.....	34
6. BRUŅUZIVS <i>BOTHRIOLEPIS JEREMEJEVI</i> ROHON MORFOLOĢISKAIS RAKSTUROJUMS.....	40
6.1. Sinonīmika.....	40
6.2. Diagnoze.....	40
6.3. Izplatība.....	40
6.4. Apraksts.....	41
6.5. Piezīmes.....	47
6.6. Salīdzinājums.....	48
SECINĀJUMI.....	50
PATEICĪBAS	
IZMANTOTĀ LITERATŪRA UN AVOTI	
PIELIKUMI	
1. Pielikums.....	57

## KOPĒJO APZĪMĒJUMU SARAKSTS

AMD – priekšējā vidējā muguras plātne;	alc – galvas vairoga anterolaterālais
ADL – priekšējā muguras sānu plātne;	(priekšējais sānu) stūris;
AVL – priekšējā vēdera sānu plātne;	cir – pusloka jutīgās līnijas kanāls;
CD1-5 – krūšu spuras muguras vidējā plātne;	cr.pl – AMD plātnes postlevatorais valnītis;
CV1-2 – krūšu spuras vēdera vidējā plātne;	cr.tp – priekšējais iekšējais aizmugurējais
KZC ĢI – Krievijas ZA Urālu nodaļas Komi	šķērsvalnis;
zinātniskā centra Ģeoloģijas institūts;	csl – galvenais jutīgais kanāls;
La – sānu plātne;	d.end – endolimfatisko kanālu atveres vieta;
LDM – Latvijas Dabas muzejs;	dlg2 – muguras sānu jutīgās līnijas kanāls;
ML2-5 – krūšu spuras sānu malējā plātne;	dmr – vidējais muguras valnis;
MM1-3 – krūšu spuras vidējā malējā plātne;	fe.orb – orbitālā atvere;
MV – vidējā vēdera plātne;	grm – PMD plātnes vēderpuses vidējais
MxL – jauktā sānu plātne;	ieliekums;
Nu – pakauša plātne;	ifc1 – infraorbitālais jutīgais kanāls;
PMD – aizmugurējā vidējā muguras plātne;	ifc2 – infraorbitālā jutīgā kanāla sānu atzars;
Pmg – aizsānu plātne;	lc – AMD plātnes laterālais stūris;
Pn – paranuhālā plātne;	lcg – sānu centrālais jutīgais kanāls;
Pp – postpineālā plātne;	lpr – laterālais izvirzījums;
Prm – premediālā plātne;	npr – aizpakauša ieliekums;
PVL – aizmugurējā vēdera sānu plātne;	nprl – prelaterālais ieliekums;
	oa.MxL – pārklāšanās virsma ar MxL plātņi;
	oa.PMD – pārklāšanās virsma ar PMD plātņi;
	pnoa – ADL aizpakauša stūris;
	pr.pl – postlevatorais izvirzījums;
	prh – preorbitālais padziļinājums;
	pt2 – aizmugurējā vēderpuses iedobe;
	soc – supraorbitālā jutīgā līnija;
	socc – virspakauša jutīgās līnijas kanāls;
	vlr – vēdera sānu kante.

## IEVADS

Bakalaura darbā raksturotas vēlā devona Famenas laikmeta sākuma bruņuzivju (Placodermi) klases antiarhu (Antiarcha) kārtas botriolepīdu (Bothriolepididae) dzimtas *Bothriolepis* ģints zivis Skotijā un Austrumeiropā, pastiprinātu uzmanību pievēršot bruņuzivis *Bothriolepis jeremejevi* Rohon morfoloģiskajam raksturojumam, kurš līdz šim veikts vienīgi 1899. gadā (Rohon, 1899). Kopš tā laika ir uzkrājies salīdzinoši liela apjoma paleontoloģiskais materiāls, kurš nekad iepriekš nav ticis aprakstīts. Vienīgā zināmā bruņuzivis *B. jeremejevi* fosilo atlieku atradumu vieta atrodas Ižmas upes labajā krastā iepretim Sosnogorskas pilsētai netālu no Uhtas, Komi republikas Dienvidu Timana reģionā Krievijā.

Pirmos ģints *Bothriolepis* pētījumus Latvijas teritorijā veikuši E. Eihvalds, K. Panders, V. Gross. Īpaši jāuzsver V. Grossa veikums bruņuzivju uzbūves, sistematikas, dzīves apstākļu un biostratigrāfisko jautājumu risināšanā. Pēc V. Grossa bruņuzivju pētniecībai pievērsušies tādi pētnieki, kā Valentīna Karatajūte-Talimā, Ļubova Ļarska un Ervīns Lukševičs. Skotijas Famenas laikmeta sākuma bruņuzivi *B. leptocheira* Traquair plaši aprakstījis R. Miles (Miles, 1968).

Botriolepīdu dzimta ietver četras līdz piecas ģintis: *Bothriolepis*, *Grossilepis*, *Monarolepis*, *Briagalepis* un *Vietnamaspis* (Zhu, 1996; Lukševičs, 2001). Ģints *Bothriolepis* pārstāvju fosilās atliekas ir visbiežāk sastopamās Galvenā un Centrālā devona lauka oriktocenožēs (Lukševičs, 2001; Moloshnikov, 2008). Skotijā un Austrumeiropas reģionā Famenas laikmeta sākuma botriolepīdus pārstāvēja 5 sugas un 2 pasugas, attiecīgi, *B. leptocheira* Traquair ar pasugām *B. leptocheira leptocheira* Traquair un *B. leptocheira curonica* Gross, *B. jazwicensis* Szrek, *B. (=Livnolepis) zadonica* H. Obrucheva, *B. sosnensis* Moloshnikov un *B. jeremejevi* Rohon. Bakalaura darbā veikts šo bruņuzivju morfoloģiskais apraksts, kas balstās uz literatūras analīzi un autora veikumu (Miles, 1968; Szrek, 2004; Moloshnikov, 2004, 2008; Lukševičs, 2001). Bruņuzivīm *B. jazwicensis* un *B. zadonica* salīdzinājumā ar pārējām raksturīgs skaidri izteikts muguras valnis un pakauša un citu plātņu velvētā forma. Pēc savstarpējām proporcijām ļoti tuvas bruņuzivis *B. leptocheira* Traquair pasugas *B. leptocheira leptocheira* Traquair un *B. leptocheira curonica* Gross ar *B. jeremejevi*. Botriolepīda *B. jeremejevi* morfoloģiskais apraksts sastādīts, balstoties uz Komi Ģeoloģijas institūta kolekcijā esošo materiālu un lauka darbos ievāktu materiālu. Darba autors piedalījies paleontoloģiskā materiāla aprakstīšanā un ievākšanā. Par nozīmīgu darba sastāvdaļu jāuzskata datorprogrammas „Biomorphix” pielietojums bruņuzivju kaula plātņu salīdzinājuma veikšanā starp *B. jeremejevi* un *B. leptocheira curonica* īpatņiem.

Bruņuzivs *B. jeremejevi* morfoloģiskais apraksts veido svarīgāko bakalaura darba daļu. Veikta arī *B. jeremejevi* salīdzināšana ar citu sugu bruņuzivīm. Jāuzsver, ka lielākā daļa materiāla aprakstīta pirmo reizi.

**Bakalaura darba mērķis:** raksturot Famenas laikmeta sākuma bruņuzivis *Bothriolepis* Skotijā un Austrumeiropā un veikt *Bothriolepis jeremejevi* Rohon morfoloģisko aprakstu un salīdzinājumu ar citām bruņuzivju sugām.

Mērķa sasniegšanai izvirzīti sekojoši **bakalaura darba uzdevumi:**

- iepazīties ar zinātniska rakstura literatūru, kas veltīta bruņuzivju morfoloģijas, sistemātikas, izplatības un stratigrāfijas jautājumu risināšanai;
- apgūt bruņuzivju plātņu morfometrijas metodiku un taksonu salīdzināšanas principus;
- apgūt morfometriskās analīzes datorprogrammu „Biomorphix” paleontoloģisko objektu morfoloģisko īpašību raksturošanai un salīdzināšanai;
- sastādīt Sosnogorskas svītas stratotipa ģeoloģisko griezumus;
- aprakstīt bruņuzivs *Bothriolepis jeremejevi* Rohon paleontoloģisko materiālu un raksturot tās morfoloģiju;
- veikt *Bothriolepis leptochaira curonica* paleontoloģiskā materiāla un *Bothriolepis jeremejevi* salīdzināšanu.

Bakalaura darbs sastāv no sešām nodaļām. Pirmā nodaļa veltīta Bothriolepididae dzimtas un ar to saistīto pētījumu raksturošanai. Otrajā nodaļā raksturotas Skotijas un Austrumeiropas Famenas laikmeta sākuma bruņuzivju morfoloģiskās īpatnības un izplatība. Trešajā nodaļā uzmanība pievērsta Amulas un Elejas svītu uzbūvei un veidošanās apstākļiem. Ceturtajā nodaļā apskatīta darba metodika. Piektajā nodaļā analizēts pētījumu reģions, Sosnogorskas svītas stratigrāfiskais novietojums un stratotipa ģeoloģiskais griezumus. Sestajā nodaļā sniegts bruņuzivs *Bothriolepis jeremejevi* Rohon morfoloģiskais raksturojums. Darbā iekļauti 12 attēli un 1 tabula. Kopējais apjoms ietver 59 lappuses. Darbam pievienots 1 pielikums ar 3 attēliem.

# 1. BOTHRIOLEPIDIDAE DZIMTAS PĒTĪJUMI LATVIJĀ UN PASAULĒ

Bothriolepididae dzimta ietver morfoloģiskajā uzbūvē kopumā daudzveidīgu zivju grupu, kura plaši bija izplatīta kā telpā, tā laikā. Dzimtas izplatība aptver laikposmu no vidusdevona līdz vēlajam devonam un pat agrajam karbonam ([www.palaeos.com](http://www.palaeos.com)...). Devona perioda beigās Bothriolepididae dzimtas pārstāvji bija vieni no izplatītākajiem ihtiofaunas pārstāvjiem, kuru fosilo atlieku atradumi zināmi visos mūsdienu kontinentos. Plašie izplatības areāli saistāmi arī ar ievērojamo ģints *Bothriolepis* sugu skaitu, kas ir lielāks par 100. Ģints *Bothriolepis* ir tipiska kosmopolītiska grupa. Ģints fosilo atlieku atradumu vietas aptver praktiski visu Laurusiju – Skotija, Kanāda, ASV, Rietumeiropa, Baltija, Sibīrija un pieguļošie reģioni (Tuva, Minusa, Kuzņeckas baseins, Tjanšans), Kazahstāna, Ziemeļ- un Dienvidķīna – un Gondvanu – Austrālija, Antarktika, Āfrika, Venecuēla un Turcija (Lebedev *et al.*, 2010). Visplašāko izplatību botriolepīdi sasniedza vēlā devona Franas un Famenas laikmetā.

Bruņuzivis (klase Placodermi) bija pirmie mugurkaulnieki ar žokļiem, kuriem raksturīga ievērojama radiācija devona periodā. Tā bija grupa ar vislielāko dažādību. Šīs klases pārstāvjiem kosmopolītisms raksturīgs sākot ar agro devonu. Grupa izmira uz devona – karbona robežas vai tuvu tai. Šiem organismiem bija raksturīgs pārkaulots ārējais skelets, kas noteica šo zivju labās saglabāšanās iespējas. Kopumā ir zināmas aptuveni 300 bruņuzivju ģintis (Young, 2005). Mūsdienās Placodermi klase tradicionāli tiek iedalīta šādās kārtās – Acanthothoraci, Rhenanida, Antiarcha, Petalichthyida, Ptyctodontida un Arthrodira (Benton, 2005), bet daži pētnieki izdala vēl atsevišķas Stensioellida un Pseudopetalichthyida kārtas (Janvier, 2002, p. 171). Artrodīras ir visplašāk pārstāvētā kārta, tās veido aptuveni pusi no zināmajām bruņuzivju sugām. Savukārt veiksmīgākā no bruņuzivīm bija antiarhu kārtai piederošā ģints *Bothriolepis* (Benton, 2005), par ko liecina ievērojamais sugu skaits.

Baltijas teritorijā mugurkaulnieku pētījumi sākušies 19. gadsimta pirmajā pusē, kad K. Panders kopā ar H. Asmusu un F. Kvenstetu 1838. gadā pirmoreiz zobu un dažu bruņu plātņu atradumus nosaka kā zivju skeleta elementus, lai gan iepriekš valdīja uzskats, ka šīs atliekas varētu piederēt mezozoja bruņurupučiem un zauriem (Stradiņš, 2009). Jau nākamajā gadā, pēc iepriekšminēto fosilo atlieku piederības noteikšanas, L. Buhs konstatēja devona perioda nogulumus arī Baltijas teritorijā, ko pamatoja uz atrastajām pleckāju atliekām Gaujienas, Izborskas un Pleskavas pamatiežu atsegumos. E. Eihvalds 1841. gadā Gaujas un Salacas krastos pirmoreiz konstatē devona zivju atliekas. Ģints nosaukumu *Bothriolepis* arī ir ieviesis E. Eihvalds aprakstot H. Helmersena un A. Olivieri kolekciju. Eihvalds savos pētījumos ir norādījis arī uz vairākām morfoloģiskām atšķirībām starp divām antiarhu ģintīm – *Bothriolepis* un *Asterolepis* (Eichwald, 1860: citēts Lukševičs, 2001). Tomēr nozīmīgākos

pētījumus paleontoloģijā Baltijā 19. gs. pirmajā pusē veica K. Panders (Stradiņš, 2009). Viņš aprakstījis tādu sugu, kā *Pterichthys cellulosa*, kuru V. Gross vēlāk pārcēla ģintī *Bothriolepis* (Gross, 1932: citēts Lukševičs, 2001). Savos pētījumos K. Panders arī nav atpazinis kaula plākšņu morfoloģiskās atšķirības starp tām, kuras pieder ģintij *Bothriolepis* un tām, kuras pieder sugai *Asterolepis ornata* (Pander, 1857: citēts Lukševičs, 2001). K. Pandera piemiņai, kā vienam no Krievijas paleontoloģijas pamatlicējiem, I. Lahusens izdalījis botriolepīdu sugu *Bothriolepis panderi* Lahusen. K. Pandera izveidotās kolekcijas bija nopietns devona sistēmas izdalīšanai Baltijā. Šīs kolekcijas 1841. gadā (2 gadus pēc devona perioda izdalīšanas) apskatīja R. Mērcisons kopā ar E. de Vernejū un grāfu A. Keizerlingu sava vēsturiskā ceļojuma laikā caur Krievijas impēriju. Pirmajā acu uzmetienā dažas sugas esot bijušas ļoti līdzīgas ar tām, kuras atrod Skotijas „Old Red Sandstone” nogulumos, kā arī trīs *Dendrodus* sugas sakrita ar sugām no Skotijas (Stradiņš, 2009). Kabilē dzimušais A. Keizerlings nozīmīgus pētījumus veicis arī šī darba ietvaros skatītajā Dienvidu Timana reģionā.

V. Grossa pētījumi iezīmē jaunu posmu paleontoloģiskajos pētījumos Latvijā un Igaunijā. Gross padziļināti pētījis bruņuzivju uzbūvi, sistemātiku, dzīves apstākļus, kā arī iespējas izmantot stratigrāfijā un veica salīdzināšanu ar atradumiem Skotijā, Reinas apgabalā un kopumā Baltijas reģionā (Kuršs, 1984). V. Gross padziļināti analizējis krūšu spuru morfoloģiju vairākām antiarhu grupām, kā arī ieteicis jaunu terminoloģiju krūšu spuru veidojošajiem kauliem, kura tiek izmantota arī mūsdienās (Gross, 1933: citēts Lukševičs, 2001). Darbā par Baltijas devona zivīm un to stratigrāfisko nozīmi V. Gross ir aprakstījis tādas sugas, kā *Bothriolepis prima* Gross, *B. obrutschewi* Gross, *B. spinosa* Gross, *B. curonica* Gross (Gross, 1942: citēts Lukševičs, 2001). Vēlāk Ē. Stensio savos pētījumos sugas *B. spinosa* un *B. tuberculata* iesaka iedalīt jaunā ģintī *Grossilepis* (Stensiö, 1948: citēts Lukševičs, 2001). Savukārt sugas *B. curonica* rangs vēlākos E. Lukševiča pētījumos tiek pazemināts uz sugas *B. leptocheira* Traquair pasugu *B. leptocheira curonica* (Lukševičs, 2001). V. Gross ir izstrādājis arī sistemātisko iedalījumu, kurā pirmoreiz pievērsta uzmanība eksoskeleta un seimosensoro kanālu attīstības atšķirībām asterolepiformu un botriolepiformu pārstāvjiem. Pamatojoties uz to, antiarhu bruņuzivis tika iedalītas divās kārtās – Bothriolepiformes un Asterolepiformes (Gross, 1965: citēts Moloshnikov, 2008), kuras mūsdienās tiek apskatītas infrakārtu statusā.

Pēc V. Grossa Baltijas bruņuzivju pētījumiem pievērsusies Valentīna Karatajūte-Talimā (Karatajūte-Talimaa, 1966), Ļubova Ļarska (Лярская 1986; Лярская, Савваитова, 1974) un Ervīns Lukševičs (Лукшевич, 1986; Lukševičs, 1991, 1995, 2001). Senākās bruņuzivju *Bothriolepis* fosilās atliekas Galvenajā devona laukā konstatētas 1964. gadā dziļurbuma

materiālā Gaujas svītā, bet diemžēl fosilijas kā pierādījumi ir nozaudētas (Karatajūte-Talimaa, 1966).

Bothriolepididae dzimtas daudzveidība ir diskutabla: daži pētnieki ietver tajā aptuveni 10 ģintis un 75 aprakstītas sugas (Thomson, Thomas, 2001), bet citi – tikai četras vai piecas ģintis: *Bothriolepis*, *Grossilepis*, *Monarolepis*, *Briagalepis* un *Vietnamaspis* (Zhu, 1996; Lukševičs, 2001). Ģints *Bothriolepis* izplatība laikā sasniedz aptuveni 48 miljonus gadu. Šī ģints ir ļoti bagāta ar sugām. Vissenākie slāņi, kuros konstatētas *Bothriolepis* atliekas, veidojušies Emsas laikmeta beigās Ķīnā.

Austrālijā *Bothriolepis* atliekas augšējā devona nogulumos sastopamas vairākās austrumu daļas provincēs, piemēram, Kanovindrā (Canowindra) Jaundienvidvelsā (New South Wales), kur vienā slānī konstatēta masu izmiršanas epizode (Johanson, 1998), Austrālijas centrālajā daļā – Amadeusas upes baseinā, bet Austrālijas rietumu daļā – Gogo svītā (Long, 1983). Austrālijā Viktorijas štata ģints *Bothriolepis* sugām raksturīga nozīmīga morfoloģiska atšķirība no Eiramerikas botriolepīdu “standarta” morfoloģiskajām īpatnībām, kuras raksturojuši tādi pētnieki, kā Stenšio, Mails un Karatajūte-Talimā (Long, 1983). Kopumā Austrālija atbilst Gondvanas austrumu daļas provincei, kura ietvēra Austrāliju un Rietumantarktīdu (Young, 2003). Famenā Austrālijas austrumu daļai, „Old Red Sandstone” reģionam un Grenlandes austrumu daļai bija pat raksturīga vienota bruņuzivju *Phyllolepis-Bothriolepis-Remigolepis-Groenlandaspis* kopa (Young, 2003).

Dienvidamerikā Venecuēlā un Kolumbijā sastopamās mugurkaulnieku faunas īpašības liecina par to, ka tajās vēlajā devonā ir notikusi apmaiņa starp formām, kas apdzīvojušas Gondvanu un tām, kas apdzīvojušas Eirameriku (Janvier, 2007). Savukārt, Dienvidamerikas dienvidu daļas Bolīvijas un Brazīlijas mugurkaulnieku fosilie kompleksi liecina par endēmismu un iespējams vienīgo zināmo cirkumpolāro paleozoja mugurkaulnieku faunu. Šajās valstīs vienīgās bruņuzivju atliekas zināmas Famenas vecuma nogulumos. Piemēram, Bolīvijā Colpacučo svītas kvarcītos zināmas dunkleosteīda atliekas, kas ir diezgan plaši izplatīta artrodīra Franas un Famenas laikmetos un uzturējusies jūrās tropiskajā klimatiskajā zonā, kur norisinājušies karbonātu sedimentācijas procesi. Pretstatā Bolīvijas un Brazīlijas endēmiskajām paleoichtiofaunām, Eifela – Franas ihtiofaunas Venecuēlā un Kolumbijā ir ļoti līdzīgas vidus un augšdevona faunām „Old Red Sandstone” reģionā Eiramerikas ziemeļu daļā. Šajās faunās dominē bruņuzivis (antiarhi un artrodīras) un kaulzivis (starspurzivis un daivspurzivis).

Ziemeļamerikā vēlajā devonā Famenas laikmetā visplašāk izplatītais taksons bija bruņuzivis (Carr, Jackson, 2008). Franas – Famenas izmiršanas notikuma rezultātā visu bruņuzivju ģinšu skaits (izņemot fillolepīdus) samazinājās apmēram uz pusi. Tas nozīmīgi

ietekmēja agrās Famenas botriolepīdu daudzveidību. Pēc šī notikuma vērojama dažu atsevišķu taksonu izplatīšanās. Tipiskās Famenas pelaģiāles zonas paleoichtiofaunas raksturojums, balstoties uz fosilajiem atradumiem slānekļos Klīvlendas iecirknī Ohio štata, varētu būt šāds. Šajā iecirknī konstatēti 65 taksoni, kurus veido bruņuzivis (28), skrimšļzivis (32), kaulzivis (5). Pēc Franā – Famenas izmiršanas notikuma bruņuzivis pārstāv piecas kārtas. Analizējot Klīvlendas mugurkaulnieku faunu, var spriest ne tikai par Famenas botriolepīdu daudzveidību Ziemeļamerikā, bet arī par visu bruņuzivju taksonu izmiršanas cēloņiem vēlā devona beigās (Carr, Jackson, 2008). Ziemeļamerikā Franā laikmeta beigās un Famenas laikmetā bija izplatīti dažādas formas botriolepīdi. 20. gadsimtā Ziemeļamerikas austrumu daļā kopumā tika izdalītas tādas sugas, kā *Bothriolepis minor* Newberry, *B. virginensis* Weems, Beem & Miller, *B. coloradensis* Eastman, *B. darbiensis* Denison un *B. nitida* Leidy. Pētījumos 21. gadsimtā iepriekšminētās sugas iesaka iedalīt kā vienu taksonu *B. nitida* sensu lato (Thomson, Thomas, 2001), pamatojoties uz kaulu proporciju salīdzināšanu ar proporcijām, kādas ir *B. canadensis* un *B. yeungae* pārstāvjiem, kā arī analizējot līdzības ar mūsdienu zivīm, kas dzīvo tuvu dibenam krasta tuvumā, estuāru rajonos un pat saldūdenī.

Grenlandes austrumu piekrastes centrālās daļas vidus un augšējā devona nogulumu īpaši slaveni kļuva pēc tam, kad tajos 1932. gadā pirmoreiz atklātas tetrapoda *Ichthyostega* Sāve-Söderbergh atliekas. Kopumā nogulumos ir ļoti plaši pārstāvētas mugurkaulnieku fosilās atliekas. Fosilo faunu sastāda tādi taksoni, kā Heterostraci, Chondrichthyes, Placodermi, Acanthodii, Actinopterygii, Porolepiformes, Dipnoi, Osteolepiformes, Tetrapoda. Visbiežāk un plašāk pārstāvētie mugurkaulnieki Austrumgrenlandē ir Placodermi klases pārstāvji (Blom *et al.*, 2007). Famenas antiarhi pārstāvēti ar trīs ģintīm: *Bothriolepis* Eichwald, *Asterolepis* Eichwald, *Remigolepis* Stensiö. Botriolepīdus Austrumgrenlandē pārstāv tādas sugas, kā *Bothriolepis jarviki* Stensiö no agrā Famenas laikmeta, *B. groenlandica* Heintz no Famenas vidus un *B. nielseni* Stensiö no vēlā Famenas laikmeta (Blom *et al.*, 2007).

Botriolepīdu atliekas diezgan plaši izplatītas arī Skotijā t.s. augšējā „Old Red Sandstone” slāņkopas daļā. Šajā augšējā devona Franā un Famenas nogulumu izplatības reģionā *Bothriolepis* ģints fosilo atlieku izplatība raksturota ar to sastopamību atsevišķās diezgan plaša stratigrāfiskā intervāla slāņkopās, kurām ir doti vietējie ģeogrāfiskie nosaukumi. Piemēram, Bogholas, Vaitmīras un Edenkillas slāņkopu veidošanās laikposms, kas ir zināmas kā Franā ģeoloģiskā griezuma slāņkopas, atsevišķās epizodēs notikusi ihtiofaunas maiņa, kuru raksturo ģints *Asterolepis* atkāpšanās un botriolepīdu ienākšana. Savukārt Rousbrijas slāņu ihtiofaunas komplekss, kuru veido ģints *Bothriolepis*, *Holoptychius*, *Phyllolepis* un *Glyptopomus*, var tikt izmantots faunu salīdzināšanai ar Baltijā un Beļģijā sastopamajām. Skotijas devona nogulumos sastopamajām botriolepīdu atliekām

kopumā raksturīga augsta saglabāšanās pakāpe un atliekas mēdz veidot ievērojamus masu sakopojumus, kas veidojušies, piemēram, ieslogot un aprokot zivis seklos baseinos, kas izveidojušies pārvietojoties eolajām kāpām (Trewin, 2002).

Krievijā Eiropas centrālajā daļā antiarhu atliekas ir visbiežāk sastopamas praktiski visās oriktocenožēs, kur atrod bezžokļeņu (Agnatha) un zivju pārstāvjus (Moloshnikov, 2008). Centrālajā devona laukā antiarhu atliekas konstatētas nogulumiežos, kas veidojušies vidējā un vēlajā devona epochā. Famenas laikmets šajā reģionā tiek iedalīts trīs apakšstāvos, tas ir, apakšējā, vidējā un augšējā. Apakšējā Famenā Centrālajā devona laukā iekļauj Zadonskas un Jeļecas reģionālos stāvus, vidējā – Ļebedjanas, Optuhas un Plavskas reģionālos stāvus, augšējā – Ozerku, Hovanščinas un Ziganas reģionālos stāvus. Centrālais devona lauks agrajā Famenā bija norobežots no Galvenā devona lauka ar Latvijas zemesšaurumu. Zadonskas svītas uzkrāšanās laikposmā Maskavas jūrā, kas atbilst Maskavas sineklīzei, ieplūda terīgēnais materiāls lielā daudzumā, veidojot lielas zemūdens deltas. Materiāls ieplūdis no Voronežas pussalas un pat Fenoskandijas (Lebedev *et al.*, 2010), kā arī no Baltkrievijas-Lietuvas pacēluma (Петров, 1956). Kopumā agrajā Famenā Maskavas sineklīzes ziemeļrietumu un rietumu daļā raksturīga nogulumiežu maiņa, kas saistās ar piekrastes seklūdens apstākļu nomaiņu ar atklātas jūras apstākļiem. Lielākais nogulumu biežums agrajā Famenā Centrālajā devona laukā saistās ar Maskavas sineklīzes centrālo daļu (Петров, 1956). Laikposmam, kuram atbilst Zadonskas svīta, raksturīgajās paleoihtiofaunās dominē lokāli endēmiskas sugas, piemēram, antiarhi *Bothriolepis* (= *Livnolepis*) *zadonica* un akantodes *Haplacanthus*, *Cheiracanthus* un *Devononchus* (Lebedev *et al.*, 2010).

Skotijas, Baltijas, Timana un citu reģionu ģeoloģisko griezumņu savstarpējai salīdzināšanai pēc vecumiem jeb reģionāla rakstura stratigrāfijai nozīmīgas ir biostratigrāfijas metodes, kas balstās uz vadfosiliju un to kompleksu analīzi. Biostratigrāfija balstās uz atziņu par dzīvo organismu nepārtrauktu un neatgriezenisku mainību uz Zemes iepriekšējos ģeoloģiskajos laika posmos (Короновский и др., 2008). Evolūcijas neatgriezeniskuma likumu pirmoreiz postulēja Č. Darvins. Šo likumu var definēt arī tā, ka pēcteči, atgriežoties vidē, kurā uzturējās to senči, neiegūst to morfofizioloģiskās pielāgotības attiecīgajai videi. Citiem vārdiem, organisms, kuru veido ļoti dažādas īpašības un to kombinācijas, ir kā neatkārtojama vienība (Михайлова, Бондаренко, 2006). Par vadfosilijām dēvē organismu fosilās atliekas, kuri eksistēja samērā īsu laika posmu, bet bija plaši izplatīti un sastopami lielā skaitā. Šiem organismiem raksturīgs kosmpolītisms. Organismu kompleksu analīze ietver visu fosilo atlieku piederības noteikšana un attiecīgā kompleksa izmaiņu noteikšanu vienā vietā un kompleksu mainību noteikšana salīdzinot tos dažādās vietās (Короновский и др., 2008).

Ģintij *Bothriolepis* raksturīga augsta dažādība un strauji evolūcijas tempi, kas atspoguļojas sugu daudzveidībā. Galvenajā un Centrālajā devona laukā bruņuzivju *Bothriolepis* pārakmeņojumi ir vienas no visbiežāk sastopamajām fosilajām atliekām mugurkaulnieku oriktocenoze. Līdz ar to, botriolepīdiem ir priekšrocības, attiecībā pret citiem organismiem, Franās un Famenas terīgēno seklūdens nogulumu biostratigrāfijā ar citu reģionu nogulumiem, kur arī konstatētas ģints *Bothriolepis* atliekas (Lukševičs, 2001). To apstiprina arī D. Plaks (Плакс, 2006, 2008), raksturodams paleoichtiofaunu Baltkrievijā. Botriolepīdu nozīmīgumu stratigrāfijā parāda arī Galvenā devona lauka augšdevona zonējums (Ivanov, Lukševičs, 1996), kur augšdevons izdalīts zonās ar tām raksturīgajām formām. Piemēram, *curonica* zona atbilst Elejas un Jonišķu reģionālajiem apakštāviem, un šīs zonas sākums atbilst slāņiem, kur pirmoreiz konstatē *B. leptocheira curonica* fosilās atliekas, bet beigās atbilst slāņiem, kur pirmoreiz konstatē *Phyllolepis* fosilās atliekas (Ivanov, Lukševičs, 1996).

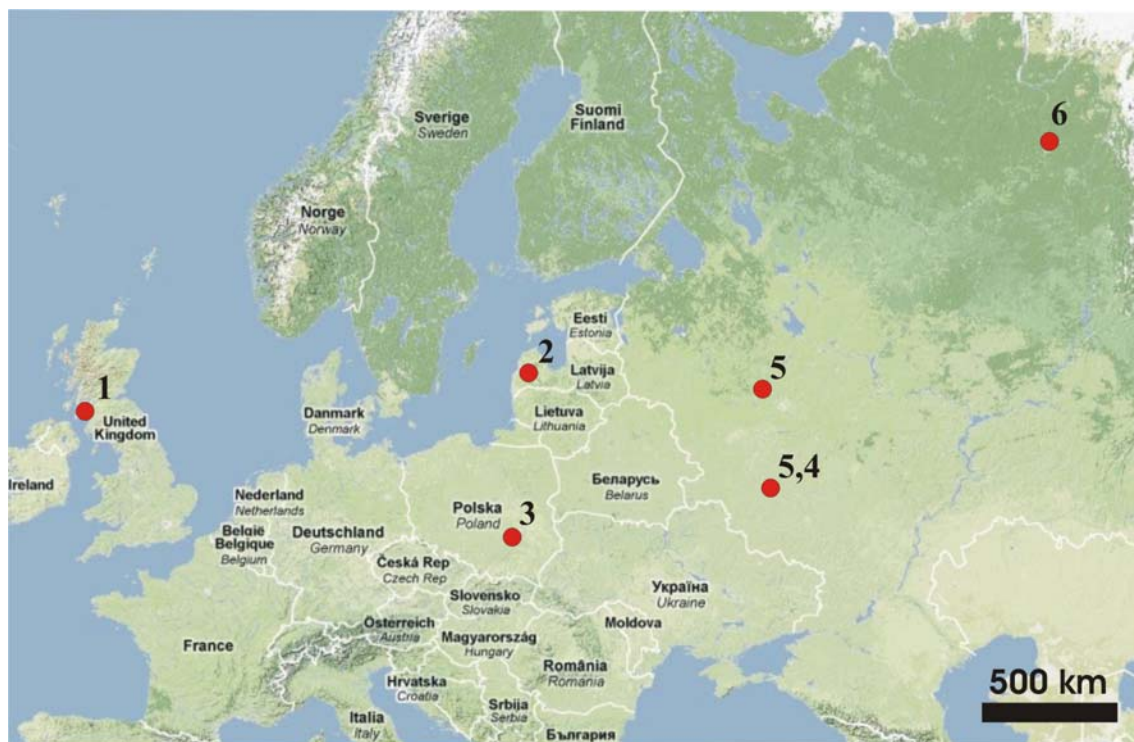
Devona bezžokļņu un zivju faunai Baltkrievijā ir primārā nozīme, izstrādājot korelācijas starp Baltkrievijas karbonātiskajiem un klastiskajiem nogulumiem un ģeoloģiskajiem griezumiem Baltijas reģionā un citos reģionos, kas varētu pārstāvēt visu Eiramerikas paleokontinentu (Плакс, 2008). Šo nozīmi nosaka zivju izteiktais kosmopolītisms. Devona nogulumu vecuma noteikšanai Baltkrievijā bieži vien nepieciešams konstatētās atliekas noteikt tikai līdz ģints līmenim. Priekšrocības izmantošanai biostratigrāfijā nosaka arī tas, ka bezžokļņus un zivis iespējamas izmantot kontinentālo un jūras nogulumu salīdzināšanā, kas pamatojas uz minēto organismu nektonisko un nektobentisko dzīves veidu un tām raksturīgo kosmopolītismu, eiribiontiskumu un eirihalītiskumu. Pēc zivju kompleksa, kā arī citu fosiliju kopuma raksturīgajām formām, var veidot fizikāli ģeogrāfisko un paleoekoloģisko apstākļu rekonstrukcijas (Плакс, 2008). Jāmin arī tas, ka iepriekš minētais autors norāda uz to, ka, ņemot vērā lielo zivju stratigrāfisko nozīmīgumu, devona ihtiofaunas pētījumi Baltkrievijā līdz šim saistījušies ar atsevišķu taksonu aprakstiem un to noteikšanu, bet laikā no 2002. līdz 2008. gadam autors veicis kompleksus pētījumus ar mērķi noteikt ihtiofaunas stratigrāfiskās izplatības likumsakarības, faciālo saistību ar ihtiofaunu, kā arī paleoģeogrāfiskos un paleoekoloģiskos apstākļus.

Antiarhu dzimta *Bothriolepididae* Cope (1886) Eiropā ietver tikai divas ģintis: *Bothriolepis* Eichwald (1840) un *Grossilepis* Stensiö (1948). Ģinti *Grossilepis* Galvenajā devona laukā pārstāv divas sugas – *Grossilepis tuberculata* (Gross) un *G. spinosa* (Gross). Latvijā *Grossilepis* ģints pārstāvji sastopami attiecīgi Franās apakšdaļā Pļaviņu svītā un Franās vidusdaļā veidojušos nogulumos Ogres svītā (Lukševičs, 2001). Starp Famenas antiarhiem Austrumeiropā ir izdalīta arī ģints *Livnolepis*, kuru nodibinājis S. Mološņikovs

(Moloshnikov, 2008). Šo ģinti pārstāv viena suga, kuru sākotnēji aprakstīja kā *Bothriolepis zadonica* H. Obrucheva. Kritiski vērtējot S. Mološņikova pētījumu par antiarhiem Krievijas Eiropas dienvidu un centrālajos rajonos (Moloshnikov, 2008) ģints *Livnolepis* izdalīšana ir apšaubāma un publikācijā pietiekamu pierādījumu ģints izdalīšanai trūkst (Lukševičs, pers. ziņ.). Iepriekšminētā taksona fosilās atliekas konstatētas Krievijā Orlas, Ļipeckas un Tveras apgabalos.

## 2. *BOTHRIOLEPIS* PĀRSTĀVJI SKOTIJAS UN AUSTRUMEIROPAS FAMENAS STĀVA APAKŠDAĻAS NOGULUMOS

Famenas stāva apakšdaļas nogulumu izplatības reģionā, kas aptver Skotiju un Austrumeiropu, līdz šim ir zināmas piecas botriolepīdu sugas un divas pasugas. Tās attiecīgi ir *Bothriolepis leptocheira* Traquair ar pasugām *B. leptocheira leptocheira* Traquair un *B. leptocheira curonica* Gross, *B. jazwicensis* Szrek, *B. zadonica* H. Obruczeva, *B. sosnensis* Moloshnikov un *B. jeremejevi* Rohon (1. att.). Botriolepīdu apdzīvotības reģions ir ļoti plašs – tas sniedzas no Dienvidu Timana reģiona, kur konstatēts *B. jeremejevi*, un Severnajas Zemļas arhipelāga (no kurienes minēta jauna, pagaidām neaparakstīta *B. leptocheira* pasuga: Lukševičs, 1999) līdz Skotijas DR daļai (*B. leptocheira leptocheira*) un Polijas dienvidu daļai (*B. jazwicensis*). *Bothriolepis zadonica* un *B. sosnensis* fosilās atliekas konstatētas Centrālajā devona laukā Orlas apgabalā un citur. Sugu morfoloģiskās īpašības arī nav vienādas, bet ievērojami atšķirīgas, piemēram, *B. zadonica* un *B. jazwicensis* izceļas uz pārējo botriolepīdu fona ar salīdzinoši augstu muguras valni. Tāpat vērojamas arī izteiktas atšķirības kaula bruņu plātņu proporcijās un izmēros.



1. attēls. Famenas laikmeta sākuma botriolepīdu fosilo atlieku atradumu vietas Skotijā un Austrumeiropā. 1, *Bothriolepis leptocheira leptocheira* Traquair; 2, *Bothriolepis leptocheira curonica* Gross; 3, *Bothriolepis jazwicensis* Szrek; 4, *Bothriolepis sosnensis* Moloshnikov; 5, *Bothriolepis* (= *Livnolepis*) *zadonica* H. Obruczeva; 6, *Bothriolepis jeremejevi* Rohon. Kartogrāfiskais materiāls: [maps.google.com](http://maps.google.com)

*Bothriolepis leptocheira leptocheira* Traquair (Traquair, 1893: citēts Miles, 1968) fosilās atliekas konstatētas agrās Famenas „Old Red Sandstone” slāņkopas daļā, kuras nogulumu izplatīti Ērgļpaparžu līcī (Bracken Bay), Aišīrā (Ayshire) un citur (Miles, 1968). Lektotipu izdalījis V. Gross (Gross, 1932: citēts Miles, 1968), kas ir labā priekšējā vēdera sānu plātne (AVL) kopā ar nepilnīgi saglabājušos krūšu spuru. *B. leptocheira leptocheira* ir vidēji liela zivs, kuras rumpja bruņu garums sasniedz aptuveni 140 mm. Bruņas ir salīdzinoši zemas un platas. Viena no izteiksmīgākajām galvas vairoga īpatnībām ir tā, ka priekšējā mala ir ļoti plata, un kaula plātnes orbitālās atveres (fe orb) priekšā nav stipri izliektas. Tāpat galvas vairogam skaidri izteikts anterolaterālais stūris (alc), prelaterālais ieliekums (np1) un laterālais izvirzījums (lpr). Premediālās plātnes (Prm) aizmugurējā mala ir šaura un veido aptuveni 1/3 no šīs pašas plātnes priekšējās malas garuma. Platums/garums x 100 (P/G indekss) Prm plātnei variē no 114 līdz 128. Postpineālā plātne (Pp) ir nedaudz izstiepta un dziļi ievirzīta pakauša plātnes (Nu) priekšējā malā. Nu plātnes P/G indekss ir vidēji 83. Rumpja bruņu muguras siena ir salīdzinoši plata bez izteikta muguras vidējā vaļņa. Dorsālā un laterālā siena veido vidēji 120° lielu leņķi. Priekšējās vidējās muguras plātnes (AMD) priekšējā mala ir šaura, bet plātnes P/G indekss ir aptuveni 77, un raksturīgs salīdzinoši dziļš aizpakauša ieliekums (npr). Zīmīgi ir tas, ka AMD plātnes viscerālās virsmas pārklāšanās virsma ar priekšējo muguras sānu plātņi (ADL) nesasniedz laterālo stūri (lc). Šīs pašas plātnes levatorais izgriezums ir izstiepts un sekls, bet postlevatorais valnītis (cr.pl) diezgan vāji izteikts. Aizmugurējā vidējā muguras plātne (PMD) nav tik ļoti šaura kā AMD plātne. PMD plātnei raksturīga stipri izliekta priekšējā mala, un tās P/G indekss ir aptuveni 95. AVL plātnes ventrālā siena ir diezgan īsa, bet plata, un ar noapaļotu priekšējo malu. Krūšu spuras ir slaidas. Spuras proksimālais segments ir 5½ līdz 6 reizes garāks nekā plats. Krūšu spuras vēdera vidējās plātnes CV1 un CV2 plātnes ir līdzīgas tām, kuras konstatētas *B. groenlandica* un *B. jarviki* pārstāvjiem. Savukārt krūšu spuras sānu malējās plātnes ML2 forma līdzīga formai, kāda ir *B. maxima* un *B. jarviki* bruņuzivīm. Ornamentējums ir tīklveidīgs, bet vietām novērojami arī valnīši (Miles, 1968).

Polijā Svētā Krusta kalnos Jažvicas karjerā, kas atrodas netālu no Keļces, Famenas stāva apakšdaļas nogulumos konstatētas *Bothriolepis jazwicensis* Szrek fosilās atliekas (Szrek, 2004). Slāņu stratigrāfiskā piederība noteikta pēc *Palmatolepis triangularis* konodontu zonai raksturīga kompleksa. Suga nodibināta izmantojot tikai viena gandrīz pilnīgi saglabājušos īpatņa bruņas. Pamatojums balstās arī uz to, ka tas ir pirmais un pagaidām vienīgais atrastais antiarhs no Svētā Krusta kalniem. Fosilās atliekas atrastas mehāniski izturīgā kristāliskā kaļķakmenī. Atrastajam īpatnim ļoti labi saglabājusies tikai kreisā puse, bet labā ir daļēji klāta ar kaļķakmeni un stipri abradēta. Tafonomisko procesu rezultātā skelets ir arī saspīests.

Botriolepīds *B. jazwicensis* ir vidēji liels, ar iegarenas formas bruņām. Orbitālā atvere nav liela, bet ir plata. Nu plātne ir velvēta un platāka tās aizmugurējā daļā. Pp plātne ir maza izmēra un vidēji velvēta. Galvenais jutīgais kanāls (csl) ir salīdzinoši vāji izteikts. Nu, paranuhālās (Pn) un sānu (La) plātnes robežas forma līdzīga kā *Bothriolepis canadensis* pārstāvjiem. Muguras vidējais valnis ir ļoti izteikts un leņķis starp muguras sienām ir aptuveni 80°. AMD plātnes aizmugurējā un PMD plātnes priekšējā mala ir diezgan plata. Krūšu spuras ir samērā šauras un to garums aptuveni vienāds ar rumpja garumu. *B. jazwicensis* atšķiras no citiem ģints *Bothriolepis* pārstāvjiem ar tā izstiepto bruņu formu, garo un izliekto galvas vairoga priekšējo malu, skaidri izteikto muguras valni, kaula plātņu izmēru proporcijām un citām pazīmēm.

Bruņuzivi *B. leptocheira curonica* Gross izdalījis E. Lukševičs (Lukševičs, 2001) balstoties uz iepriekš aprakstīta botriolepīda *B. curonica* lielo līdzību ar Skotijas „Old Red Sandstone” smilšakmeņos sastopamo bruņuzivi *B. leptocheira* Traquair. Savukārt bruņuzivi *B. curonica* izdalīja V. Gross (Gross, 1942: citēts Lukševičs, 2001). *B. leptocheira curonica* fosilās atliekas konstatētas pagaidām tikai Latvijā Elejas svītas nogulumiežos, kas veidojušies Famenas laikmeta sākumā. Liela līdzība pastāv arī starp *B. leptocheira leptocheira* un *B. jeremejevi* Rohon īpatņiem. *B. leptocheira curonica* ir salīdzinoši liela bruņuzivs, kuras muguras bruņu garums sasniedz vismaz 240 mm. Rumpja bruņu sienas P/G indekss ir 77, savukārt galvas vairogam – 130. Galvas vairogs ir salīdzinoši plats un tā priekšējā mala ir noapaļota. Orbitālā atvere ir salīdzinoši maza, tās P/G indekss variē no 175 vidēja lieluma īpatņiem līdz 150 lielākajiem īpatņiem. Prm plātne ir vāji velvēta un tās rostrālā mala ir trīs reizes platāka nekā orbitālā mala. Pp kaulam raksturīga izstiepta forma. Nu plātnes vienmēr ir platāka laterālo stūru izvirzījumu vietās. Rumpja bruņas ir salīdzinoši zemas un šauras, un laterālā siena parasti ir trīs reizes garāka nekā augstāka. Nav konstatēts muguras valnis. AMD un PMD plātnēm raksturīgas salīdzinoši šauras priekšējās malas. AVL kaula plātnes priekšējā mala ir noapaļota. Aizmugurējā vēdera sānu plātne (PVL) ir 2.4 līdz 2.7 reizes garāka nekā tā ir plata. AVL un PVL kaula plātnēm skaidri izdalāma vēdera sānu kante (vlr). Krūšu spuras ir garas un slaidas. Spuras proksimālais segments ir vidēji 5.5 reizes garāks nekā plats. Ornamentējums ir smalks un tīklveida, bet lielākiem īpatņiem tas paliek gludāks. Salīdzinājumā ar *B. leptocheira leptocheira* Traquair no Skotijas *B. leptocheira curonica* Gross ir lielāka, tai ir vairāk izstiepts AVL kauls un vājāk izteikts ornamentējums (Lukševičs, 2001). Bruņuzivs *B. leptocheira leptocheira* salīdzinājumā ar citiem botriolepīdiem ir visai līdzīga agrās Famenas laikmeta bruņuzivij *B. jarviki* Stensiō no Grenlandes austrumu daļas (Miles, 1968).

Bruņuzivs *Bothriolepis zadonica* H. Obruczeva (Obruczeva, 1983: citēts Moloshnikov, 2008) fosilās atliekas konstatētas Zadonskas reģionālajā stāvā Krievijas Eiropas centrālajā daļā Centrālajā devona laukā. Sugu 1983. gadā izdalīja J. D. Obruczeva, aprakstot tikai 6 kaula plātnes, savukārt paleontologs S. Mološņikovs 2004. gadā veicis detālu ārējā skeleta aprakstu, kas balstīts ne tikai uz iepriekš iegūto paleontoloģisko materiālu, bet arī uz jauniegūtu materiālu (Moloshnikov, 2004). Pamatojoties uz lielajām atšķirībām starp *B. zadonica* un citām dzimtas Bothriolepididae ģintīm S. Mološņikovs uzskata, ka nepieciešams izdalīt jaunu ģinti *Livnolepis* (Moloshnikov, 2008), bet tomēr, ņemot vērā ģintij *Bothriolepis* raksturīgo morfoloģisko pazīmju dažādību, jaunas ģints izdalīšanai trūkst pierādījumu (Lukševičs, pers.ziņ.). Botriolepīds *B. zadonica* ir salīdzinoši liels. Galvas un rumpja bruņu garums sasniedz 40 cm. Preorbitālais padziļinājums aizņem vairāk kā pusi no Prm plātnes garuma. Šī pazeminājuma forma ir „trapeceveida” – šāda preorbitālā padziļinājuma forma pagaidām atrasta tikai *B. zadonica* īpatņiem. Rumpja bruņas ir augstas un šauras ar izteiktu muguras vidējo valni. Pieaugušo īpatņu ornamentējumam raksturīgi pauguriņu, bet jauniem īpatņiem – valnīši. Galvaskausa preorbitālā daļa ir izliekta, bet postorbitālā – velvēta. Izliekta kaula forma ir tāda, kur kauls (plātne) veido loku, kam nav raksturīgs ass leņķis, bet velvēta kaula (plātnes) forma ir tāda, kur diezgan skaidri izceļas sānu malas, starp kurām ir diezgan ass leņķis, kurš var mainīties no aptuveni 80° līdz 120°. Postorbitālajā daļā leņķis starp velves malām mainās no 95° līdz 120°. Orbitālā atvere ir salīdzinoši maza. La plātne salīdzinoši plata. Pp plātnes priekšējā un aizmugurējā mala ir izteikti noapaļota. Savukārt Nu plātne ir velvēta. Leņķis starp kaula plaknēm svārstās starp 95° un 120°. Šī kaula aizmugurējā malā ir liels vidējais (mediālais) atzars. Konstatēti arī žokļa elementi, kurus pārstāv viena S-veida inferognatālā plātne. Mekeļa skrimšļa vadziņa šajā kaulā ir plata un sekla. Rumpja bruņas ir šauras un augstas. Ventrālā siena ir plata. Dorsālajā sienā leņķis starp plaknēm mainās no 90° līdz 120°. Velves augstums aizņem 25% no visa rumpja bruņu augstuma. Muguras vidējais valnis izvietots aiz tergālā stūra. Krūšu spuru proksimālajam segmentam raksturīgs pauguriņu un pauguriņu-valnīšu ornamentējums, bet distālajam segmentam raksturīgi gareniski valnīši. Ontoģenētiskā mainība *B. zadonica* pārstāvjiem raksturojas ar seismosensoro (jutīgo) līniju kanālu esamību juvenīlajiem īpatņiem un izžušanu – pieaugušajiem, kā arī izmaiņām kaula plātņu ornamentējumā. *B. zadonica* nav gluži vienīgais botriolepīds ar izteiktu muguras valni. Tāds zināms arī tādu sugu īpatņiem, kā *B. heckeri* Lukševičs (Krievija), *B. cristata* Traquair (Skotija), *B. jazwicensis* Szrek un botriolepīdiem Gondvanas austrumu daļas provincē. Šiem īpatņiem salīdzinājumā ar *B. zadonica* raksturīgas ievērojamas kaula plātņu izmēru proporciju atšķirības un muguras vidējā vaļņa izliekuma leņķis un augstums, kā arī sensoro kanālu esamība vai neesamība, ornamentējuma atšķirības un fe.orb izmēri un novietojums

(Moloshnikov, 2004). Botriolepīdi ar muguras valni izdalīti pagaidām divās provincēs – Eiramērijā (*B. zadonica* un *B. heckeri*) Famenas stāva apakšdaļā un Gondvanas austrumu daļā (*B. gippslandiensis* Hills, *B. cullodensis* Long un *B. fergusonii* Long) Franas stāva apakšdaļa un vidusdaļa (Long, 1983). S. Mološņikovs secināja, ka ir bijusi saikne starp šīm divām provincēm un botriolepīdi, kuriem raksturīgs muguras valnis, cēlušies Gondvanas austrumu daļas provincē (Moloshnikov, 2004).

Centrālā devona lauka paleoīhtiofaunas pārstāvis agrajā Famenā bija arī *Bothriolepis sosnensis* Moloshnikov (Moloshnikov, 2003: citēts Moloshnikov, 2008). Botriolepīda atliekas konstatētas Zadonskas svītā. Fosilo atlieku atradumu vietas atrodas Orlas apgabalā Ļivnu rajonā uz DR no Ļivnu pilsētas Sosnas upes labajā krastā, kā arī kaļķakmens ieguves karjerā Gornostajevkā. Galvaskausa La plātne *B. sosnensis* īpatņiem bija plata (līdzīgi kā *B. leptochaira curonica* un *B. jeremejevi* īpatņiem). Pusloka jutīgās līnijas kanāls (cir) un infraorbitālā jutīgā kanāla sānu atzars (ifc2) La plātnē ir labi izteikti. Nu plātne ir plata, tā P/G indekss mainās no 50-70. Šī plātne ir arī velvēta, lai gan leņķis starp abām sānu malām ir ļoti liels – 140° līdz 145°. Plātnes lielākais platums ir starp sānu stūriem. Infraorbitālais jutīgais kanāls (ifc1) nav savienots ar virspakauša jutīgās līnijas kanālu (socc). Jāatzīmē, ka ļoti līdzīgā veidā izkārtājušies jutīgo līniju kanāli *B. jeremejevi* pārstāvjiem, izņemot to, ka pēdējiem socc ir nepārtraukts, bet *B. sosnensis* pārstāvjiem tas ir pārtraukts pie endolimfatisko kanālu atveres vietām (d.end). AMD plātne ir gara un šaura, tās P/G indekss 113. Kā norāda S. Mološņikovs (Moloshnikov, 2008), plātnes priekšējā daļa ir velvēta un aizmugurējā lēzena, bet ilustrācijās tas nav skaidri novērojams. Aizmugurējā plātnes mala ir stipri ieliekta. PMD plātne ir salīdzinoši šaura. Plātne tās aizmugurējā daļā ir nedaudz velvēta, leņķis starp sānu malām ir ap 130°. Priekšējā mala ir stipri izliekta. Jauktā sānu plātne (MxL) ir plata. Tās sānu siena ir 1.1 reizi plātāka nekā muguras siena. Kaulu ornamentējums ir tīklveida kā pieaugušajiem, tā jaunajiem īpatņiem. Vienas no raksturīgākajām botriolepīda *B. sosnensis* pazīmēm, ar ko tas atšķiras no citiem ģints *Bothriolepis* pārstāvjiem, ir ļoti garā un šaurā AMD plātne un tās priekšējās daļas lielais platums. S. Mološņikovs norāda arī uz to, ka *B. sosnensis* Moloshnikov ir visai līdzīgs *B. stevensoni* Miles. Zināmas līdzības vērojamas arī ar *B. canadensis* Whiteaves un *B. cellulosa* (Pander in Keyserling). Atšķirības konstatētas attiecīgi starp AMD plātnes aizmugurējo daļu un Pp, Nu, PMD plātņu formu un to proporcijām. Sugas apraksts balstās uz septiņiem galvaskausa kauliem, 11 rumpja skeleta kauliem, Nu un Pp kauliem, kas ir artikulēti jeb savā starpā savienoti.

Famenas laikmeta sākumā Krievijā Dienvidu Timana reģionā mītošajā mugurkaulnieku kompleksā ietilpa bruņuzivs *Bothriolepis jeremejevi* Rohon (Rohon, 1899: citēts Lukševičs *et al.*, 2010). Līdz šim ir zināma tikai viena atrodne, kur konstatētas šī botriolepīda atliekas, un

tā izvietota Krievijas Eiropas ziemeļaustrumu daļā Komi republikā Dienvidu Timana reģionā Ižmas upes labajā krastā pretī Sosnogorskas pilsētai, kur atsedzas Famenas laikmeta apakšdaļas Sosnogorskas un Ižmas svītas (2. att.). Māli, kaļķakmeņi un dolomīti raksturīgi Sosnogorskas svītai (8. att.). Šajos nogulumiežos atrodamas sporas, gliemeņvēži un mugurkaulnieki. Ižmas svītas kaļķakmeņos plaši pārstāvēti bezmugurkaulnieki un pēdu fosilijas (Безносов, 2009). *B. jeremejevi* ir salīdzinoši liels – rumpja bruņu garums sasniedz 190 mm (Lukševičs, Stūris, 2010). V. Gross šo botriolepīdu 1932. gadā atzīmējis kā *nomen dubium* jeb šaubīgu, jo V. Rohona darbā iekļautajām ilustrācijām ir būtiski trūkumi, kas neļauj tos izmantot precīzai taksona noteikšanai (Gross, 1932: citēts Lukševičs, Stūris, 2010). Austrumeiropas platformas bruņuzivju Bothriolepididae dzimtas revīzijas gaitā E. Lukševičs ir izdalījis *B. jeremejevi* tipisko eksemplāru – lektotipu (Lukševičs, pers.ziņ). *B. jeremejevi* Rohon ir visai līdzīgs *B. leptocheira* Traquair no Skotijas un Latvijas. Savstarpēji šīs sugas atšķiras vienīgi pēc AMD un PMD plātņu proporcijām, Nu plātnes proporcijām, *B. jeremejevi* ir platāks krūšu spuras proksimālais segments (Stūris, Lukševičs, 2010), kā arī *B. jeremejevi* raksturīgs spēcīgāk izteikts ornamentējums (Lukševičs, Stūris, 2010). Līdzības vērojamas arī starp *B. jeremejevi* un *B. jarviki* Stensiö no Grenlandes.

### 3. AMULAS UN ELEJAS SVĪTAS UZBŪVE, IZPLATĪBA UN FOSILIJU KOMPLEKSI

Famenas stāva apakšdaļas nogulumi Latvijas teritorijā izplatīti vienīgi DR daļā (Latvijas – Lietuvas depresijā), bet sedimentācijas baseina centrālā daļa atradusies Lietuvas rietumu daļā un tālāk uz rietumiem – dienvidrietumiem (Brangulis u. c., 1998). Sedimentācijas baseina galvenais sanesu avots atradies ziemeļos. Par to liecina nogulumiežu smilšainības palielināšanās šajā virzienā. Famenas laikmeta sākumā Latvijā veidojušās trīs svītas – Elejas, Jonišķu un Kursas. Franā laikmeta beigām atbilst Amulas svīta un robeža starp Franā un Famenā laikmetu velkama starp Amulas un Elejas svītām, lai gan tas vēl joprojām ir diskutabls jautājums (Brangulis u. c., 1998).

#### 4.1. Amulas svīta

Amulas svīta izplatīta tikai Latvijas rietumu daļā. Kopumā svīta veidojusies jūras regresijas laikā (Brangulis u.c., 1998). Svītas nogulumiežu atsegumos Abavas, Amulas un Imulas upju baseinos var novērot ritmisku miju, kur savā starpā mijas vizlaina laukšpata – kvarca smilts, smilšakmens ar aleirolīta un aleirītiska dolomīta starpkārtām, kurās sastopamas zivju atliekas, lingulīdu un konhostrahu čaulas un racējorganismu pēdas. Kopumā slāņkopa ir faciāli strauji mainīga, kuras sastāv no raibkrāsainiem māliem, mālainiem aleirolītiem, dolomītiskiem merģeļiem un plātņainiem dolomītiem, kuros novērojamas žūšanas plaisas, bet organismu atliekas nav konstatētas (Сорокин *u др.*, 1981). Amulas svītas stratotipā pie Kalnamuižas dzirnavām izdalīti trīs šādi ritmi, katrs ir 6-8 m biezs. Visiem ritmiem kopīgā iezīme ir tā, ka palielinās to karbonātiskums dienvidu virzienā, savukārt Amulas svītas izplatības laukuma centrālajā daļā, kas atrodas tālāk no krasta, DR Latvijā sastopamas arī ģipša lēcas. Krasta zonā ģipša lēcas neveidojās saldūdens pieplūdes dēļ (Brangulis u.c., 1998). Latvijas rietumos Bārtas un Tebras upju baseinu teritorijās Amulas svītas nogulumieži atspoguļo tipiskus lagūnas apstākļus (Сорокин *u др.*, 1981).

Kopumā Amulas svīta tiek iedalīta trīs ridās. Apakšējā rida sastāv pārsvarā no smalkgraudainiem laukšpata – kvarca smilšakmeņiem, kuru sastāvā arī ir vizla, un aleirolīta. Ridās apakšdaļā konstatēti dažādu organismu atlieku sakopojumi. Ridās faunu dažādos laikos pētījuši V. Gross, D.V. Obručevs, P. Liepiņš, Ļ. Ļarska un E. Lukševičs. V. Sorokins (Сорокин *u др.*, 1981) ir apkopojis citu autoru datus un min savā darbā šādus taksonus, kas ridās veidošanās laikā veidoja ihtiofaunu: *Aspidosteus heckeri* Obruchev, *Bothriolepis curonica* Gross, *B. cf. ornata* Eichwald, *B. maxima?* Gross, *Grossilepis spinosa* (Gross), *Devononchus laevis* Gross, *Holoptychius cf. nobilissimus* Agassiz, vienlaicīgi norādot, ka Ļ.

Ļarska P. Liepiņa kolekcijā un jauniegūtos materiālos konstatējusi *Haplacanthus* sp., *Onychodus* sp. un *Panderichthys* sp., un norādījusi, ka iepriekšminētais saraksts satur Amulas svītai neraksturīgas formas, kas acīmredzot iekļautas tajā kļūdaini. Vidējā ridā botriolepīdu atliekas nav konstatētas, toties noteikts ir salīdzinoši bagātīgs sporu komplekss. Augšējās ridas nogulumiežos paleontoloģiskos izrakumus veikusi Ļ. Ļarska, kura fosilo atlieku piederību noteica tādiem taksoniem, kā liela izmēra bruņuzivis *Arthrodira*, *Bothriolepis* cf. *curonica* Gross (pēc Ļarskas domām, iespējams jauna suga), *Grossilepis spinosa* (Gross), *Haplacanthus* sp., *Holoptychius* cf. *nobilissimus* Agassiz un *Crossopterygii* (Сорокин, 1981). Augšējās ridas nogulumiežos sastopams arī bagātīgs sporu komplekss.

Pēc 1981. un 1982. gada izrakumiem Amulas svītas atsegumā augšpus Kalnamuižas ir iegūts jauns materiāls, kas glabājas Latvijas Dabas muzejā, bet izrakumu rezultātā Amulas svītas mugurkaulnieku komplekss ir ievērojami precizēts. Pēc Ļ. Ļarskas un E. Lukševiča datiem, Amulas svītā ir sastopamas *Psammosteus tenuis* Obruchev, *Bothriolepis* sp., *B. curonica* (pašā svītas augšdaļā), *Devononchus laevis*, *Holoptychius* cf. *nobilissimus* un līdz ģintij nenoteiktās plaušzivis (*Dipnoi* indet.) atliekas (Лярская, Лукшевич, 1992).

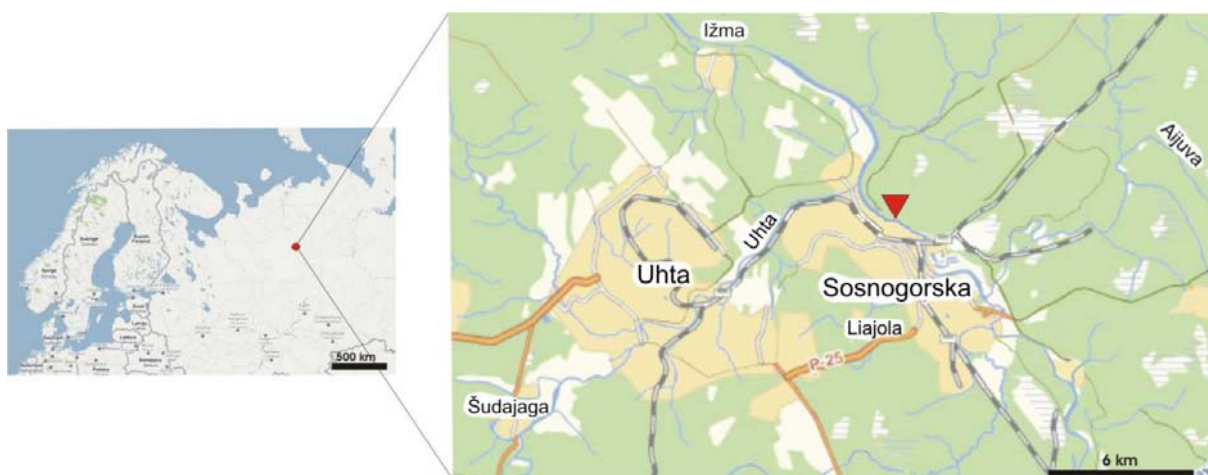
#### 4.2. Elejas svīta

Elejas svīta Latvijas teritorijā izdalīta kā Famenas stāva pamatnes slāņkopa. Tās nogulumieži izplatīti tikai Latvijas DR daļā. Pētījumi apliecina, ka Elejas laikposma sākumā jūra transgresējusi no D – DR. Franas laikmeta beigās notikusi ievērojama sedimentācijas baseina samazināšanās. Elejas laikposma jūra ir bijusi plašāka nekā Amulas laikposma beigās. Nogulumiežu sastāva atšķirības zināmā mērā atspoguļo arī paleoģeogrāfiskos apstākļus. Proti, Elejas svītas mālaini karbonātiskajos nogulumiežos klastiskā materiāla pieaugums norāda uz tuvināšanos krasta zonai (*Z* virzienā), bet karbonātiskuma palielināšanās norāda uz sedimentācijas baseina centrālo daļu (*D – DA* virzienā). Baseina centrālajā daļā jūras ūdens sāļums bija tuvs normālam, par ko liecina fosilās atliekas, kuras pieder tādiem organismiem, kā slēdzeņu brahiopodiem, sīkiem gliemežiem un gliemenēm, koraļļiem, stromatoporātiem (*Amphipora*) un tārpiem. Latvijas teritorijā šādi apstākļi pastāvējuši vienīgi galējos dienvidrietumos. Elejas laikposmu noslēdz īslaicīgs sedimentācijas pārtraukums. Svītas vecums tiek noteikts izmantojot brahiopodus *Cyrtospirifer pakruojensis* un bruņuzivis *Bothriolepis leptocheira curonica* Gross. Elejas svītas slāņkopa Latvijā tiek iedalīta trīs ridās (Brangulis u. c., 1998; Савваитова, 1981). Slāņkopas apakšdaļas Purviņu rida stratotipā pārsvarā sastāv no sīkplātņainiem karbonātiskiem māliem, kuri mijas ar salīdzinoši maza biezuma smilšakmens slānīšiem, uz kuru virsmas novērojamas halīta gliptomorfozes. Ridu noslēdz mālaini dolomīti un dolomītmerģeļi ar māla un aleirolīta starpslānīšiem. Izplatības

dienvīdu rajonos nogulumieži kļūst karbonātiskāki. Ridas un līdz ar to svītas apakšdaļa labi atspoguļojas karotāžas diagrammās, kur mālaini aleirolītiski nogulumi uzguļ uz aleirītiskiem dolomītiem ar ģipša dzīslīnām un smilšakmeņiem ar ģipša cementu, kas pieder Amulas svītai. Purviņu ridas pamatnē ir sastopams gandrīz tāds pats mugurkaulnieku komplekss kā Amulas svītas augšdaļā, un tā sastāvā ir konstatēti šādi taksoni: *B. leptocheira*, *Devononchus* sp., *Haplacanthus* sp., *Onychodus* sp., *Holoptychius* cf. *nobilissimus*, līdz ģintij nenoteiktā plaušzivs (*Dipnoi* indet.) un līdz ģintij nenoteikts paleonisks (Лярская, Лукшевич, 1992). Purviņu ridā konstatētas arī sporas. Sesavas rida veido Elejas svītas vidusdaļu. Tā sastāv pārsvarā no brūnpelēkiem smilšainiem sīkslāņainiem dolomītiem. Dolomītos novērojamas arī iegarenas formas kavernas, kuras izzūd ridas izplatības dienvidu daļā. Līdz šim kā vienīgās mugurkaulnieku atliekas šajā Elejas svītas daļā ir minētas *Acanthodes* tipa zvīņas (Baltmane, 2007). Elejas svītu noslēdz Cimmermaņu rida. To veido dolomītmerģeļi, māli un mālaini aleirolīti. Uz slāņu virsmām konstatētas halīta gliptomorfozes un žūšanas plaisas. Ridas apakšdaļas pāreja ir krasa ridas izplatības dienvidu rajonos, bet pakāpeniski pārejoša – ziemeļu rajonos. Ridas sporu komplekss līdzīgs Zadonskas svītas apakšdaļas sporu kompleksam.

## 4. MATERIĀLS UN METODEDES

Darbs balstīts uz zinātniskās literatūras analīzi un paleontoloģiskajās kolekcijās esošo un pieejamo materiālu, kā arī paleontoloģisko izrakumu laikā iegūto materiālu, kura ievākšanā piedalījies arī šī darba autors. Zinātniskā literatūra vairākus gadījumus sastāv no zinātniskajām publikācijām dažāda veida žurnālos, kas veltīti paleontoloģijas problēmu apskatam, kā arī monogrāfijām (Miles, 1968) un mācību literatūras (Benton, 2005). Pētnieciskā darba veikšanai izmantotas fosiliju kolekcijas Latvijas Dabas muzejā (LDM) un Krievijā ZA Urālu nodaļas Komi zinātniskā centra Ģeoloģijas institūtā (KZC ĢI), bet lauka apstākļos fosilijas skatītas un analizētas vienīgi lauka darbu laikā atsegumā Nr. 20 Ižmas upes labajā krastā iepretim Sosnogorskas pilsētai Krievijā Komi republikā Dienvidu Timana reģionā (2. att.).



2. attēls. Atseguma Nr. 20, Sosnogorskas svītas stratotipa atrašanās vieta. Kartogrāfiskais materiāls: [maps.google.lv](http://maps.google.lv) un [maps.yandex.ru](http://maps.yandex.ru)

Latvijas Dabas muzejā pētītas kolekcijas Nr. LDM Ģ 89, 98, 15 un 65. Tās veido botriolepīda *B. leptocheira curonica* Gross fosilās atliekas no Elejas svītas nogulumiežiem Kalnamuižas atsegumā un no atseguma Imulas krastā pie Bieņiem. Kolekciju pārsvarā veido artikulēti galvaskausi (27), kuri ir visai pilnīgi, AVL kaula plātnes (12), PVL (8), MxL (7), atsevišķas Nu plātnes (5), ADL (2), PMD (1), AMD (1), CV1 (2) un spuras proksimālie segmenti (3) (1. tab.). Kopumā pētnieciskajā darbā analizēti 68 *B. leptocheira curonica* kauli. Daļa no kaula plātnēm analīzēm nebija izmantojamas, bet kopumā kaula plātnes ir samērā labi saglabājušās, kaut arī deformētas mālaini aleirītisko nogulu kompaktēšanās dēļ. Kolekcijas materiāls ir fotografēts izmantojot spoguļkameru un analizēts izmantojot datorprogrammu „Biomorphix” (Novikov *et al.*, 2003).

2009. gada vasaras ekspedīcijas laikā Krievijā autors iepazinies ar KZC ĢI paleontoloģiskām kolekcijām Nr. 155 (autors – P. Beznosovs) un Nr. 71/I (autore – N.

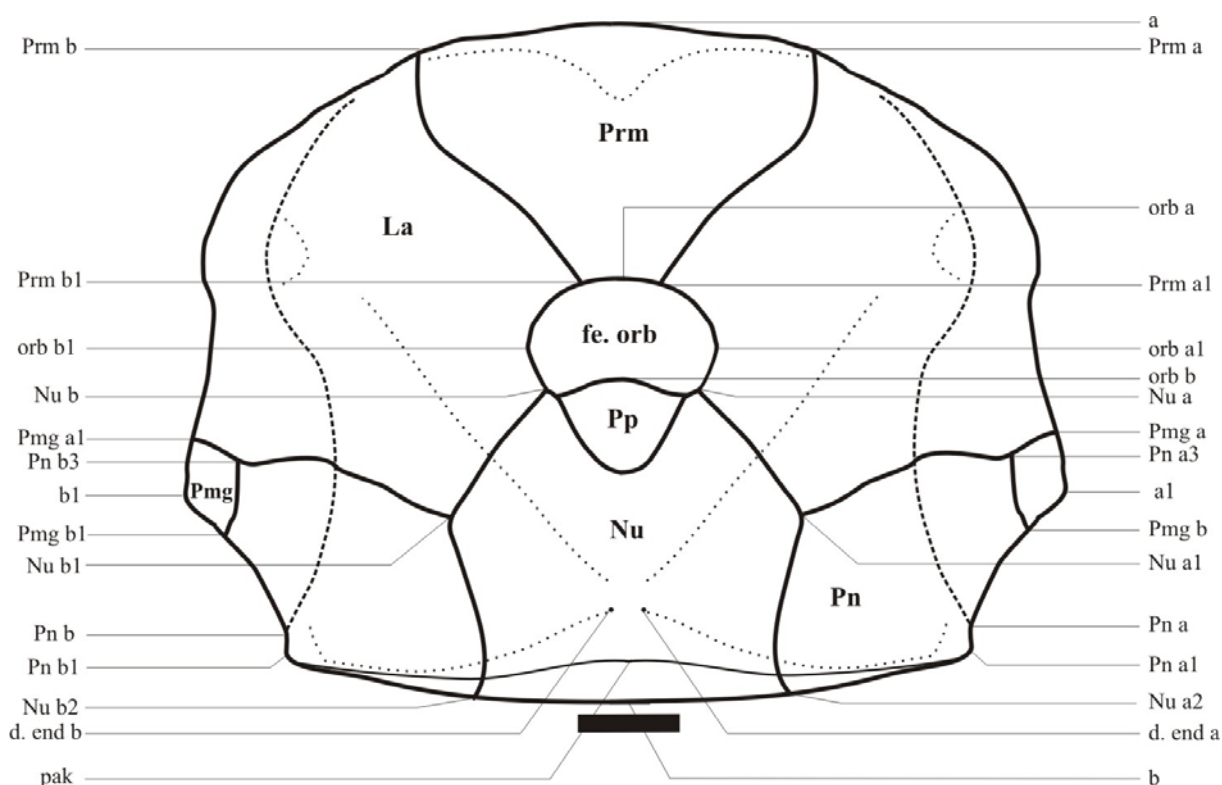
Beļajeva). Analizēto plātņu sadalījumu skatīt 1. tabulā. Kolekcijas pārsvarā veido bruņuzivis *B. jeremejevi* Rohon fosilās atliekas. Kaula plātnes ir fotografētas, lai varētu analizēt to morfoloģijas īpatnības izmantojot datorprogrammu „Biomorphix”. Izrakumos atsegumā Nr. 20 Ižmas upes labajā krastā ievāktais jaunais paleontoloģiskais materiāls nozīmīgi papildinājis līdz tam esošos materiālus, kā arī ir ļāvis būtiski papildināt sugas diagnozi. Pavisam konstatētas tika 345 mugurkaulnieku fosilās atliekas (Lukševičs *et al.*, 2010). Paleontoloģiskie izrakumi veikti Sosnogorskas svītā. Mugurkaulnieku atliekas koncentrējušās masīva dolomītiska kaļķakmens slānī, kuru dēvē par „zivju dolomītu”. Izrakumu laikā no iegūto 345 fosilo atlieku vienībām 225 pieder sugai *B. jeremejevi*. Kopumā paleontoloģiskajā materiālā noteikti pieci taksoni: visvairāk atlieku pieder bruņuzivij *B. jeremejevi* (91,6%), tikai 3,2% no visām atliekām veido daivspurzivis *Holoptychius cf. nobilissimus* Agassiz, 1,7% - liela izmēra plaušzivis *Dipnoi* indet. fosilās atliekas un 1,4% sastāda iespējamās jaunas sugas tetrapoda atliekas (Lukševičs, Stūris, 2010). Izrakumu laikā pārsvarā tika konstatētas neartikulētas kaula plātnes, lai gan atrasti arī artikulēti bruņuzivju galvaskausi un vēdera bruņas. Viens vispilnīgāk artikulētais galvaskauss atsegts izrakumu laikā, bet divi daļēji artikulēti galvaskausi glabājas kolekcijā KZC ĢI. Atsegta arī artikulētas vēdera bruņu AVL kaula plātne ar piestiprinātām krūšu spurām, kuras sastāv gan no proksimālā, gan distālā segmenta, bet mērījumiem šie atradumi nav izmantojami, jo nav atsegta kaulu perifērija, un materiāls nav bijis pieejams pietiekami ilgi, lai ķīmiskā vai mehāniskā ceļā piekļūtu visam kaula apjomam. Ekspedīcijas laikā iegūtais paleontoloģiskais materiāls vēl tiek apstrādāts un tam pagaidām nav dots konkrēts kolekcijas numurs. Līdz ar to bakalaura darbā, raksturojot bruņuzivi *B. jeremejevi*, tiek izmantoti mērījumi, kuri iegūti analizējot kolekciju KZC ĢI (paraugiem ir kolekcijas numuri), un mērījumi, kuri iegūti lauka apstākļos (paraugiem ir lauka numuri). Mērījumi veikti izmantojot lineālu un bīdmēru. Fosilo atlieku iegūšanai izmantoti tādi instrumenti kā lāpsta, āmurs, kalts, laužnis, otas un elektriskais ripzāģis, kas būtiski atvieglināja monolītu iegūšanu. Autors piedalījies arī kaulu horizontālā izvietojuma plāna izstrādāšanā, to garenas mērīšanā, taksonomiskās piederības noteikšanā un tafonomisko apstākļu novērtēšanā. Papildus paleontoloģiskajiem darbiem tika noņemti paraugi plānslīpējumiem, kā arī patstāvīgi tika sastādīts ģeoloģiskais griezumšķēršnis Sosnogorskas svītas stratotipā.

Kaula plātņu analīzei ar datorprogrammu „Biomorphix” izstrādātas rekonstrukcijas, kurās atzīmēti visi analizētie punkti jeb kaulu morfoloģiskie elementi un to saīsinājumi. Rekonstrukcijas izstrādātas, izmantojot datorprogrammu „CorelDraw 10”: uz kaula plātnes fotoattēla izzīmētas kaula kontūras un atzīmēti to raksturojošie morfoloģiskie elementi (3.-6. att.).

## Bruņuzivju plātņu skaits, kas izmantots mērījumos

Taksons	Prm	La	Nu	Pn	AMD	PMD	ADL
<i>B. leptocheira curonica</i> Gross, 1942	12	10	12	10	6	4	-
<i>B. jeremejevi</i> Rohon, 1900	2	2	5	2	11	8	1
	MxL	AVL	PVL	CD1	CD2	CV1	ML2
<i>B. leptocheira curonica</i> Gross, 1942	9	7	5				
<i>B. jeremejevi</i> Rohon, 1900	2	5	2	1	1	5	3

Bruņuzivju plātņu mērīšana veikta izmantojot bīdmēru. Gadījumā, ja vidējais mērījumu rezultāts iegūts mazāk kā no 4 īpatņiem, tad tekstā ir norādīta n (paraugu skaits) vērtība iekavās. Kaula plātņu apzīmēšanai galvenokārt izmantoti saīsinājumi, kurus ieteicis R. Miles (Miles, 1968), ar nelielām izmaiņām.

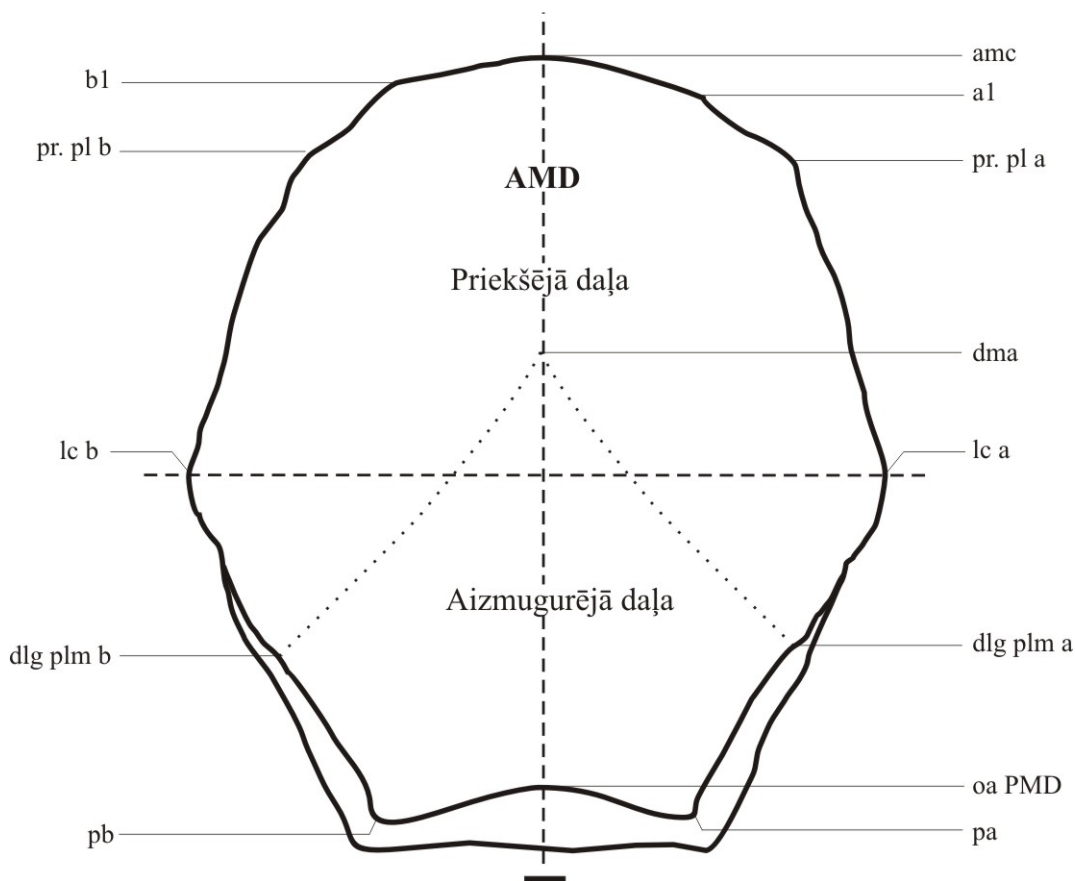


3. attēls. Bruņuzivis *B. leptocheira curonica* Gross galvaskausa modelis un izmantotie saīsinājumi Biomorphix analīzei (rekonstrukcija pēc LDM Ģ Nr. 98/12 un 98/2). Mēroga lineāla garums 10 mm.

Apzīmējumi:

- a – Prm plātnes rostrālās malas tālākais izvirzījums;
- Prm a, Prm b – Prm plātnes rostrālās malas labais un kreisais stūris;
- Orb a – Prm plātnes aizmugurējās malas ieliekums;
- Prm a1, Prm b1 – Prm plātnes aizmugurējās malas labais un kreisais stūris;
- Orb a1, Orb b1 – orbitālās atveres sānu izliekuma viduspunkts labajā un kreisajā malā;
- Orb b – orbitālās atveres aizmugurējās malas izliekuma viduspunkts;

Nu a, Nu b – Nu plātnes priekšējās malas labais un kreisais stūris;  
 Pmg a, Pmg a1 – labās un kreisās puses Pmg plātnes priekšējais stūris;  
 Pn a3, Pn b3 – labās un kreisās puses Pn plātnes priekšējais stūris;  
 a1, b1 – labās un kreisās puses Pmg plātnes sānu izvirzījums;  
 Pmg b, Pmg b1 – labās un kreisās puses Pmg plātnes aizmugurējais stūris;  
 Nu a1, Nu b1 – Nu, Pn un La plātnes kontakta vieta labajā un kreisajā pusē;  
 Pn a, Pn b – labās un kreisās puses Pn plātnes sānu ieliekuma viduspunkts;  
 Pn a1, Pn b1 – labās un kreisās puses Pn plātnes aizmugurējās malas tālākā sānu izvirzījuma viduspunkts;  
 Nu a2, Nu b2 – Nu plātnes aizmugurējās malas labais un kreisais stūris;  
 d. end a, d. end b – labā un kreisā endolimfātiskā kanāla atveres vieta;  
 Pak – pakauša gludās daļas virsotne;  
 b – Nu plātnes aizmugurējās malas viduspunkts.



4. attēls. Bruņuzivs AMD plātnes rekonstrukcija un Biomorphix analizē izmantotie apzīmējumi. Par piemēru izmantots botriolepīds *B. maxima* Gross (paraugs Nr. LDM Ģ 99/10 ).

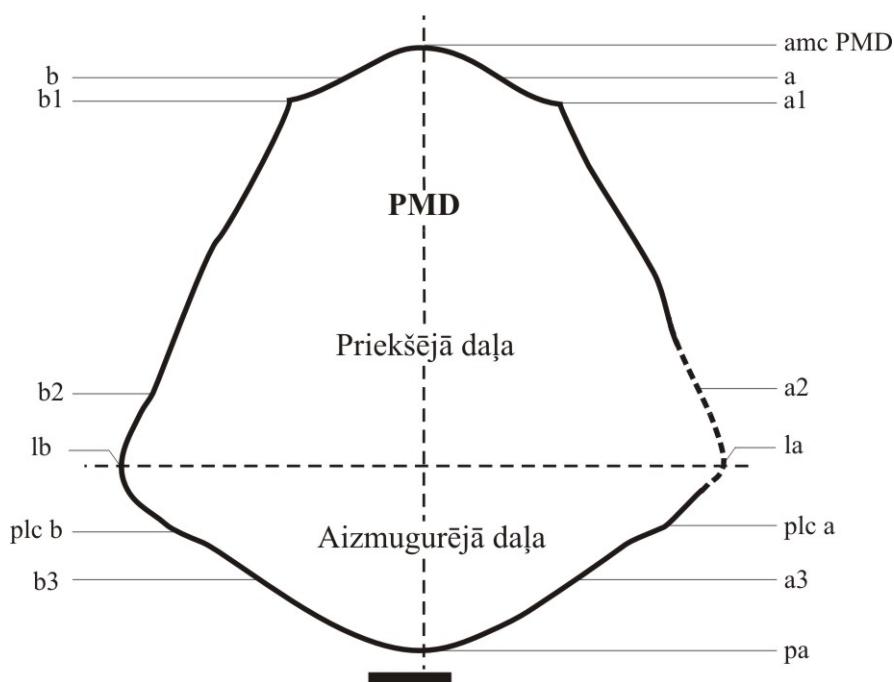
Mēroga lineāla garums 10 mm.

Apzīmējumi:

amc – AMD plātnes priekšējās malas vidējais stūris;  
 a1, b1 – labais un kreisais priekšējās malas sānu stūris;  
 pr. pl a, pr. pl b – labais un kreisais postlevatorā izvirzījuma stūris;  
 dma – tergālais stūris;  
 lc a, lc b – sānu stūris labajā un kreisajā malā;  
 dlg plm a, dlg plm b – jutīgā kanāla krustošanās vieta ar AMD plātnes aizmugurējo sānu malu labajā un kreisajā pusē;  
 oa PMD – aizmugurējās malas vidusdaļa;  
 pa, pb – aizmugurējās malas labais un kreisais sāna stūris.

AMD plātnes salīdzinoši lielā skaitā pārstāvētas *B. jeremejevi* materiālā, bet ievērojami mazākā skaitā *B. leptochaira curonica* kolekcijas materiālā LDM. Plātnes rekonstrukcijā nav

ņemta vērā aizmugurējās daļas pārklāšanās virsmu platums, jo šīs virsmas saglabājas ļoti retos gadījumos (skat. 4. att.).

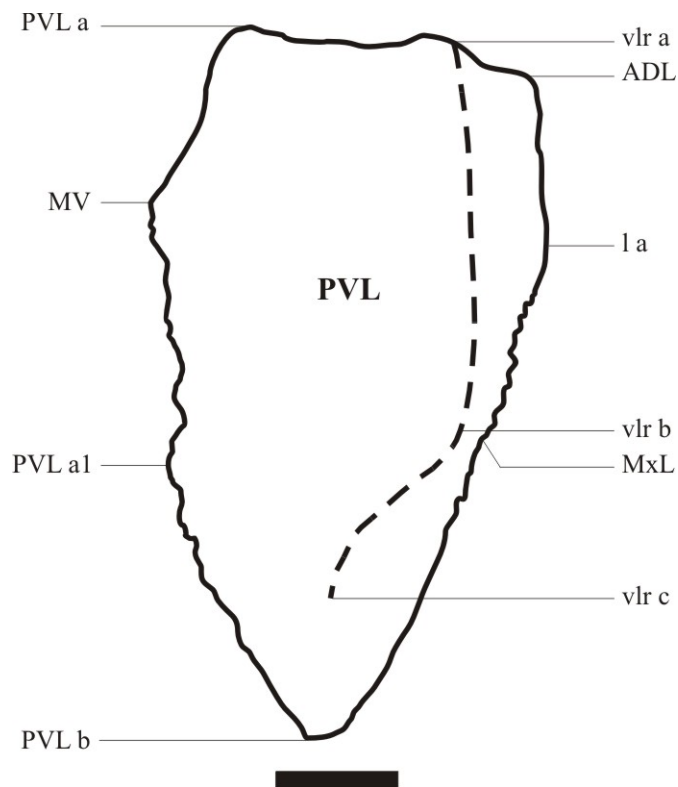


5. attēls. PMD plātnes rekonstrukcija un Biomorphix analizē izmantotie apzīmējumi. Par piemēru izmantota botriolepīda *B. jeremejevi* Rohon PMD plātne KZC ĢI Nr. 8229. Mēroga lineāla garums 10 mm.

Apzīmējumi:

- amc PMD – PMD plātnes priekšējās malas vidējais stūris;
- a – viduspunkts starp amc PMD punktu un a1 punktu labajā pusē;
- b – viduspunkts starp amc PMD punktu un b1 punktu kreisajā pusē;
- a1, b1 – priekšējās malas sānu stūris labajā un kreisajā pusē;
- a2, b2 – maksimālais sānu ieliekums plātnes priekšējās daļas sānu malā labajā un kreisajā pusē;
- la, lb – plātnes labais un kreisais sānu stūris;
- plc a, plc b – plātnes aizmugurējās malas maksimālais izliekums labajā un kreisajā pusē;
- a3, b3 – plātnes aizmugurējās malas viduspunkts labajā un kreisajā pusē;
- pa – plātnes aizmugurējais stūris.

Kolekcijas materiālā LDM pieejama tikai viena PMD plātne (*B. leptochaira curonica*), bet *B. jeremejevi* materiālā atpazītas 6 plātnes (skat. 5. att.).



6. attēls. Labās puses PVL plātnes rekonstrukcija un Biomorphix analizē izmantotie apzīmējumi. Par piemēru izmantots botriolepīds *B. jeremejevi* Rohon (ievākts un fotografēts lauka darbos Nr. 8149). Mēroga lineāla garums 10 mm.

Apzīmējumi:

- vlr a – vēdera sānu sienas krustošanās vieta ar plātnes priekšējo malu;
- ADL – priekšējās malas sānu sienas stūris;
- l a – vieta, kur sānu siena ir vistālāk izvirzīta;
- vlr b – vēdera sānu vaļņa lielākā izliekuma vieta;
- MxL – vieta, kur ir vismazākais attālums starp sānu sienu un vēdera sānu valni;
- vlr c – vēdera sānu vaļņa sākšanās vieta plātnes aizmugurējā daļā;
- PVL a – priekšējās malas stūris kreisajā pusē;
- MV – sānu malas stūris, kur ar PVL plātņi saskaras MV plātnes aizmugurējais stūris;
- PVL a1 – sānu malas tālākais izvirzījums;
- PVL b – plātnes aizmugurējais stūris.

Tikai divas labās puses PVL *B. jeremejevi* īpatņu plātnes analizētas, kur viena ievākta lauka darbos Ižmas upes krastā, bet otra skatīta KZC ĢI kolekcijas materiālā (skat. 6. att.). Abas šīs plātnes ir diezgan nepilnīgas un analīzei izmantojamas nosacīti. LDM kolekcijā skatītas un analizētas trīs *B. leptocheira curonica* labās puses PVL kaula plātnes. Arī šīs plātnes ir nopietni bojātas.

Bakalaura darba izstrādes gaitā izveidotas rekonstrukcijas arī citām plātnēm, kuras pārstāvētas *B. leptocheira curonica* materiālā LDM (1. pielikums, 1.-3. att.). Šīs rekonstrukcijas darbā nav izmantotas, kam par iemeslu bijis attiecīgo plātņu trūkums vai ļoti sliktā saglabātības pakāpe *B. jeremejevi* materiālā. Lai gan jācer, ka turpmāk tiks ievākts jauns materiāls, kas atbilstošs, lai varētu izmantot arī šīs rekonstrukcijas.

### 3.1. Datorprogramma „Biomorphix” un tās pielietojums

Bruņzivju kaulu analīze veikta izmantojot tradicionālās pētījumu metodes, piemēram, to mērīšana, morfoloģisko īpašību apraksts, kaulu garumu un platumu noteikšana un salīdzināšana savā starpā, un metodes, kas ir diezgan jaunas un pētījumos plaši netiek pielietotas. Šajā darbā kā viena no kaulu analīzes metodēm izmantota to grafiskā analīze ar datorprogrammu „Biomorphix” (Novikov *et al.*, 2003).

Datorprogramma „Biomorphix” paredz digitālu fotoattēlu apstrādi. Apstrāde tiek veikta izvietojot uz attēla punktus noteiktā koordinātu sistēmā, kas atbilst pazīmēm, kuras pēc iespējas pilnīgāk raksturo attiecīgo bioloģisko elementu, piemēram, bruņzivju kaula plātnes. Pārsvārā punkti tiek izvietoti pa attiecīgā bioloģiskā objekta perifēriju, iegūstot ģeometrisku modeli noteiktā koordinātu sistēmā. Datorprogramma sastāv no četrām daļām.

Galvenais datorprogrammas mērķis ir izveidot bioloģisku objektu ģeometriskus modeļus un noskaidrot dažādu organismu radniecības pakāpi pēc homologisku skeleta elementu salīdzināšanas savā starpā, kā arī, lai pētītu iekšsugas un starpsugu skeleta elementu mainību. Šī programma strādā īpaši efektīvi gadījumos, kad informācija ir par mazu statistisku kopu un kad bioloģiskie objekti ir nepilnīgi, kas visai bieži izpaužas paleontoloģiskajā materiālā (Novikov *et al.*, 2003).

Turpmākajā tekstā sniegts apraksts par programmatūras „Biomorphix” pielietojumu šajā pētnieciskajā darbā un par metodiskajiem norādījumiem un paskaidrojumiem tās pielietošanai turpmākajos pētnieciskajos darbos.

Kā jau iepriekš minēts, programmatūra sastāv no četrām daļām. Šīs četras daļas apvienotas zem kopēja nosaukuma – „Biomorphix”. Pirmās daļas nosaukums ir „Datu pārnese” (Data Transfer), otrās – „Digitālais 3D modelis” (Digital Model 3D), trešās – „Digitālais 2D modelis” (Digital Model 2D), ceturtais – „Vizuālais attēlojums un Analīze” (Preview and Analysis). Lai izveidotu 3D modeli patstāvīgi jāizstrādā kalibrācijas šablons, kas nostiprināts uz graduēta limba. Jābūt iespējai kalibrācijas šablonu grozīt uz visām pusēm noteiktās leņķa vērtībās. Pētnieciskā darba izstrādes laikā autors izmantojis trešo un ceturto datorprogrammas daļu.

Programma „Datu pārnese” paredzēta fotoattēlu failu pārvietošanai un pārdēvēšanai. Failu pārdēvēšana tiek veikta pēc noteikta piemēra, kas tiek ievadīts attiecīgajā laukā.

Trīsdimensionālu bioloģisku objektu modeļu izveidošanai paredzēta datorprogrammas „Biomorphix” sadaļa „Digitālais 3D modelis”. Pētnieciskā darba izstrādes gaitā šī programmatūra nav izmantota, jo pētītais paleontoloģiskais materiāls nav pilnībā atsegts no abām pusēm, kas ļautu to fotografēt no visām pusēm.

„Digitālais 2D modelis” programmatūra izmantojama divdimensionālu ģeometrisku modeļu izveidošanai un trīsdimensionālu modeļu (formāts \*.dat) pārvēršanai divdimensionālos, lai varētu veikt tālāko salīdzināšanu. Divdimensionāli modeļi darba gaitā izveidoti vairākām bruņuzivju plātnēm. Pirms modeļu izveidošanas atzīmēti kaula ģeometrisku formu raksturojošie punkti. Šiem punktiem doti nosaukumi, kas vienlaicīgi īsi un precīzi raksturo attiecīgo kaulu, kas var tikt izvietoti gan pa kaula perifēriju, gan uz kaula virsmas, piemēram, raksturojot jutīgo kanālu novietojumu. Kaula plātnes raksturojošie elementu nosaukumi izstrādāti konsultējoties ar darba vadītāju (skat. 3.-6. att.). Ņemot vērā datorprogrammas īpatnības un metodisko norādījumu trūkumu darbam ar šo programmu, autors ir izstrādājis vēlamu darba gaitu programmā „Digitālais 2D modelis”:

1. Jāapzīmē kaulu (bruņuzivju plātņu) morfoloģisko elementu nosaukumi, kas tiks izmantoti turpmākajās analizēs;
2. Pēc attēla adreses ievades laukā „Izejas attēls” (Source Images) sadaļā „Kalibrācija” (Calibration) jāveic kalibrācija;
3. Laukā „Atzīmju skaits” (Landmarks Quantity) jānorāda pazīmju skaits, kas tiks ievadīts bioloģiskā objekta raksturošanai un Laukā „Atzīmju apraksts” (Landmark Description) jāieraksta pazīmju nosaukumi;
4. Lai varētu izmantot pazīmi, ar peles kursoru jāaktivizē attiecīgais lauciņš un jāiet uz sadaļu „Atzīmju atlikšana” (Landmark positioning), kur atliek pazīmi attiecīgajā kaula vietā un norāda, vai šī pazīme ir tieši nosakāma, nav saglabājusies vai tādas pazīmes kaulam nav;
5. Kad atlikto pazīmju skaits atbilst sākotnēji norādīto pazīmju skaitam, aktivizējas logs „Saglabāt rezultātu” (Write the Result), kuru nospiežot visu atlikto punktu koordinātas tiek saglabātas īpašajā dokumentā (failā);
6. Atsevišķi jāsavienā arī izstrādātie pazīmju nosaukumi, lai izvairītos no to atkārtotas ievadīšanas, uzsākot jaunu darbu (pēc programmatūras izslēgšanas un ieslēgšanas), ar peles kursoru nospiežot uz lauka „Saglabāt aprakstu” (Save Description);
7. Jaunu darbu uzsākot, jāielādē attiecīgā bioloģiskā elementa apraksts „Atvērt aprakstu”(Load Description) un jauns attēls.

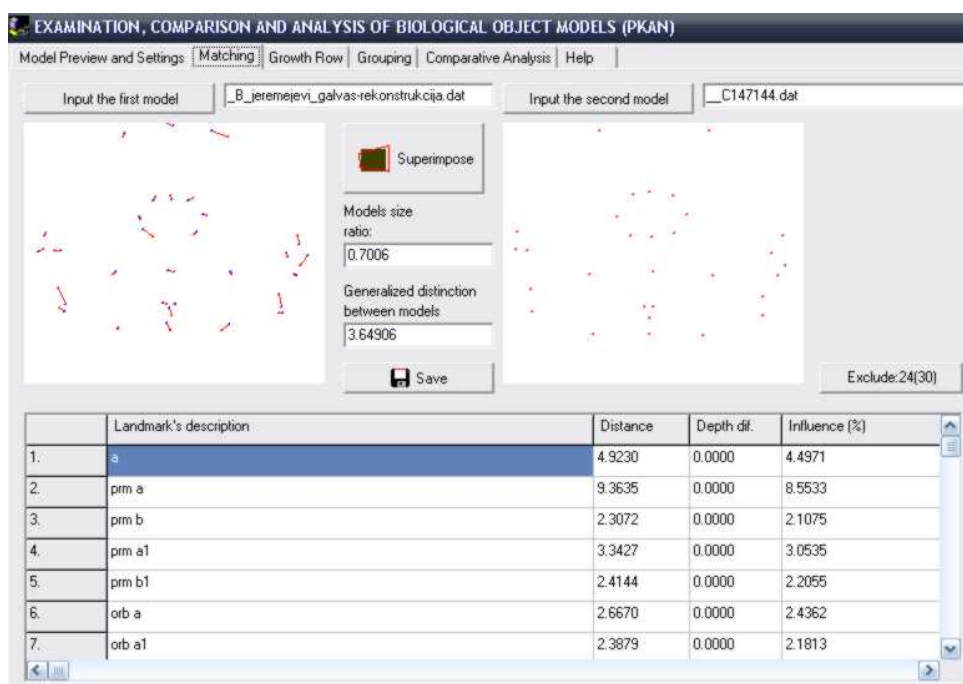
Programmatūras „Biomorphix” ceturtās sadaļas nosaukums ir „Vizuālais attēlojums un Analīze”. Šī sadaļa paredzēta izveidoto modeļu grafiskai apskatei, salīdzināšanai savā starpā ar mērķi noskaidrot katras pazīmes mainību un modeļu grupēšanai klasteros.

Ceturtā programmatūras daļa ietver šādas sadaļas:

I. Sadaļā „Modeļa apskate un Uzstādījumi” (Model Preview and Settings) tiek veikta modeļa vizuāla novērtēšana un dažādu parametru uzstādīšana. Laukā „Attēlošanas veids”

(Viewing Mode) iespējams uzstādīt dažādus grafiskus nosacījumus ģeometriskā modeļa attēlošanai, kas tālākās analīzes rezultātus neiespaido. Lauks „Uzstādījumi” (Settings) ietver divas daļas: „Metriskā sistēma” (Metrics) (ietver „Eiklīda sistēma” (Euclidean) un „Leņķu sistēma” (Angular) – pirmā iespēja par punktu vērtībām izmanto fizisko distanci, bet otra – leņķu vērtību starp stariem, kas iziet no pamatpunkta) un „Atlikšana no:” (Matching from:) (ietver „nosacītā smaguma centra” (conditional centroid), „pārkaulošanās centra” (ossification centre) un „Iespējas” (Options) – „Kreisās puses kaulu ass simetrija” (Axial symmetry for left bones)). Mainot „Atlikšana no:” parametrus „nosacītā smaguma centra” un „pārkaulošanās centra”, nemainās vienīgi „Modeļu izmēra attiecība” (Model size ratio) vērtība sadaļā „Līdzības noteikšana” (Matching).

II. Sadaļa „Līdzības noteikšana” paredzēta divu modeļu salīdzināšanai (7. att.). Tiek aprēķināts, salīdzinot elementus vienu ar otru, katra elementa (kaulu raksturojošo morfoloģisko punktu) atšķirību lielums. Vērtība „Modeļu izmēra attiecība” norāda modeļu izmēru relatīvo atšķirību, bet vērtība „Modeļu vispārīgā atšķirība” (Generalized distinction between models) – vispārinātu proporciju atšķirību starp modeļiem jeb vispārējās līdzības koeficientu (VLk).



7. att. Datorprogrammas „Biomorphix” ceturtās daļas otrā sadaļa „Maching” un tās pielietojums *B. jeremejevi* un *B. leptocheira curonica* galvaskausu salīdzināšanā.

Šajā pašā nodaļā atsevišķā logā tiek attēlotas arī atšķirību vērtības starp bioloģisko objektu raksturojošajiem punktiem (elementiem). Kolonna „Attālums” (Distance) norāda procentuālo attālumu starp elementiem kā proporciju starp attālumu uz ekrāna plaknes un attālumu starp koordinātēm. Kolonnā „Dziļums” (Depth dif.) vērtības izsaka procentos, kā proporciju starp plaknes koordinātēm un koordinātēm dziļumā (attiecas uz 3D). Pēdējā kolonna „Ietekme (%)”

(Influence (%)) norāda, cik nozīmīgi katrs elementu pāris ietekmē „Modeļu izmēra attiecība” un „Modeļu vispārīgā atšķirība” vērtības. Nospiežot aktīvo lauciņu „Izslēgt: nn(n)” (Exclude: nn(n)) tiek izslēgta pazīme ar vislielāko ietekmi uz iepriekšminētajām vērtībām (nn – elementa numurs, n – elementu skaits). Pētnieciskajā darbā sadaļa „Līdzības noteikšana” izmantota, lai aprēķinātu vidējo „Modeļu izmēra attiecība” un „Modeļu vispārīgā atšķirība” vērtību pēc salīdzināšanas katru modeli ar otru, piemēram, visu *B. leptocheira curonica* galvaskausu salīdzināšana ar *B. jeremejevi* galvaskausiem.

## 5. SOSNOGORSKAS SVĪTAS ĢEOLOĢISKAIS GRIEZUMS STRATOTIPĀ

Timana reģiona galvenās struktūras Timana skrausta pirmie nopietnie pētījumi aizsākušies ar Kabilē dzimušā grāfa A. Keizerlinga pētījumiem R. Mērčisona un E. du Vernejū rīkotajā ekspedīcijā pa Krieviju 1843. gadā (Stradiņš, 2009). A. Keizerlings ieviesis jēdzienu Timana skrausts ne tikai kā orogrāfisku vienību, bet arī kā ģeoloģisku struktūru, kuras uzbūvē nozīmīgu lomu spēlēja devona nogulumi (Циганко, 2009). Šie pētījumi gandrīz pusgadsimtu bija galvenās liecības par Timana skraustu. Kopumā Timana reģiona veidošanās apstākļi laika gaitā skatīti no dažādiem skatu punktiem. Vairākums pētnieku savos pētījumos atzinuši, ka Timans veidojies proterozoja beigās – paleozoja sākumā, Krievijas un Pečoras plātes saskares joslā (Шилов и др., 2003). Savukārt vienos no pirmajiem pētījumiem tiek raksturots reģionam raksturīgais negatīvs magnētiskais un gravitācijas lauks. To saista ar mioģeosinklināles pastāvēšanu Timana skrausta rajonā rifejā (mezoproterozojs) (Кузнецов и др., 2005). 20. gadsimta astoņdesmitajos gados Timana reģiona izcelsmi sāk skatīt no plātņu tektonikas viedokļa, lai gan iepriekš tika izvirzītas vairākas un dažādas teorijas par Timana – Pečoras apgabalu veidošanās vecumiem, cēloņiem un procesiem no ģeosinklinālās teorijas viedokļa (Кузнецов и др., 2005). Pēc Uhtas – Ižmas vaļņa seismiskās un ar ģeoloģisko urbumu palīdzību veiktās izpētes ir noskaidrots, ka Timans ir Uhtas krokas daļa, kas veido 45\*150 km lielu brahiantiklināli ar amplitūdu 200 – 250 m, kuras uzbūvē nozīmīgi augšējā devona nogulumi. Uhtas krokai ir diezgan sarežģīta uzbūve, kuru veido vairāki lūzumi un dažādā augstumā pacelti bloki, kuri arī nav veidojušies vienas oroģenēzes notikumu rezultātā. Līdz ar to Uhtas struktūrā izsekojamas arī vairākas citas struktūras, piemēram, Čer-Vičegodskas, Veža-Vožas, Lekkemas, Liajolas, Sidjas, Jaregas, Nižņe-Čutas un citas. Daudzie lūzumi un piepaceltie bloki sarežģī arī augstāk iegulošās nogulumiežu segas uzbūvi. Līdz devona sākumam lielākā daļa Timana reģiona bija piepacelta, bet vidusdevonā notika vairāku apgabalu grimšana, kuru vidusdevona beigās – vēlā devona sākumā pavadīja bazaltu vulkānisms (Милановский, 1987). Sedimentācijas procesi reģionā norisinājušies līdz paleozoja beigām, bet laika gaitā Timana reģions paceļoties pilnībā atdalīja Mezeņas un Pečoras ielieces. Timana reģiona veidošanās noslēdzās triasa beigās, kad gareniski dienvidrietumu Timana pacēluma malām notika uzmatu – uzbīdījumu pārvietošanās dienvidrietumu virzienā jeb Mezeņas ielieces virzienā (Милановский, 1987).

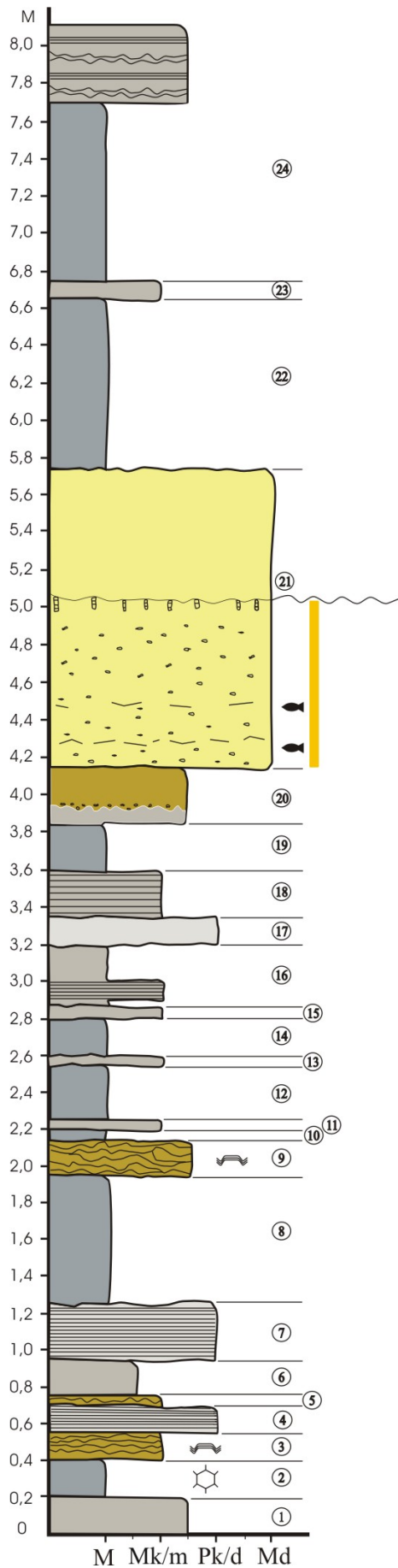
Dienvidu Timanā augšējā devona Franas un Famenas stāva robežas jautājums ir diskutabls. Uhtas apkārtnē virknē atsegumu ir pieejami trīs svītu nogulumu, no kurām Uhtas svīta tiek viennozīmīgi datēta kā Franas laikmeta beigu veidojums, Ižmas svīta diezgan

pārliecinoši datēta kā Famenas laikmetam atbilstoša, bet starp tām iegulošās Sosnogorskas svītas vecums tiek vērtēts dažādi. Ižmas upes krastā lejpus Sosnogorskas atrodas atsegums Nr. 19, kurā pieejami Uhtas svītas augšdaļas nogulumu: šeit atsedzas ģipši un anhidrīti ar māla un dolomīta starpkārtām (Тельнова, 2008). Šī Uhtas svītas slāņkopas daļa atbilst Franā laika meta beigu jūras regresijas noslēdzošajai fāzei (Безносов, 2009). Kopumā Franā laika meta beigu posmā Uhtas svītas nogulumiežu slāņmijas raksturs norāda uz jūras, jūras piekrastes un daļēji lagūnas apstākļiem, bet dominēja jūras piekrastes apstākļi, par ko liecina faunas un litoloģiskā sastāva pētījumi. Var secināt, ka Franā beigās notikusi jūras baseina platības samazināšanās (Петров, 1956). Uhtas svīta pēc stratigrāfiskā novietojuma un ģipša klātbūtnes atbilst Amulas svītai, kaut arī abu svītu litoloģiskais sastāvs ir atšķirīgs.

Virs Uhtas svītas iegūļ Sosnogorskas svīta. Tā ir salīdzinoši jauna stratigrāfiskā vienība (Безносов, 2009). Sākotnēji šī slāņkopa ir bijusi iekļauta Ižmas svītā, bet balstoties uz svītas nogulumu veidošanās apstākļu nozīmīgām atšķirībām no augstāk iegulošās atlikušās Ižmas svītas slāņkopas (Безносов, 2009), izdalīta kā patstāvīga Sosnogorskas svīta. Tās stratigrāfiskais novietojums nav viennozīmīgs un, balstoties uz miosporu kompleksiem, tā būtu jāizdala kā biostratigrāfiskā vienība, kas atbilst Franā stāva augšdaļai (Тельнова, 2008), savukārt P. Beznosovs to uzskata par Famenas stāva pamatnei atbilstošu (Безносов, 2009). Bagātīga mikroflora konstatēta Sosnogorskas svītas stratotipā ģeoloģiskā griezumā apakšējā daļā (8. att.), kur mijas māli ar mālainiem kaļķakmeņiem. Miosporu kompleksā 60% no konstatētajām sugām atbilst Franā laika meta vecumam (Тельнова, 2008), bet augstāk iegulošajos Ižmas svītas nogulumiežos praktiski nav sastopamas Franā miosporas. Miosporu kompleksiem piemīt īpašība vienam pārklāties ar citu kompleksu dažādās stratigrāfiskajās vienībās, piemēram, Sosnogorskas svītas stratotipā Ižmas svītas miosporu kompleksā, kas atbilst Famenas laika meta vecumam konstatētas arī sugas, kas ir tipiskas karbona vecuma nogulumiem. Vēl Famenas laikmetā izplatītas ir aptuveni 40% Franā laika meta vecuma miosporu sugas.

Sosnogorskas svītas stratotips atsedzas atsegumā Nr. 20 Ižmas upes labajā krastā iepretim Sosnogorskas pilsētai, kura atrodas aptuveni 15 km uz AZA no Uhtas, savukārt Uhtas pilsēta atrodas aptuveni 300 km uz ZA no Komi republikas galvaspilsētas Siktivkaras (skat. 2. att.).

Atsegums Nr. 20 kalpo arī par Ižmas svītas stratotipu. Tas tika pētīts 2009. gada vasaras ekspedīcijas laikā. Ekspedīcijas galvenais mērķis bija Timanas – Ziemeļurālu segmenta devona biosfēras evolūcijas rakstura izzināšana, ievācot paleontoloģisko materiālu (Lukševičs u.c., 2010). Sosnogorskas svītai ir lēcveida forma un tās izplatība austrumu daļā noslēdzas ar vēlās Franā rifa zonas veidojumiem (Безносов, 2009).



#### APZĪMĒJUMI

M - māls

Mk/m - mālais kaļķakmens/merģelis zilganpelēcīgā krāsā


Mk/m - krāsas maiņa uz dzeltenīgi brūnganu

Pk/d - plātņains kaļķakmens/plātņains dolomīts


Md - masīvs dolomīts un kaļķakmens

 - mugurkaulnieku fosilās atliekas

 - kavernas

 - urbēju organismu atstātās darbības pēdas


 - sīkplātņaina tekstūra


 - viļņots slāņojums

③ - slāņu numuri

 - sedimentācijas pārtraukums

 - žūšanas plaisas

 - baktēriju segu veidojumi

 - ģeoloģiskā griezumā daļa, kuru veido kaļķakmens

8. attēls. Sosnogorskas svītas ģeoloģiskais griezumā stratotipā. Pats augšējais nenumurētais slānis atbilst Ižmas svītai.

- Slāņu apraksts:
1. slānis  
Mikrītisks gaiši pelēks kaļķakmens bez organismu atliekām. Raksturīgs vāji līdz vidēji izteikts viļņots slāņojums. Sīkplātņaina tekstūra. Slānī novērojami mālaina kaļķakmens saveltņi. Biezums 0,2 m.
  2. slānis  
Mālais aleirolīts tumši zilganpelēkā krāsā. Sīkplātņaina tekstūra. Slānī konstatētas žūšanas plaisas. Biezums 0,2 m.
  3. slānis  
Mālais kaļķakmens, plātņains, ar viļņotu tekstūru. Slāņa virsma augšdaļā un apakšdaļā ir nelīdzena. Novērotas bioturbācijas pazīmes. Biezums 0,15 m.
  4. slānis  
Kaļķakmens sīkplātņains zilgani pelēcīgā krāsā. Raksturīgas diezgan izturētas slānīšu plātnes. Biezums 0,15 m.
  5. slānis  
Kaļķakmens gaiši brūngani pelēcīgā krāsā. Slāņa virspusē novērojama dzeltenbrūna uzsūbējuma kārtiņa. Kaļķakmens mehāniski nenoturīgs. Biezums 0,05 m.
  6. slānis  
Mālaini aleirītiski nogulumi tumši zilganpelēcīgā krāsā ar viendabīgu tekstūru. Biezums 0,20 m.
  7. slānis  
Kaļķakmens ar māla piejaukumu, sīkplātņains. Slānī konstatētas ihnofosilijas, kurām piemīt iegareni ovālvēda forma plānā. Uz slāņa virsmas novēroti viļņu ripsnojumi līdzīgi veidojumi. Biezums 0,30 m.
  8. slānis  
Mālaini aleirītiski nogulumi. Slāņa apakšējā daļā 0,2 m lielā intervālā novērojami nogulumi pelēcīgi zilganā krāsā, bet slāņa vidusdaļā 0,3 m biežumā nogulumu krāsa mainās uz tumši violetu, kā arī šajā daļā novērojams palielināts mālainums. Augšējā 0,2 m lielā intervālā nogulumu krāsa atkal mainās uz tumši pelēkzilu. Biezums 0,70 m.
  9. slānis  
Dolomīts gaiši brūngani dzeltenīgā krāsā. Raksturīgs viļņots slāņojums un liesmu tekstūrām līdzīgi veidojumi. Viļņus veido ļoti plānas tumšas josliņas, kas iespējams izveidojušās baktēriju darbības rezultātā. Biezums 0,20 m.
  10. slānis  
Mālais aleirolīts tumši pelēcīgi zilganā krāsā ar masīvu tekstūru. Biezums 0,05 m.
  11. slānis  
Mālais dolomīts pelēkzilganā krāsā, viendabīgs. Biezums 0,05 m.
  12. slānis  
Mālais aleirolīts tumši pelēkzilā krāsā. Viendabīga masīva tekstūra. Biezums 0,3 m.
  13. slānis  
Mālais dolomīts pelēcīgi zilganā krāsā. Biezums 0,05 m.
  14. slānis  
Mālais aleirolīts pelēcīgi zilganā krāsā. Biezums 0,2 m.
  15. slānis  
Mālais dolomīts pelēkzilā krāsā. Viendabīga masīva tekstūra. Biezums 0,05 m.
  16. slānis  
Mālais aleirolīts pelēkzilā krāsā. Slāņa intervālā no 0,05 – 0,15 m (no apakšas) konstatēts ļoti sīkplātņains kaļķakmens ar ļoti lielu māla piejaukumu. Slāņa krāsa viscaur ir vienāda. Biezums 0,35 m.
  17. slānis  
Dolomīts ar aleirīta piejaukumu. Sīkplātņaina tekstūra. Biezums 0,15 m.
  18. slānis  
Mergēlis sīkplātņains. Biezums 0,25 m.
  19. slānis  
Mālais aleirolīts pelēkzilā krāsā. Viendabīga masīva tekstūra. Biezums 0,25 m.
  20. slānis  
Aleirītisks dolomīts. Slāņa vidusdaļā tas ir kavernozs. Vietām kavernas aizpilda kalcīta drūzas. Vidusdaļā slāņa krāsa mainās no gaiši pelēcīgi zilās uz dzeltenīgu. Dolomīts visumā ir mehāniski nenoturīgs. Biezums 0,30 m.
  21. slānis  
Masīvs dolomīts un kaļķakmens. Visā apskatītajā slāņkopā dolomītam un kaļķakmenim piemīt vislielākā mehāniskā noturība. Slāņa apakšējā daļā 0,2 m lielā intervālā kaļķakmens ir dzeltenīgā krāsā, augstāk tā mainās uz gaiši pelēcīgi dzeltenīgu. Kaļķakmens ir kavernozs 0,7 m lielā intervālā (skaitot no slāņa pamatnes). Kavernas bieži aizpildītas ar kalcītu, bet var arī būt neaizpildītas. Sākot no slāņa apakšas 0,2 m augstumā atrodas ar zivju kauliem bagāts starpslānis. Pārsvarā ir nesavienoti *Bothriolepis* kauli. 0,9 m augstumā no slāņa apakšas dolomītā skaidri novērojamas bioturbācijas pazīmes. Uz noslāņojuma virsmas skaidri redzamas vertikālas aliņas. Aliņām raksturīgs praktiski vienāds attālums vienai no otras un ir vidēji 3 cm. Aliņu diametrs 0,5 – 1 cm. Aliņas

novērotas tikai uz vienas noslāņojuma virsmas visā slāņkopā. Slāni noslēdz 0,3 m biezs mehāniski diezgan nenoturīgs dolomīts, kura krāsa ir tumšāka. Slānim viscaur piemīt viendabīga masīva tekstūra ar atsevišķām noslāņojuma virsmām. Sākotnējais slāņojums iespējams varētu būt izjaukts bioturbācijas rezultātā. Slānis ir vismaz 1,6 m biezs.

22. slānis

Māls zilgani pelēcīgs, viendabīgs. Biezums 0,90 m.

23. slānis

Mālainis dolomīts pelēcīgi zilganā krāsā ar viendabīgu tekstūru. Biezums 0,10 m.

24. slānis

Mālainis aleirolīts, sīkplātņains. Par sīkplātņaino tekstūra liecina Fe<sup>3+</sup> oksīdu un hidroksīdu izgulsnēšanās kārtiņas, kas atspoguļo mazos slānītus. Krāsa – zilgani pelēcīga. Biezums 0,95 m. Ar šo slāni noslēdzas Sosnogorskas svītas slāņkopa.

Sosnogorskas svītas stratotipa ģeoloģiskā griezumā slāņkopas apakšdaļu veido pelēcīgu mālu un mazāka biezuma gaiši pelēcīgu mālainu kaļķakmeņu un dolomītu slāņmija (skat. 8. att.). Šajā slāņkopas daļā arī noteikts miosporu komplekss, kurš norāda un Franas laikmeta beigu posmu (Тельнова, 2008). Konstatētās žūšanas plaisas norāda uz to, ka iespējams pastāvējuši subaerāli apstākļi. Izsekojami atsevišķi slāņi (3., 5. un 9.) kuru uzbūve ievērojami atšķiras no zemāk un augstāk iegulošajiem, slāņiem raksturīga viļņota tekstūra un vietām plātņainība. Pie tam katra nelīdzenā josliņa iezīmējas tumši brūngani pelēcīgā krāsā uz apkārtējo brūngani un pelēcīgi dzeltenīgo nogulumiežu fona. Domājams, ka slāņi ir baktēriju segu veidojumi (Beznošovs, pers.ziņ.). Analizējot plānslīpējumus, baktēriju struktūras gan netika konstatētas.

Ģeoloģiskā griezumā mālaino daļu pārklāj kaļķakmens un dolomīta slānis, iežiem ir masīva tekstūra. Tā pamatnē iegul kaļķakmens slānis, kurš plašāk pazīstams ar nosaukumu „zivju dolomīts”, savukārt virs tā iegul dzeltenīgas nokrāsas dolomīts, kuram raksturīga fenestru tekstūra (Безносов, 2009). Šajā slānī konstatētas arī noslāņošanās virsmas, kas izpaužas kā cietākas virsmas, pa kurām notiek atsevišķu plātņu atdalīšanās. Vietām uz šīm plātnēm konstatēti zivju kauli. „Zivju dolomīts” paleontologu uzmanību pievērsis jau F. Černišova rīkotās ekspedīcijas laikā. Šajā slānī zivju fosilās atliekas atrodas divos slāņos, bet kauli reti pārsedz viens otru. Slānī pārstāvētas vēlā devona mugurkaulnieku atliekas. Līdz šim konstatētas bruņuzivs *Bothriolepis jeremejevi* Rohon, daivspurzivju *Holoptychius* cf. *nobilissimus* Agassiz, Dipnoi indet., Osteolepiformes gen. indet. un iespējams jaunas tetrapoda sugas fosilās atliekas. Virs dolomītiem uzgul mālaina slāņkopa, kurā ir vairākas maza biezuma nevienmērīgi izplatīta kaļķakmens starpkārtiņas. Šajā griezumā daļā konstatētas Volgogradas horizonta vecuma (Famenas pamatnes) ostrakodu atliekas: *Buregia demidenkoe* Mosk., *Belorussina tchigovae* Dem., *Semilukiella kamenkaensis* Mart., *Sulcoindivisia clarae* Mosk., *S. valentinae* Mosk., *Glyptolichvinella faceta* Mosk., *Cavelina volgaensis* Netch. un citas (Безносов, 2009). Savukārt augšējo slāņkopu (Ižmas svīta) veido nevienmērīgi mālaini kaļķakmeņi ar viendabīgu, plātņainu un bioklastisku kaļķakmens

starpplānīšiem. Šie nogulumieži raksturo šelfa zonu, kurā ūdens līmenis bijis salīdzinoši zems; par to liecina bezmugurkaulnieku bagātīgā fauna. Sastopami arī konodonti, kuri vecuma ziņā salīdzināmi ar Zadonskas laikposma konodontiem. Sosnogorskas svītas nogulumieži uzkrājušies saldūdens baseinā, ko skaidro ar jūras faunas neesamību šajos iežos (Безносков, 2009).

P. Beznosovs norāda, ka Sosnogorskas svītas vecums noteikts balstoties uz ostrakodiem (Москаленко, 1999: citēts Безносков, 2009) un miosporām (Наливкин, 1923: citēts Безносков, 2009), lai gan P. Beznosovs atzīmē arī, ka svītas palinokompleksu veido tādas sugas, kā *Geminospora vasjamica* (Tchib.) Obukh. et Nehr., *G. notata* (Naumova) Obukh. var. *microspinosus* Tchib., *Archaeozonotriletes famenensis* Naumova var. *minutus*, *Cristatisporites imperpetuus* (Tchib.) Obukh., *Diaphanospor macrovarius* (Nazarenko) Nehr. et Avkh. un citas (Безносков, 2009), kuras pēc O. Teļnovas viedokļa norāda uz šī palinokompleksa tiešu atbilstību Franas laikmeta beigu posmam (Тельнова, 2008). Par Sosnogorskas un Ižmas svītas stratigrāfiskiem analogiem uzskata Zadonskas svītu Centrālajā devona laukā un Elejas svītu Galvenajā devona laukā. Elejas svītas vecuma sporu komplekss nav pietiekami detāli raksturots publicētajos darbos, bet tas varētu būtu nozīmīgi svītas stratigrāfiskā novietojumu precizēšanai (Меннер, Шувалова, 2005).

Masīvā kaļķakmens – dolomīta slāņu veidošanās saistīta ar lagūnas vai piekrastes apstākļiem. Ūdens līmenis bijis diezgan zems, par ko liecina mugurkaulnieku atlieku šķirotība un ieguluma forma. Kaulu zemā noapaļotība un to garenasu haotiski virzieni norāda uz straujumu nelielu nozīmi, bet nozīmīga loma tafocenozes veidošanā bija viļņošanās procesiem (Lukševičs u. c., 2010). Iespējams, pastāvējis norobežots sekls ūdensbaseins, kur aļģu masveida savairošanās apstākļos pastāvējuši mazskābekļa apstākļi un zivis apslāpušas, ar ko varētu būt izskaidrojama mugurkaulnieku atlieku sakopojuma veidošanās. Savukārt ūdens pazemināšanās epizodēs viļņu darbības rezultātā zivju skeleti sadalīti atsevišķās daļās. Lielāko daļu bruņuzivs fosilo atlieku sastāda AMD un PMD plātnes. AVL un PVL plātnēm sānu sienas slikti saglabājušās, kas norāda uz nopietnu eroziju tafocenozes veidošanās laikā. P. Beznosovs (pers. ziņ.) paudis viedokli, ka kaļķakmens – dolomīta slāņkopa nozīmīgi ietekmēta bioturbācijas procesos, par ko varētu liecināt arī plānslīpējuma redzamās iespējamās ihnofosilijas.

## 6. BRUŅUZIVS *BOTHRIOLEPIS JEREMEJEVI* ROHON

### MORFOLOĢISKAIS RAKSTUROJUMS

#### 6.1. Sinonīmika

*Bothriolepis jeremejevi* Rohon, 1899

*B. jeremejevi* Rohon, 1932 [nomen dubium] (Gross, 1932: citēts Лукшевич, *in prep.*)

*B. jeremejevi* Rohon (Лукшевич, *in prep.*)

#### 6.2. Diagnoze

Vidēja lieluma botriolepīds, kura rumpja bruņu garums sasniedz 153 mm. Galvas vairoga platums/garums  $\times 100$  (P/G indekss) ir aptuveni 124 ( $n = 2$ ). Galvas vairoga priekšējā mala ir viegli izliekta. Attiecībā pret galvaskausa izmēriem fe.orb ir salīdzinoši maza un tās P/G indekss ir 188. Prm plātnes P/G indekss vidēji ir 117. Nu plātne ir salīdzinoši gara un šaura, kuras garums/platums  $\times 100$  (G/P indekss) ir vidēji 81. Orbitālās atveres malas Nu plātnei ļoti šauras. Pp plātnei izstiepta forma un tā ir dziļi ievirzīta Nu plātnē. Galvenā jutīgā kanāla (csl) labās un kreisās puses kanāli nav savienoti savā starpā, savukārt socc ir nepārtraukts un tas beidzas Pn plātnes vidusdaļā. AMD plātnei ļoti šaura priekšējā mala, kuras garums nepārsniedz aizmugurējās malas garumu. PMD plātne salīdzinoši šaura. Tās priekšējā mala stipri izliekta. Vidējais muguras valnis (dmr) vāji izteikts vienīgi PMD plātnes aizmugurējā daļā, bet citur nav novērojams. PVL plātne plata, G/P indekss ir vidēji 209. PVL plātnes aizmugurējā daļā vlr izliekta un tā izzūd plātnes aizmugurējās daļas vidusdaļā. Krūšu spuras proksimālā daļa salīdzinoši gara un slaida, tās garums 6 reizes pārsniedz platumu. Krūšu spuras CV1 plātnes garuma/platuma attiecība ir 3,96. Kaula plātņu ornamentējumu veido pauguriņi, kas izvietoti lielākoties tīklveidā. Pauguriņu grēdiņas var būt izvietojušās paralēli (AMD plātnei) vai perpendikulāri (La, Pn, Nu plātnei) plātnes malām.

#### 6.3. Izplatība

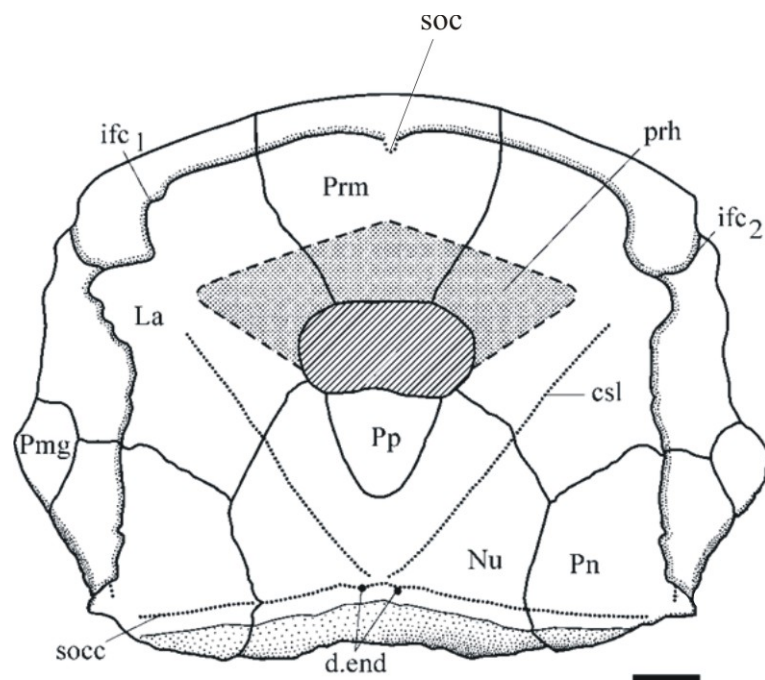
Botriolepīda *B. jeremejevi* fosilās atliekas līdz šim ievāktas tikai Famenas stāva apakšdaļas Sosnogorskas svītas stratotipā. Atsegums Nr. 20 atrodas Ižmas upes labajā krastā iepretim Sosnogorskas pilsētai, kura atrodas aptuveni 15 km uz AZA no Uhtas (skat. 2. att.). Tas ir Timanas skrausta dienvidu reģions Komi republikā Krievijā Eiropas ziemeļaustrumu daļā.

#### 6.4. Apraksts

Galvas vairogs ir plats ar salīdzinoši mazu orbitālo atveri (9., 10. att.). Galvas vairoga P/G indekss ir vidēji 124 ( $n = 2$ ). Tas ir tikai nedaudz garāks nekā *B. leptocheira curonica* galvaskauss (vidēji P/G = 132). Īsāks un platāks galvaskauss ir *B. leptocheira leptocheira*, kur P/G indekss ir 142 (Miles, 1968), lai gan jāņem vērā, ka galvas vairogs var būt saspīests un palicis platāks nogulumiežu litifikācijas rezultātā (Lukševičs, 2001). Priekšējā vairoga mala *B. jeremejevi* ir nedaudz vairāk izliekta, nekā *B. leptocheira curonica*. Šī mala ir arī nedaudz garāka par aizmugurējo malu. Skaidru pazīmju, kas liecinātu par to, vai galvas vairogs ir izliekts vai nav izliekts, vai pat velvēts, nav. Galvas vairoga, kas atklāts 2009. gada vasaras izrakumu laikā (Nr. 8178), Nu plātnei ir velvēta forma, bet šī forma varētu būt veidojusies nogulumiežu litifikācijas un noblīvēšanās procesos. Galvaskausa Nr. A2 Nu plātnei konstatētas tikai neliela izliekuma pazīmes. Orbitālās atveres P/G indekss ir 188 ( $n = 1$ ), bet *B. leptocheira curonica* P/G indekss ir no 175 (vidēja izmēra īpatņiem) līdz 150 (lielākajiem īpatņiem) (Lukševičs, 2001). Salīdzinājumā ar galvaskausa izmēriem, fe.orb ir ļoti maza. Tai ir diezgan precīza ovāla forma, vienīgi nelielu ieliekumu veido Pp plātne. Nu plātnes orbitālās atveres malas ir šauras un paraugā Nr. 8245 nav vienādas formas. Pēc „Biomorphix” aprēķiniem, attiecība starp *B. jeremejevi* un *B. leptocheira curonica* galvas vairogiem variē intervālā no 0.65 – 1.05, vidēji 0.8, kas norāda, ka kopumā *B. jeremejevi* galvaskauss ir nedaudz lielāks. Vispārīgās līdzības koeficients (VLk) mainās no 5.19 – 2.76, vidēji 3.88. Jāņem vērā, ka salīdzināšanai izmantota *B. jeremejevi* galvaskausa rekonstrukcija, kas ir tikai viena. Ja VLk vērtība ir 0.00, tad atšķirības starp salīdzinātajiem modeļiem nav, bet, ja koeficients sasniedz 10.00, tad pastāv ļoti lielas atšķirības starp salīdzināmajiem modeļiem.



9. attēls. Bruņuzivs *Bothriolepis jeremejevi* Rohon galvas vairogi. Kreisajā pusē Nr. 8178, labajā pusē Nr. 8245. Mēroga lineāla garums 10 mm.



10. attēls. *Bothriolepis jeremejevi* Rohon galvas vairoga rekonstrukcija. Rekonstrukcijā izmantoti paraugi Nr. 71/I-87 (galvas vairogs) un Nr. 155-15 (kreisā La plātne). Rekonstrukciju veicis E. Lukševičs. Mēroga lineāla garums 10 mm.

Prm plātnes priekšējā mala ir aptuveni 2,5 reizes garāka nekā aizmugurējā mala. *B. jeremejevi* un *B. leptocheira curonica* pārstāvjiem ir ļoti līdzīgi aizmugurējo malu garumi attiecībā pret fe.orb garumu. Soc novietojums līdzīgs kā *B. leptocheira curonica* un Prm plātnē atrodas aptuveni 1/5 attālumā no priekšējās malas, salīdzinājumā ar visu plātnes garumu. P/G indekss ir 117 (n = 2).

La plātnei pārstāv tikai viens eksemplārs, tāpēc tās apraksts daļēji balstīts arī uz galvaskausa rekonstrukciju (skat. 9., 10. att.). Var spriest, kas La ir salīdzinoši plata, kuras G/P indekss ir aptuveni 136. *B. leptocheira curonica* G/P indekss vidēji ir 124 (Lukševičs, 2001). La plātnē skaidri izsekojams csl, kas izbeidzas nedaudz virs iedomātas viduslīnijas, kas fe.orb sadala divās daļās, savukārt *B. leptocheira leptocheira* csl izbeidzas nedaudz zem šīs līnijas. Tomēr jāņem vērā, ka jutīgo kanālu novietojums botriolepīdiem var būt ļoti dažāds (Lukševičs, pers.ziņ.). Plātnei raksturīga arī ļoti gara rostrālā mala, ko ir atzīmējis arī R. Miles, kā vienu no La plātnes īpašībām (Miles, 1968: Text-fig. 36.).

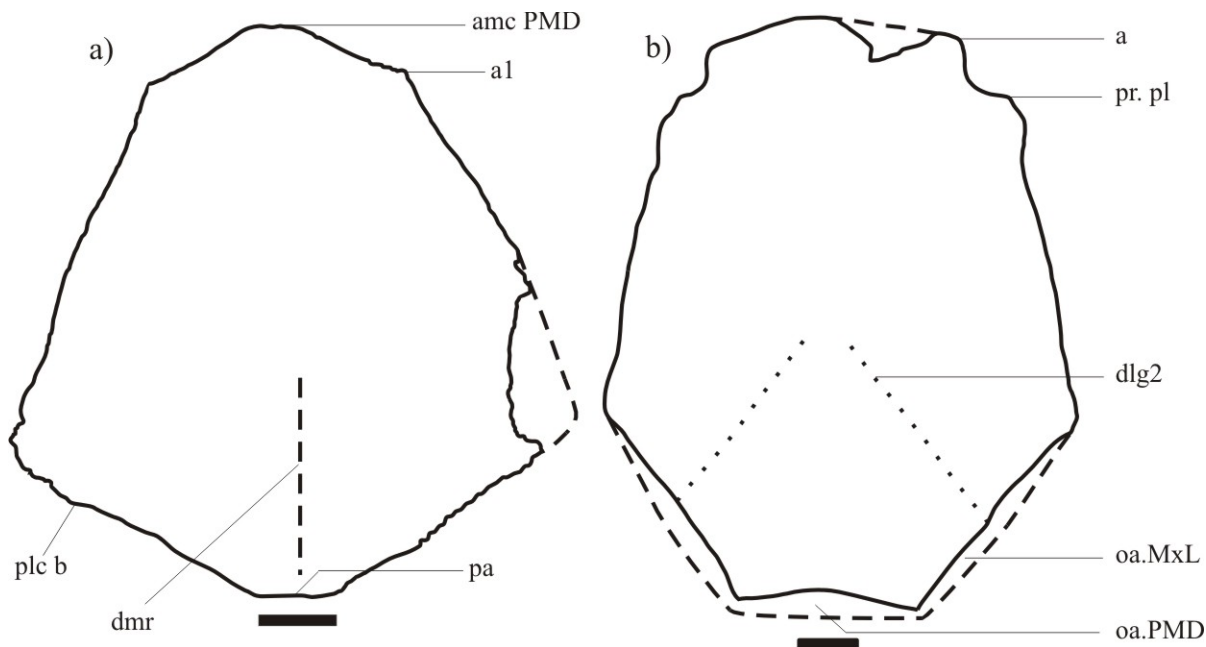
Nu plātnes G/P indekss vidēji ir 85. Bruņuzivīm *B. leptocheira leptocheira* un *B. leptocheira curonica* G/P indekss ir attiecīgi 83 un 84. Plātnes lielākais platums ir starp sānu stūriem. Pp plātne ir diezgan dziļi ievirzīta Nu plātnē. Csl sadalās labās un kreisās puses kanālos, kas savā starpā nav savienoti. Socc ir nepārtraukts, savukārt *B. leptocheira curonica*, tāpat kā *B. leptocheira leptocheira*, tas ir pārtraukts. Nedaudz zem socc, tā vidusdaļā, atrodas d.end atveres vietas. Sānu malas priekšējā daļa ir nedaudz īsāka par aizmugurējo daļu.

Pn plātnes G/P indekss ir 85 ( $n = 1$ ). *B. leptocheira curonica* G/P ir vidēji 86, savukārt *B. leptocheira leptocheira* Pn plātnes G/P indekss ir aptuveni 80. Plātne ir vidēji plata. Plātnes laterālā daļa aizņem aptuveni 25% no kopējā plātnes garuma. Socc līnija šajā plātnē izbeidzas pavisam nedaudz pirms plātnes aizmugurējās malas sānu ieliekuma. Salīdzinājumā ar *B. leptocheira curonica* nav vidējās jutīgās līnijas kanāla (Lukševičs, 2001: Fig. 33.).

Rumpja skeletu veidojošās plātnes ir visplašāk pārstāvētas *B. jeremejevi* paleontoloģiskajā materiālā, lai gan spriest par muguras, vēdera un sānu sienām ir salīdzinoši grūti materiāla sliktās un nepilnīgās saglabāšanās dēļ. Saskaitot vidējos AMD un PMD garumus, muguras sienas garums var sasniegt 153 mm. Ievērojami lielāks šis rādītājs ir *B. leptocheira curonica* īpatņiem – aptuveni 240 mm, bet *B. leptocheira leptocheira* – aptuveni 140 mm. Pēc muguras sienas garuma *B. jeremejevi* ir daudz tuvāks botriolepīdam *B. leptocheira leptocheira* nekā *B. leptocheira curonica*. Vēdera sienas garums (noteikts tāpat kā muguras sienas garums) ir 197 mm, bet *B. leptocheira curonica* īpatņiem pēc LDM kolekcijās esošiem paraugiem, vēdera sienas garums sasniedz vien 185 mm. Šķietamo pretrunu starp *B. leptocheira curonica* muguras sienas un vēdera sienas garumu var izskaidrot vienīgi ar spēcīgu šķirojumu, kuras dēļ liela izmēra īpatņu vēdera bruņu kauli nav saglabājušies vai arī kolekcijā nav pārstāvēti to sliktās saglabāšanās dēļ. Vēdera sienā vēdera sānu kantei uz PVL plātnes aizmugurējās daļas raksturīga forma, kāda nav novērojama *B. leptocheira curonica* pārstāvjiem. Sānu siena domājams bija līdzīga kā *B. leptocheira curonica* – trīs reizes garāka nekā augstāka (Lukševičs, 2001).

Muguras sienas AMD plātne (11. att.) ir salīdzinoši šaura, tās vidējais P/G indekss ir 77, kā arī tādu pašu P/G indeksu min R. Miles *B. leptocheira leptocheira* īpatņiem (Miles, 1968, p. 78), savukārt *B. leptocheira curonica* šis indekss ir nedaudz lielāks – 83 (Lukševičs, 2001). Plātnei skaidri izteikts sānu stūris a (11. att.). Ļoti bieži skaidri izteikti arī postlevatorā izvīrījuma stūri pr. pl a un pr. pl b (skat. 4., 11. att.). Raksturīgi, ka AMD plātnes mala starp iepriekšminētajiem stūriem var būt salīdzinoši stipri ieliekta (Nr. 8212) vai arī tikai nedaudz (Nr. 8110). Pr. pl stūris var arī nebūt redzams uz plātnes virsmas (Nr. 8106). Bruņuzivij *B. leptocheira leptocheira* ieliekums starp laterālo un pr. pl stūri vairāk izteikts kā *B. leptocheira curonica* (autora novērojums). Sānu malas priekšējā daļa ir 1,4 – 1,8 reizes garāka nekā aizmugurējā daļa, savukārt *B. leptocheira curonica* sānu malas priekšējā daļa ir 1,4 – 1,6 garāka par aizmugurējo. Dmr nav novērojams, tāpat kā Skotijas un Latvijas bruņuzivīm attiecīgi *B. leptocheira leptocheira* un *B. leptocheira curonica*. Aizmugurējai malai raksturīga izteikta mainība, kas saistās ar tās izliekumu priekšējās malas virzienā. Izliekums var būt pat PMD plātnes virzienā (Nr. 8110) vai arī tas var būt vidēji izteikts (Nr. 8212). „Biomorphix” aprēķini parāda, ka bruņuzivis *B. jeremejevi* AMD plātne attiecībā pret *B. leptocheira curonica*

plātņi ir mazāka pēc izmēriem vidēji 0,7 reizes. Atšķirību lielumu starp plātnēm raksturo VLk 8.9, kas norāda uz ļoti augstu atšķirības pakāpi. Vērtējot šos divus pēdējos rezultātus, jāņem vērā, ka salīdzināšanai izmantota tikai viena *B. leptocheira curonica* AMD plātne (LDM 15/121), kura piederējusi ļoti liela izmēra īpatnim (autora novērojums). Šī plātne ir arī vienīgā, kuru var analizēt ar „Biomorphix”.



11 . attēls. *Bothriolepis jeremejevi* Rohon, a) PMD (Nr. 8229) un b) AMD (Nr. 8212) plātnes rekonstrukcijas. Mēroga lineāla garums 10 mm.

PMD plātnes P/G indekss vidēji ir 91. *B. leptocheira curonica* un *B. leptocheira leptocheira* P/G indekss vidēji ir 95 (Lukševičs, 2001; Miles, 1968). Plātnes priekšējā mala ir īsa un stipri izliekta. Priekšējās malas izliekums (amc PMD) un sānu stūri a1, b1 (skat. 5. att) labi izteikti, bet aizmugurējās malas izliekums (plc a, plc b, skat. 5. att.) ļoti reti nosakāms (skat. 11. att.). Aizmugurējais stūris (pa) (skat. 11. att.) neveido asu leņķi, bet ir noapaļots (Nr. 8229). Pēc aizmugurējā stūra formas lielāka līdzība vērojama starp *B. jeremejevi* un *B. leptocheira leptocheira*, bet *B. leptocheira curonica* ir skaidrāk izteikts pa un plc (autora novērojums). Dmr reti novērojams plātnes aizmugurējā daļā, bet citur nav novērojams vispār (Nr. 8105). PMD plātnes viscerālā pusē arī reti novērojams dmr (Nr. 8247). Priekšējais iekšējais aizmugurējais šķērsvalnis (cr.tp) ir zems un šaurs, bet labi izteikts. *B. jeremejevi* salīdzinājumā ar *B. leptocheira leptocheira* cr.tp ir novietots tuvāk aizmugurējai malai (autora novērojums). Aizmugurējā vēderpuses iedobe (pt2) ir šaura un tai ir iegarena forma. Pt2 sānu sienas tās aizmugurējā daļā ir augstākas nekā priekšējā daļā. Salīdzinoši labi izceļas arī PMD plātnes vēderpuses vidējais ieliekums (grm) (Nr. 8230). Pēc pārklāšanās virsmas ar MxL plātņi *B. jeremejevi* vairāk līdzinās *B. leptocheira leptocheira* nekā *B. leptocheira curonica*. Kopējais PMD plātnes izmērs *B. jeremejevi* ir vidēji 1,1 reizi lielāks nekā *B. leptocheira*

*curonica* pārstāvjiem. VLk ir 5,7, kas ir ievērojami mazāks salīdzinājumā ar VLk lielumu AMD plātnei.

ADL plātne pārstāvēta tikai ar vienu slikti saglabājušos eksemplāru (Nr. 8265). Tās G/P indekss ir aptuveni 228. Plātnei ir garena un izstiepta forma. Labi izteikts kreisās puses ADL plātnes aizpakauša stūris (pnoa).

MxL plātne arī pārstāvēta tikai ar vienu eksemplāru (Nr. 8251), tās saglabātības pakāpe ir ļoti zema. Neskatoties uz to, plātnes proporcijas varētu būt visumā līdzīgas kā *B. leptochaira curonica*, lai gan plātnei ir nedaudz izstieptāka forma. Dlg2 skaidri izceļas uz muguras sienas, bet sānu siena saglabājusies tikai kā nospiedums, tādēļ nav iespējams pilnīgi atpazīt tās formu, kā arī sānu centrālo jutīgo kanālu (lcg).

AVL plātne pārstāvēta ar vairākiem eksemplāriem, bet neviens no tiem neļauj precīzi noteikt plātnes vēdera un sānu sienu proporcijas. Plātnes priekšējā mala ir noapaļota un sānu stūri neizceļas (Miles, 1968, p. 79, Text – fig. 39A). Vlr skaidri neizceļas un tai raksturīga izliekta forma (Nr. 8228), savukārt *B. leptochaira curonica* šī kante ir skaidri izteikta. Jāsaka gan, ka vlr redzama tikai kā AVL plātnes iekšējais nospiedums (Nr. 8228, 8084, 8083). Bruņuzivij *B. jeremejevi* AVL plātnes vēdera siena ir aptuveni 2 ½ reizes garāka nekā plata, savukārt *B. leptochaira leptochaira* vēdera siena ir tikai 1 ½ reizes garāka nekā plata. Labās puses AVL plātne pārsedz kreisās puses plātnei.

PVL plātne pārstāvēta tikai ar 2 daļēji veseliem eksemplāriem un 3 iekšpuses nospiedumiem. Plātnes G/P indekss vidēji ir 209 (n = 2). Subanālā daļa aizņem aptuveni vienu trešdaļu no visa plātnes garuma. Vlr skaidri nosakāma. Tā sākas plātnes aizmugurējās daļas vidusdaļā (skat. 6. att.). Kantei var būt taisna forma (Nr. 8242) vai arī tā var būt nedaudz izliekta (Nr. 8149). PVL plātnes vēdera siena ir aptuveni 2 ½ reizes garāka nekā plata (*B. leptochaira curonica* vēdera siena ir 2.4 – 2.7 reizes garāka nekā plata). Skaidri izteikts aizmugurējais stūris. PVL plātnes lieluma attiecības starp *B. jeremejevi* un *B. leptochaira curonica* variē diezgan plašās robežās, lai gan jāņem vērā, ka ir zināmas tikai trīs PVL plātnes, kas pieder *B. leptochaira curonica* un divas – *B. jeremejevi*. Plātne Nr. 8242 ir divas reizes lielāka nekā *B. leptochaira curonica* piederošā plātne Nr. LDM 98/48. Savukārt plātne Nr. 8149 ir vidēji 1.6 reizes mazāka nekā *B. leptochaira curonica* piederošās plātnes ar kolekcijas Nr. LDM 98/49 un LDM 98/42. VLk starp Nr. 8242 un Nr. LDM 98/48 parāda, ka praktiski nekādu morfoloģisku atšķirību nav (VLk – 0.001), pastāv tikai lieluma atšķirības. Savukārt starp Nr. 8149 un Nr. LDM 98/49 un LDM 98/42 bez lieluma atšķirībām pastāv arī ļoti lielas morfoloģiskas atšķirības (vidēji VLk = 13.05).

Vidējās vēdera plātnes (MV) G/P indekss vidēji ir 118 (n = 4). Plātne ir salīdzinoši stipri izstiepta gareniskā virzienā (12. att.). Bruņuzivs *B. leptochaira curonica* materiāla

kolekcijā LDM nav zināms neviens MV plātnes eksemplārs, lai gan vēdera plātņu forma liecina, ka MV plātnei bijuši salīdzinoši mazi izmēri un tā bijusi nedaudz izstiepta (Lukševičs, 2001). Skotijas materiālā arī nav zināma neviena MV plātne, tomēr, vadoties pēc citu vēdera sienas plātņu proporcijām, R. Miles paredz, ka MV plātnei visticamāk vajadzētu būt normāla forma (Miles, 1968, p. 80).



12. attēls. Bruņuzivs *Bothriolepis jeremejevi* Rohon MV plātne Nr. 8211. Mēroga lineāla garums 10 mm.

Krūšu spura pārstāvēta galvenokārt ar savstarpēji savienotām tās plātnēm. Veselas krūšu spuras nav zināmas, kā tas ir arī Skotijā *B. leptochaira leptochaira* kolekcijās (Miles, 1968). Atsevišķi ir zināmas divas krūšu spuras vidējās malējās plātnes MM2 un viena krūšu spuras ML2 plātne. Parasti krūšu spura ir savienota kopā ar AVL plātņi (Nr. 8145), kas var būt atsevišķa vai ar pārējām vēdera sienas plātnēm (Nr. 8084, 8228). Visa krūšu spura ir vidēji 4,9 reizes garāka nekā plata ( $n = 2$ ). Krūšu spuras proksimālās daļa ir 6 reizes garāka nekā platāka. Botriolepīdam *B. leptochaira curonica* šī daļa ir vidēji 5,5 reizes garāka nekā plata (Lukševičs, 2001), savukārt *B. leptochaira leptochaira* no Skotijas 5,5 līdz 6 reizes (Miles, 1968). CV1 plātne ir vidēji 3,96 reizes garāka nekā plata. Krūšu spuras muguras vidējā plātne CD1 ir tikai 2,7 reizes platāka nekā gara ( $n = 1$ ). ML2 plātne vidēji ir 5,8 reizes garāka nekā plata ( $n = 3$ ). Krūšu spuras distālā daļa pārstāvēta ar diviem eksemplāriem (Nr. 8116, 8109). Tai ir raksturīgi dzelksnīši, kas izvietoti gar iekšējo malu. Ārējā malā dzelksnīši nav novērojami. Ornamentējums uz krūšu spuras distālās daļas virsmas nav novērojams.

Ornamentējumu veido pauguriņi, kuri vietām izkārtoti grēdiņās. Dzelksnīši novērojami vienīgi uz krūšu spuras distālās daļas iekšējās malas. Visskaidrāk ornamentējums izceļas uz galvas vairoga Nr. 8245. Ornamentējuma josliņas veido atsevišķi pauguriņi, kurus var vienu no otra atšķirt, bet grēdiņas veido saplūduši pauguriņi, kurus vienu no otra atšķirt nevar.

Grēdiņas var būt izvietotas perpendikulāri kaula malai, kas novērots vienīgi galvas vairoga plātnēm (Nr. 8245). Grēdiņu novietojums paralēli plātnes malai raksturīgs ML2 plātnei (Nr. 8118) un MM2 plātnei (Nr. 8117), kur grēdiņas aizņem tikai nelielu daļu no visas plātnes laukuma. MM2 plātnei var arī nebūt grēdiņu ornamentējums uz tās virsmas (Nr. 8114). Pauguriņi var būt izkārtoti josliņās vai tie var būt izvietoti atsevišķi. Josliņas var būt paralēlas attiecīgās plātnes malai, piemēram, AMD plātnē (Nr. 8104) un MV plātnē (Nr. 8211; skat. 12. att.). Plātņu ornamentējums kopumā ir daudzveidīgs un uz viena un tā paša kaula virsmas dažādiem īpatņiem var atšķirties. Piemēram, ļoti dažāds un mainīgs ornamentējums ir uz galvas vairoga plātnēm (skat. 9. att.).

## 6.5. Piezīmes

Bruņuzivi *Bothriolepis jeremejevi* pirmoreiz aprakstīja V. Rohons Sanktpēterburgā 1899. gadā. Šis apraksts ir vienīgais līdz šim publicētais *B. jeremejevi* apraksts (Rohon, 1899). Pirmais apraksts veikts balstoties uz Timanas ekspedīcijas laikā (no 1889. gadam līdz 1890. gadam) ievākto materiālu. Ekspedīcijas vadītājs bija Krievijā plaši pazīstamais ģeologs F. Černišovs. Paleontoloģiskie izrakumi bruņuzivs atrodnē Ižmas labajā krastā, kura ir vienīgā līdz šim zināmā *B. jeremejevi* fosilo atlieku atradumu vieta, veikti arī 20. gadsimta 20-jos un 80-jos gados. Liels daudzums *B. jeremejevi* fosilo atlieku ievākts 2009. gada vasarā ekspedīcijas laikā, kurā dalību ņēma Krievijas, Zviedrijas un Latvijas paleontoloģijas pārstāvji. Daļa lauka darbos ievāktā materiāla izmantota šajā aprakstā. Pirmo bruņuzivs *B. jeremejevi* revīziju veica V. Gross, kurš, pamatojoties uz nekvalitatīvo paraugu attēlojumu un to mazo skaitu, sugu noteica kā apšaubāmu jeb *nomen dubium* (Gross, 1932: citēts Lukševičs, Stūris, 2010). Tomēr V. Gross izdalīja jaunu lektotipu, kas ir V. Rohona darbā aprakstītā AMD plātne (AMD: Rohon, 1899, fig. 19), bet paraugs Austrumeiropas platformas bruņuzivju *Bothriolepididae* dzimtas revīzijas laikā, kuru veica E. Lukševičs (2001), nav atrasts, tāpēc izdalīts jauns lektotips, kas ir CV1 plātne, kuru Rohons kļūdaini uzskatījis par krūšu spuras distālo daļu (Rohon, 1899, fig. 19). V. Rohona veiktais bruņuzivs *B. jeremejevi* apraksts ir ievērojami nepilnīgs. Šajā darbā apraksts balstīts lielākoties uz materiālu, kas iepriekš nav aprakstīts. Jaunā apraksta izstrādāšanā izmantotas arī datorprogrammas „Biomorphix” sniegtās priekšrocības, kur veikta plātņu ģeometrisku modeļu veidošana un to savstarpēja salīdzināšana pa pāriem un pa grupām. „Biomorphix” programmatūra izmantota *B. jeremejevi* un *B. leptochaira curonica* salīdzināšanai, bet, lai veiksmīgi šis sugas salīdzinātu, nepieciešams paleontoloģiskais materiāls, kurā pārstāvēti abu sugu tie paši kauli iespējami lielā skaitā. Diemžēl tas nebija iespējams, jo katru sugu pārsvarā pārstāv dažādi kauli un to veidojumi. Piemēram, *B. leptochaira curonica* kolekcijā atrodami 14 modelēšanai

izmantojamie galvas vairogu paraugi, bet *B. jeremejevi* kolekcijā – tikai divi nepilnīgi saglabājušies paraugi. Pretēja situācija ir ar AMD un PMD plātnēm. Salīdzinoši tuvu līdzīgos daudzumos ir pārstāvētas PVL plātnes, bet Komi Ģeoloģijas Institūta kolekcijas materiālam ir slikta saglabātības pakāpe. Tas abu sugu salīdzināšanu padarīja diezgan apgrūtināšu. Neskatoties uz to, *B. jeremejevi* ir salīdzināta ar *B. leptocheira leptocheira* (salīdzinātas plātņu proporcijas raksturojošās vērtības – indeksi) un *B. leptocheira curonica* (salīdzinātas plātņu izmēru vērtības un plātņu ģeometriskie modeļi datorprogrammā „Biomorphix”).

## 6.6. Salīdzinājums

Atsevišķas botriolepīdu sugas, kas bija izplatītas Famenas laikmeta sākumā Skotijā un Baltijas paleokontinentā, ir pārsteidzoši līdzīgas. Botriolepīds *B. jeremejevi* ir ļoti līdzīgs *B. leptocheira* Traquair pasugām *B. leptocheira leptocheira* Traquair no Skotijas un *B. leptocheira curonica* Gross no Latvijas. Lielā līdzība starp šiem taksoniem atzīmēta vairākkārtīgi (Ivanov, Lukševičs, 1996; Lukševičs, 2001). Bruņuzivs *B. leptocheira curonica* sākotnēji aprakstīta kā suga *B. curonica* Gross 1942, bet vēlākos pētījumos tās taksonomiskais rangs mainīts (Lukševičs, 2001). Šīm sugām kopīgās morfoloģiskās pazīmes ir: pirmkārt, fe orb izmērs salīdzinājumā ar galvas vairoga izmēru; otrkārt, ļoti šaurā Prm plātnes aizmugurējā mala; treškārt, AMD plātnes proporcijas (P/G indekss *B. jeremejevi* un *B. leptocheira leptocheira* ir vienāds); ceturtkārt, ļoti līdzīgās PMD plātnes proporcijas; piektkārt, šaurās un garās krūšu spuras; sestkārt, līdzīgais jutīgo kanālu novietojums. Neskatoties uz to, ka ir daudz līdzību starp *B. jeremejevi* un *B. leptocheira leptocheira* un *B. leptocheira curonica*, tomēr *B. jeremejevi* raksturīgs: 1) lielāks un relatīvi šaurāks galvaskauss; 2) mazāka izmēra AMD plātne ar relatīvi platāku priekšējo malu; 3) vlr kantes novietojums, kas PVL plātnes aizmugurējā daļā vērsts uz iekšpusi; 4) slaidāka AVL plātne (galvenokārt salīdzinājumā ar *B. leptocheira leptocheira*); 5) relatīvi īsāka MxL plātne. Daļu no šīm atšķirībām var skaidrot ar mainību, kas ir saistīta ar vecumu (lielāks galvaskauss, mazāka AMD), tāpēc starp *B. jeremejevi* un *B. leptocheira leptocheira* nav daudz būtisku atšķirību. Tomēr jautājuma par šo taksonu patstāvību izšķiršanai būtu nepieciešams ievākt vairāk materiāla, kuru būtu iespējams savstarpēji salīdzināt.

Famenas laikmeta sākumā Eiramerikas paleokontinentā bija izplatītas arī citu sugu bruņuzivis. R. Miles (1968) atzīmējis, kas *B. leptocheira* ir līdzīga *B. jarviki* Stensiö no Grenlandes. Šīm sugām ir līdzīgs izmērs, AMD plātnes proporcijas un slaidās krūšu spuras, kā arī tās ir tuvas pēc citām pazīmēm (Miles, 1968). S. Mološņikovs ir norādījis, kas *B. sosnensis* Moloshnikov ir visai līdzīgs botriolepīdam *B. stevensoni* Miles (Moloshnikov, 2008). Savukārt *B. stevensoni* pēc AMD plātnes proporcijām tuvs *B. leptocheira*, no kā izriet,

ka starp *B. jeremejevi* un *B. sosnensis* varētu pastāvēt zināma līdzība. Tomēr jāņem vērā, ka *B. stevensoni* apraksts balstīts uz ļoti trūcīga apjoma materiālu (Miles, 1968).

## SECINĀJUMI

Skotijas un Austrumeiropas teritorijā Famenas stāva nogulumos pašreiz zināmas piecas botriolepīdu *Bothriolepis* sugas (viena suga ar divām pasugām), attiecīgi, *Bothriolepis leptocheira leptocheira* Traquair Skotijā un *B. leptocheira curonica* Gross Latvijā, *B. jazwicensis* Szrek Polijā, *B. sosnensis* Moloshnikov un *B. (=Livnolepis) zadonica* H. Obrucheva Krievijas centrālajā daļā, kā arī *B. jeremejevi* Rohon Komi republikā (Dienvidu Timans). Vissliktāk līdz šim bija zināma bruņuzivis *B. jeremejevi* Rohon, 1899. Pamatojoties uz iepriekš dažādu ģeologu ievāktā, kā arī paša autora iegūtā materiāla apstrādi un analīzi, bakalaura darba izstrādes gaitā sastādīts jauns detalizēts morfoloģiskais apraksts, nozīmīgi papildināta sugas diagnoze un, izmantojot morfometriskās analīzes datorprogrammas “Biomorphix” iespējas, veikts šis zivs morfoloģisko pazīmju salīdzinājums ar samērā labi pētītu, morfoloģiski tuvu formu *B. leptocheira curonica*, kā arī pārējām botriolepīdu sugām no pētītās teritorijas. Analizējot pieejamo literatūras avotu klāstu, ņemot vērā fosilās zivis saturošo slāņkopu uzbūvi un veidošanās apstākļu īpatnības, kā arī divu bruņuzivju morfoloģiski tuvu sugu morfometriskās analīzes rezultātus, ir iespējams izdarīt šādus secinājumus.

1. Ģints *Bothriolepis* plašā izplatība pasaulē nosaka tās nozīmīgumu stratigrāfiskajos pētījumos, kā arī devona paleobiotu un to attīstības raksturošanā.
2. Bruņuzivis *Bothriolepis jeremejevi* Rohon, *B. leptocheira leptocheira* Traquair un *B. leptocheira curonica* Gross vieno nozīmīga morfoloģisko īpašību līdzība.
3. Botriolepīdu *B. jeremejevi* un *B. leptocheira curonica* taksonomiskā ranga izvērtēšanai nepieciešami turpmākie pētījumi, galvenokārt jauni vākumi, kas varētu nozīmīgi papildināt salīdzināšanai vajadzīgo materiālu.
4. Skotijas un Austrumeiropas Famenas laikmeta sākuma bruņuzivju *Bothriolepis* morfoloģiskā analīze ļauj izdalīt vismaz divas botriolepīdu kopas ar līdzīgām pazīmēm. *B. jazwicensis* un *B. zadonica* veido vienu kopu, bet otru kopu pārstāv *B. leptocheira* (ar pasugām), *B. sosnensis* un *B. jeremejevi*. Iespējams, šo divu kopu izplatības īpatnības varētu būt saistītas ar noteiktiem paleoģeogrāfiskiem apstākļiem.
5. Sosnogorskas svītas stratigrāfiskā analoga Galvenajā devona laukā – Elejas svītas – raksturošanai nepieciešami miosporu un ostrakodu papildus pētījumi.

## PATEICĪBAS

Veiksmīga paleontoloģiskā materiāla aprakstīšana Komi Ģeoloģijas institūtā un Latvijas Dabas muzejā būtu ievērojami apgrūtināta bez Pāvela Beznosova un Ivara Zupiņa palīdzības. Izsaku lielu pateicību P. Beznosovam arī par paleontoloģisko izrakumu organizēšanu Ižmas upes krastā un iespēju šī darba autoram tajos piedalīties. Paldies I. Zupiņam par padomiem un tehnisko atbalstu paleontoloģiskā materiāla analīzes gaitā Latvijas Dabas muzejā.

Izsaku lielu pateicību darba vadītājam prof. Ervīnam Lukševičam par sniegto iespēju piedalīties paleontoloģiskajos izrakumos 2009. gada vasarā Krievijā Ižmas upes krastā. Tā bija neatsverami svarīga ekspedīcija pētnieciskā darba veiksmīgai izstrādei. Paldies E. Lukševičam par sniegtajiem padomiem bruņuzivju raksturojuma izveidē kā teorētisko jautājumu risināšanā, tā metodoloģiskās pieejas izskaidrošanā.

## IZMANTOTĀ LITERATŪRA UN AVOTI

- Benton, M. 2005. *Vertebrate Palaeontology, Third edition*. Bristol, Blackwell Publishing.
- Blom, H., Clack J.A., Ahlberg, P.E., Friedman, M. 2007. Devonian vertebrates from East Greenland: a review of faunal composition and distribution. *Geodiversitas*. 29(1), 119-141.
- Brangulis, A.J., Kuršs, V., Misāns, J., Stinkulis, Ģ. 1998. *Latvijas ģeoloģija. 1:500 000 mēroga ģeoloģiskā karte un pirmskvartāra nogulumu apraksts*. Rīga, Valsts ģeoloģijas dienests.
- Carr, R.K., Jackson, G.L. 2008. The vertebrate fauna of the Cleveland member (Famennian) of the Ohio shale. *Guide to the Geology and Paleontology of the Cleveland member of the Ohio shale*. 1 – 17.
- Ivanov A., Lukševičs, E. 1996. Late Devonian vertebrates of the Timan. *Daba un Muzejs*. 6, 22 – 33.
- Janvier, P. 2002. *Early Vertebrates*. Oxford, Oxford University press.
- Janvier, P. 2007. The Devonian vertebrates of South America: Malvinokaffric fishes and Gondwana – Euramerica faunal interchange. *4th European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America*. 223 – 227.
- Johanson, Z. 1998. The Upper Devonian fish *Bothriolepis* (Placodermi: Antiarchi) from near Canowindra, New South Wales, Australia. *Records of the Australian Museum*. 50(3), 315 – 348.
- Karatajūte-Talimaa, V.N. 1966. Bothriolepids of the Šventoji Horizon of the East Baltic area. In: Grigelis A. (ed.) *Palaeontology and Stratigraphy of the Baltic and the Byelorussia*, I (VI). Vilnius, Mintis, 191-279.
- Kuršs, V. 1984. *Devonā, zivju laikmetā*. Rīga, Zinātne.
- Lebedev, O.A., Lukševičs, E., Zakharenko, G. 2010. Palaeozoogeographical connections of the Devonian vertebrate communities of the Baltica Province. Part II. Late Devonian. *Palaeoworld*, doi:10.1016/j.palwor.2009.12.003
- Long, J. A. 1983. New bothriolepid fish from the Late Devonian of Victoria, Australia. *Palaeontology*. 26(2), 295 – 320.
- Long, J., Werderlin, L. 1986. A new late Devonian bothriolepid (Placodermi, Antiarcha) from Victoria, with descriptions of other species from the state. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*. 10(4), 355 – 399.
- Lukševičs, E. 1991. Bothriolepids from the Ketleri Formation of the Upper Devonian of Latvia (Pisces, Placodermi). *Daba un muzejs*. 3, 38-50.

- Lukševičs, E. 1995. Famennian vertebrate assemblages and zonation of the Main Devonian Field. In: Turner S. (ed.) *Special Publication 1 of Ichthyolith Issues*. New Mexico, 70.
- Lukševičs, E. 1999. Stratigraphic occurrence of vertebrate remains in the Upper Devonian of Severnaya Zemlya (Russia). *Acta Geologica Polonica*, 49(2), 125-131.
- Lukševičs, E. 2001. Bothriolepid antiarchs (Vertebrata, Placodermi) from the Devonian of the north-western part of the East European Platform. *Geodiversitas*. 23(4), 489-609.
- Lukševičs, E., Stūris, V. 2010. Bruņuzivs *Bothriolepis jeremejevi* Rohon (augšējais devons, Dienvidtimāns) morfoloģija. *Latvijas Universitātes 68. zinātniskā konference. Ģeogrāfija, ģeoloģija, vides zinātne. Referātu tēzes*. Rīga, LU Akadēmiskais apgāds.
- Lukševičs, E., Stūris, V., Lukševičs, J. 2010. Vēlā devona mugurkaulnieku oriktocenoze atsegumā pie Ižmas upes Sosnogorskā, Komi republika. *Latvijas Universitātes 68. zinātniskā konference. Ģeogrāfija, ģeoloģija, vides zinātne. Referātu tēzes*. Rīga, LU Akadēmiskais apgāds.
- Miles, R. S. 1968. The Old Red Sandstone antiarchs of Scotland: Family Bothriolepididae. *The Palaeontological Society Monographs*. 122 (522), 1 – 130.
- Moloshnikov, S. 2004. Crested antiarch *Bothriolepis zadonica* H.D. Obrucheva from the Lower Famennian of Central European Russia. *Acta Palaeontologica Polonica*. 49 (1), 135–146.
- Moloshnikov, S. 2008. Devonian Antiarchs (Pisces, Antiarchi) from Central and Southern European Russia. *Paleontological Journal*. 42 (7), 691 – 773.
- Novikov, S.O., Sinitsyn, I.N., Zakharenko, G.V., Lebedev, O.A. 2003. Method for Comparative Analysis with Missing Data Based on Visualization of Clusters in the Space of Shapes. *Pattern Recognition and Image Analysis*. 13 (2), 319–321.
- Rohon, J. V. 1899. *Die Devonischen fische von Timan in Russland*. Prag, Verlag der königl. böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften, 1–77.
- Stradiņš, J. 2009. *Zinātnes un augstskolu sākotne Latvijā*. Rīga, Latvijas vēstures institūta apgāds.
- Stūris, V., Lukševičs, E. 2010. The redescription of a Late Devonian placoderm fish *Bothriolepis jeremejevi* Rohon from South Timan, Russia. *1 st students` international geological conference. Abstracts*. Krakow, Polish Geological Society, 46.
- Szrek, P. 2004. The first articulated antiarch (Vertebrata, Placodermi) from the Upper Devonian of the Holy Cross Mountains (central Poland). *Acta Geologica Polonica*. 54(3), 401-406.

- Thomson, K., Thomas B. 2001. On the status of species of *Bothriolepis* (Placodermi, Antiarchi) in North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 21(4), 679 – 686.
- Trewin, N. 2002. *The Geology of Scotland, 4th edition*. London, The Geological Society Publishing House.
- Young, G. C. 2003. North Gondwana mid-Palaeozoic connections with Euramerica and Asia: Devonian vertebrate evidence. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*. 242, 169 – 185.
- Young, G.C. 2005. An articulated phyllolepid fish (Placodermi) from the Devonian of central Australia: implications for non-marine connections with the Old Red Sandstone continent. *Geological Magazine*. 142(2), 173–186.
- Zhu, M. 1996. The phylogeny of the Antiarcha (Placodermi, Pisces) with the description of Early Devonian antiarchs from Qujing, Yunnan, China. *Bull. Museum national d'Histoire naturelle, Paris*, 4 ser. 18(2-3), 233-347.
- Безносков, П. 2009. Сосногорская свита – новое местное стратиграфическое подразделение верхнего девона на Южном Тимане. *XV Геологический съезд Республики Коми*. 9-12.
- Короновский, Н. В., Хаин, В. Е., Ясаманов, Н. А. 2008. *Историческая геология, 4-е издание*. Москва, Издательский центр «Академия».
- Кузнецов, Н. Б., Соболева, А. А., Удоратина, О. В., Герцева, М. В. 2005. *Доордовикские гранитоиды Тимано-Уральского региона и эволюция протоуралид – тиманид*. Сыктывкар, Геопринт.
- Лукшевич, Э. 1986. Новая панцирная рыба (Antiarchi) из терветской свиты Латвии. В кн.: Брангулис, А. (ред). *Биофации и фауна силурийского и девонских бассейнов Прибалтики*. Рига, Зинатне, 131.-137.
- Лукшевич, Э. (*in prep.*) Отряд Antiarcha. – In: Vorobyeva E. (ed.) *Vertebrata Rossica*. Moscow.
- Лярская, Л.А. 1986. Новый вид *Bothriolepis* (Antiarchi) из верхнего девона Прибалтики. В кн.: Брангулис, А. (ред). *Биофации и фауна силурийского и девонских бассейнов Прибалтики*. Рига, Зинатне, 123. – 130.
- Лярская, Л.А., Лукшевич, Э. 1992. *Состав и распространение бесчелюстных и рыб в силурийских и девонских отложениях Латвии*. 46 – 62.
- Лярская, Л.А., Савваитова, Л.С. 1974. Строение и ихтиофауна кетлерской свиты Латвии. В кн.: Афанасьев, Б. (ред). *Региональная геология Прибалтики*. Рига, Зинатне, 90. – 106.

- Меннер, В. В., Шувалова, Г. А. 2005. К палинологическому обоснованию промыслово-геофизических корреляционных реперов верхнего девона Тимано-печорской провинции. *XI Всероссийская палинологическая конференция „Палинология: теория и практика”*. *Материалы конференции*. Москва, Российская академия наук, Палеонтологический институт, 159. – 160. с.
- Милановский, Е. Е. 1987. *Геология СССР. Введение. Древние платформы и метаплатформенные области*. Москва, Издательство Московского университета.
- Михайлова, И.А., Бондаренко, О.Б. 2006. *Палеонтология, 2-е издание*. Москва, Издательство Московского университета.
- Петров, Л. С. 1956. *Девонские отложения северо-запада Русской платформы (стратиграфия, фацции и история геологического развития)*. Ленинград, Государственное научно-техническое издательство нефтяной и горно-топливной литературы.
- Плакс, Д. 2006. К стратиграфии отложений среднего и верхнего девона юго-востока Беларуси (по данным изучения ихтиофауны). *ЛИТАСФЕРА*. 2(25), 25 – 36.
- Плакс, Д. 2008. О девонской ихтиофауне Беларуси. *ЛИТАСФЕРА*. 2(29), 66 – 92.
- Сорокин, В. С. 1981. Амульская свита. В кн.: Сорокин, В. С. и др. (ред.) *Девон и Карбон Прибалтики*. Рига, Зинатне, 294. – 300.
- Савваитова, Л. С. 1981. Элейская свита. В кн.: Сорокин, В. С. и др. (ред.) *Девон и Карбон Прибалтики*. Рига, Зинатне, 304. – 309.
- Тельнова, О. П. 2008. Абиотические и биотические события на рубеже Франского и Фаменского веков. *Вестник Института Геологии Коми Научного Центра УрО РАН*. 6(162), 2 – 6.
- Циганко, В. С. 2009. Основные этапы изучения девонской системы на Европейском северо-востоке России. *Вестник Института Геологии Коми Научного Центра УрО РАН*. 2(170), 7 – 11.
- Шилов, Л. П., Шмарева, М. Б., Докиневич, О. А. 2003. Некоторые особенности тектоники и происхождения Тимана. *Вестн., Воронеж., ун-та. Геология*. 2, 230 – 234.

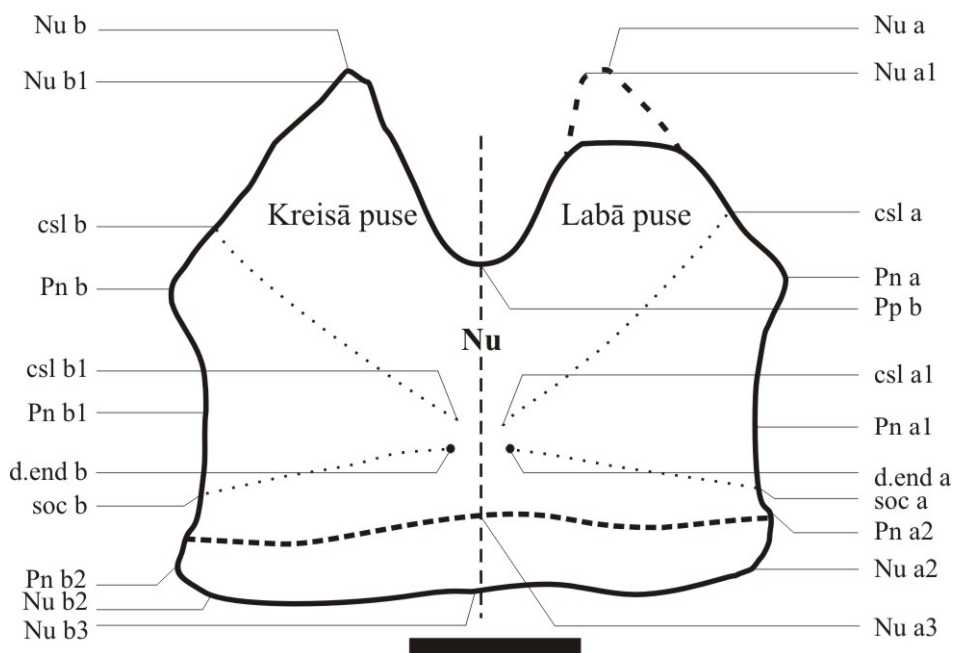
### **Nepublicētie avoti**

- Baltmane, I. 2007. Famenas stāva apakšējās daļas nogulumu un to veidošanās apstākļi Kurzemes teritorijā: Maģistra darbs. Rīga, LU Ģeogrāfijas un Zemes zinātņu fakultāte, Latvijas Universitāte.

Palaeos [S.a.]. *Placodermi: Antiarcha*. Sk. 15.03.2010. Pieejams  
<http://www.palaeos.com/Vertebrates/Units/Unit060/060.200.html#Bothriolepidoidei>

# PIELIKUMI

## 1. Pielikums

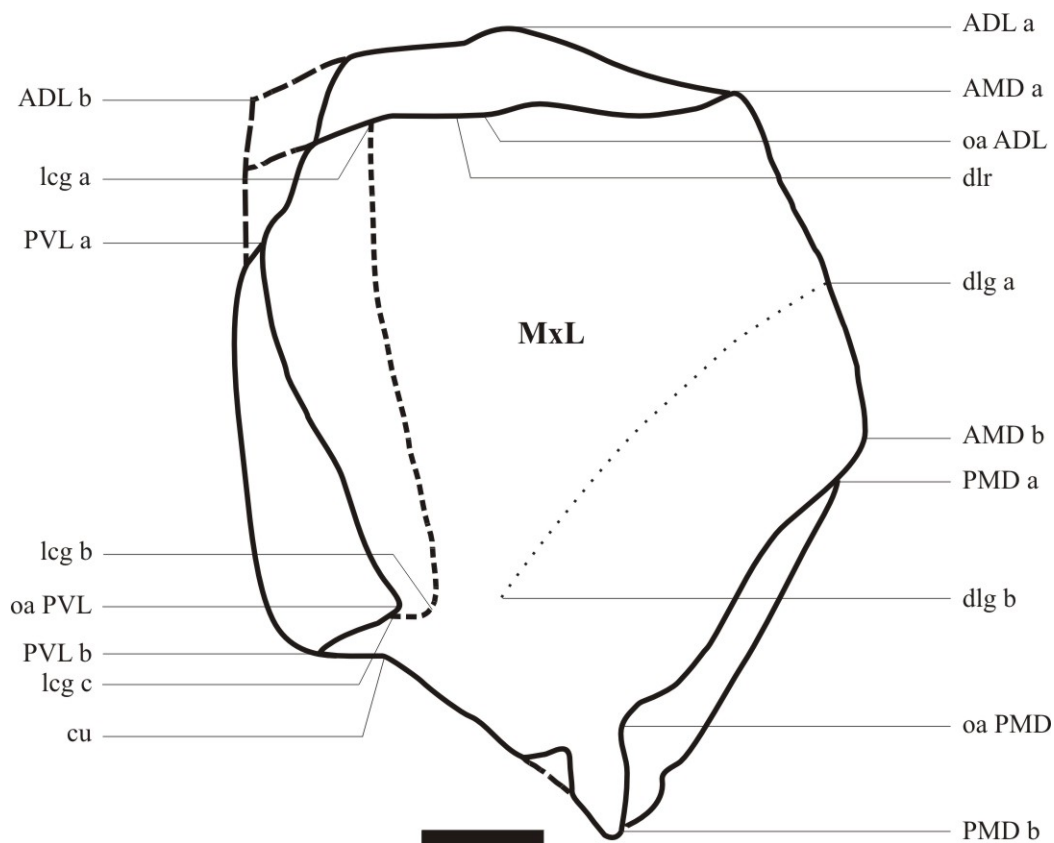


1. attēls. Nu plātnes rekonstrukcija un Biomorphix analizē izmantotie apzīmējumi. Par piemēru izmantota bruņuzivs *B. leptochaira curonica* Gross LDM Nr. 98 – 11. Mēroga lineāla garums 10 mm.

Apzīmējumi:

- Nu a, Nu b – Nu plātnes priekšējais sānu stūris labajā un kreisajā pusē;
- Nu a1, Nu b1 – Nu un Pp plātnes priekšējais stūris labajā un kreisajā pusē;
- csl a, csl b – centrālā sensorā kanāla krustojšanās vieta ar Nu sānu malu labajā un kreisajā pusē;
- Pn a, Pn b – Nu plātnes sānu stūris labajā un kreisajā malā;
- Pp b – Pp kaula plātnes tālākā izliekuma vieta;
- csl a1, csl b1 – centrālā sensorā kanāla sākuma vieta labajā un kreisajā pusē;
- Pn a1, Pn b1 – labās un kreisās sānu malas dziļākā ieliekuma vieta;
- d.end a, d.end b – labā un kreisā endolimfātiskā kanāla atveres vieta;
- soc a, soc b – virspakauša jutīgās līnijas krustojšanās vieta ar sānu malu labajā un kreisajā pusē;
- Pn a2, Pn b2 – sānu aizmugurējais stūris labajā un kreisajā pusē;
- Nu a2, Nu b2 – aizmugurējās malas sānu stūris labajā un kreisajā pusē;
- Nu a3 – pakauša plātnes gludās daļas priekšējās malas vidus;
- Nu b3 – aizmugurējais izaugums.

Nu plātnes rekonstrukcija veikta pamatojoties uz to, ka LDM kolekcijā atrodas Nu plātnes, kā arī *B. jeremejevi* paleontoloģiskajā materiālā ir zināma viena Nu plātnes, kuru nevar izmantot „Biomorphix” analizē.



2. attēls. MxL plātnes rekonstrukcija un Biomorphix analizē izmantotie apzīmējumi. Par piemēru izmantots botriolepīds *B. leptocheira curonica* Gross LDM Nr. 89 – 2. Mēroga lineāla garums 10 mm.

Apzīmējumi:

ADL a – plātnes priekšējās malas pārklāšanās virsmas ar ADL plātņi tālākais izvirsījums;

AMD a – priekšējais sānu stūris;

oa ADL – pārklāšanās virsmas ar ADL plātņi lielākais platums;

dlr a – dorsolaterālā vaļņa krustošanās vieta ar priekšējo malu;

dlg a – muguras sensorā kanāla krustošanās vieta ar MxL sānu malu;

AMD b – sānu stūris;

PMD a – vieta, kur sākas pārklāšanās virsma ar PMD plātņi;

dlg b – muguras sensorā kanāla nobeiguma vieta;

oa PMD – pārklāšanās virsmas ar PMD plātņi dziļākais ieliekums;

PMD b – vieta, kur izbeidzas pārklāšanās virsma ar PMD plātņi;

ADL b – pārklāšanās virsmas ar ADL plātņi priekšējās malas sānu stūris;

lcg a – galvenā sānu kanāla krustošanās vieta ar priekšējo malu;

PVL a – pārklāšanās virsmas ar PVL plātņi priekšējais punkts;

lcg b – galvenā sānu kanāla lielākā izliekuma vieta;

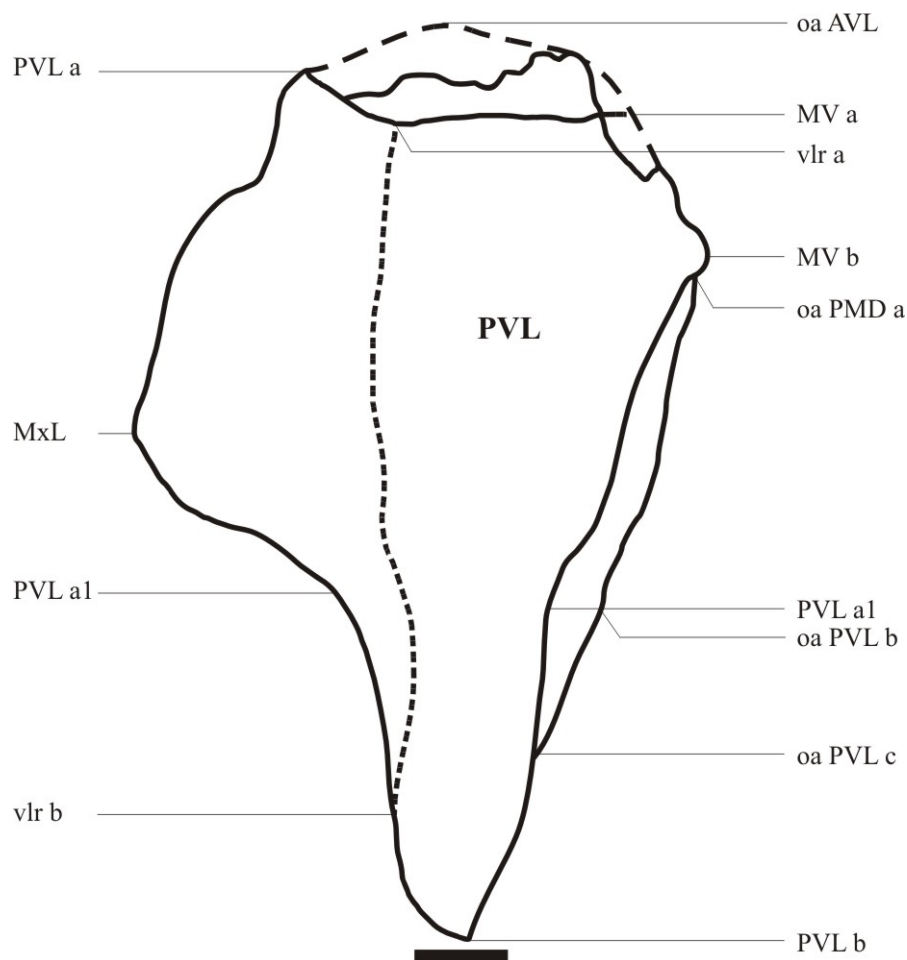
oa PVL – vieta, kur ir vislielākā pārklāšanās virsma ar PVL plātņi;

PVL b – pārklāšanās virsmas ar PVL aizmugurējais punkts;

lcg c – galvenā sānu kanāla krustošanās vieta ar MxL plātnes apakšējo malu;

cu – plātnes aizmugurējās malas izliekuma dziļākā vieta.

Tikai divi labās puses MxL kauli pārstāvēti *B. leptocheira curonica* materiālā LDM kolekcijā. Savukārt KZC ĢI kolekcijā tikai viens *B. jeremejevi* labās puses MxL kauls. Pārklāšanās virsmas MxL plātnei mērāmas tikai gadījumos, kad tās ir saglabājušās un ir atpazīstamas.



3. attēls. Kreisās puses PVL plātnes rekonstrukcija un Biomorphix analīzē izmantotie apzīmējumi. Par piemēru izmantots botriolepīds *B. leptocheira curonica* Gross LDM Nr. 98 – 45. Mēroga lineāla garums 10 mm.

Apzīmējumi:

oa AVL – PVL plātnes pārklāšanās virsmas ar AVL plātņi tālākais izvirzījums;

MV a – priekšējais mediālais stūris;

vlr a – vēdera sānu kantes un priekšējās malas krustošanās vieta;

MV b – PVL plātnes mediālais stūris;

oa PMD a – pārklāšanās virsmas sākums ar labās puses PVL plātņi;

PVL a1 – ieliekuma vieta, kur vislielākais pārklāšanās virsmas platums ar labās puses PVL plātņi;

oa PVL b – pārklāšanās virsmas ar pretējās puses PVL plātņi mediālais stūris, kur lielākais pārklāšanās virsmas platums;

oa PVL c – pārklāšanās virsmas ar pretējās puses PVL plātņi aizmugurējais punkts;

PVL b – plātnes pakaļējais vidējais stūris;

PVL a – sānu plātnes priekšējais stūris;

MxL – sānu plātnes pakaļējais stūris;

vlr b – vēdera sānu kantes un vēdera plātnes krustošanās vieta.

Kreisās puses PVL kauli zināmi tikai no *B. leptocheira curonica* pārstāvjiem - 4 kreisās puses PVL kauli.