

Latvijas Universitātes  
Ģeogrāfijas un Zemes zinātnes fakultāte  
Ģeoloģijas nodaļa

## **BAKALaura DARBS**

HOLOPTYCHIIDAE DZIMTAS DAIVSPURZIVIS (*POROLEPIFORMES*) NO LATVIJAS  
AUGŠĒJĀ DEVONA KETLERU SVĪTAS NOGULUMIEM

Autors: Tatjana Visotina

Stud. apl. tv06002

Darba vadītājs:

Profesors, Dr.geol. Ervīns Lukševičs

RĪGA 2022

## SATURS

IEVADS .....	5
1. LITERATŪRAS APSKATS .....	7
1.1. Ketleru svītas nogulumiežu izplatība, veidošanās apstākļi.....	7
1.2. Pētījuma teritorijas ģeoloģiskās uzbūves īpatnības .....	10
1.3. Porolepiformo zivju (dzimta <i>Holoptychiidae</i> ) daudzveidība un skeleta elementu izplatība Ketleru svītas Pavāru un Varkaļu ridas nogulumos.....	15
2. POROLEPIFORMO ZIVJU MORFOLOĢISKĀS ĪPATNĪBAS UN MORFOMETRISKĀ ANALĪZE.....	20
3. MATERIĀLI UN METODES.....	23
3.1. Lauka darbi .....	23
3.2. Laboratorijas darbi.....	25
3.3. Kamerālie darbi.....	27
4. SISTEMĀTISKĀ DAĻA. POROLEPIFORMO ZIVJU (DZIMTA <i>HOLOPTYCHIIDAE</i> ) ATLIEKAS KETLERU SVĪTAS PAVĀRU UN VARKAĻU RIDAS NOGULUMIEŽOS .....	29
Morfometriskās analīzes rezultāti .....	50
5. DISKUSIJA. POROLEPIFORMO ZIVJU (DZIMTA <i>HOLOPTYCHIIDAE</i> ) TAKSONOMISKA PIEDERĪBA .....	54
SECINĀJUMI .....	60
PATEICĪBAS .....	61
LITERATŪRAS SARAKSTS .....	62

## Anotācija

Visotina T. 2022. *Holoptychiidae* dzimtas daivspurzivis (*Porolepiformes*) no Latvijas augšējā devona Ketleru svītas nogulumiem.

Bakalaura darbā ir pētītas Ketleru svītas, Pavāru un Varkaļu ridas nogulumiežos sastopamo porolepiformo daivspurzivju (dzimta *Holoptychiidae*) atliekas, raksturota to izplatība, daudzveidība, morfoloģiskās īpatnības un veikts salīdzinājums ar citur pasaulē atrastajām un literatūrā aprakstītajām zivīm. Lielākā uzmanība pievērsta *Holoptychius* ģints pārstāvjiem, kuru atliekām ir precizēta to taksonomisko piederība.

Pētījumā izmantoti materiāli no trīs Ketleru svītas mugurkaulnieku atlieku atrodnēm. Lauka darbi veikti 2019. un 2021. gadā, kad darba autore piedalījās materiālu no atseguma Pavāri-2 Cieceres krastā netālu no Paksītes ietekas vākšanā un preparēšanā. Papildus tika izmantots materiāls no atseguma Pavāri-1 gar Cieceri pretī Pavāru mājām un Ketleru atsegumiem gar Ventu. Noteikta visu *Holoptychiidae* dzimtas zivju skeleta elementu piederība, morfoloģijas analīzei atlasītas ģints *Holoptychius* atliekas, kuras līdz šim netika detalizēti pētītas, un veikta šo atlieku morfoloģiskā un morfometriskā analīze. Ņemot vērā morfometriskās analīzes rezultātus, ir secināts, ka *Holoptychius* ģints zivju kauli no Ketleru un Pavāru atsegumiem visticamāk pieder vienai sugai. Salīdzinot Ketleru svītā atrastās *Holoptychius* atliekas ar literatūrā aprakstītajām, kā arī balstoties uz morfometrisko analīzi, tās tika noteiktas kā piederīgas *Holoptychius ex gr. nobisissimus*, ņemot vērā vispārējo līdzību ar *Holoptychius nobilissimus* no Skotijas, kas atrasta tikai nedaudz senākos nogulumos. Tomēr nevar izslēgt, ka *Holoptychius* no Ketleru svītas pieder sugai *Holoptychius jarviki* no Kvebekas, Kanāda, bet skaidri un pēc daudzām pazīmēm atšķiras no *Holoptychius bergmanni* no Arktiskās Kanādas.

Atslēgas vārdi: paleontoloģija, mugurkaulnieki, Famenas stāvs, morfometriskā analīze.

## Abstract

Visotina T. 2022. Sarcopterygian fishes (Porolepiformes, *Holoptychiidae*) from the deposits of the Late Devonian Ketleri Formation of Latvia.

The remains of porolepiform sarcopterygian fishes (family *Holoptychiidae*) occurring in the sedimentary rocks of the Ketleri Formation, Pavari and Varkali members have been studied in the bachelor thesis. Their distribution, diversity, morphological features have been described and a comparison with fishes found elsewhere in the world and described in the literature has been made. The focus is on the genus *Holoptychius*, whose remains have been refined in terms of their taxonomic affiliation.

The material from three localities of fossil vertebrate remains from the Ketleri Formation was used. The fieldwork was carried out in 2019 and 2021, when the author participated in the collection and preparation of materials from the outcrop Pavāri-2 on the bank of Ciecere River near the mouth of the Paksīte River. In addition, material from the outcrop Pavāri-1 along the Ciecere opposite the abandoned Pavāri farmhouse and the Ketleri outcrops along the Venta River were used. The skeletal elements of all fish belonging to the family *Holoptychiidae* were identified; the remains of the genus *Holoptychius*, which have not been studied in detail so far, were selected for morphological analysis, and morphological and morphometric analyses of these remains were carried out. Taking into account the results of the morphometric analysis, it is concluded that the fish bones of the genus *Holoptychius* from the Ketleri and Pavāri localities most probably belong to the same species. Comparison of the remains of *Holoptychius* found in the Ketleri Formation with those described in the literature, as well as morphometric analysis, identified them as belonging to *Holoptychius* ex gr. *nobisissimus*, given the general similarity to *Holoptychius nobilissimus* from Scotland, found only in slightly older sediments. However, it cannot be excluded that *Holoptychius* from the Ketleri Formation belongs to the species *Holoptychius jarviki* from Quebec, Canada, but it clearly and based on many features differs from *Holoptychius bergmanni* from Arctic Canada.

Keywords: paleontology, vertebrates, Famennian, morphometric analysis.

## IEVADS

Piedalīšanās 2019. gada Vasaras skolā lauka paleontoloģijā un izrakumos, kas norisinājās Cieceres kreisā krasta atsegumā netālu no Paksītes ietekas, veicināja autores padziļinātu interesi par paleontoloģiju, tāpēc tika izvēlēta prof. E. Lukševiča ieteiktā kursa darba tēma par daivspurzivju *Holoptychius* atliekām no Latvijas augšējā devona nogulumiem. Pēc kursa darba aizstāvēšanas autore piedalījās izrakumos tajā pašā atsegumā arī 2021. gadā, kad tika iegūts liels mugurkaulnieku atlieku materiāls, ieskaitot dažādu daivspurzivju skeleta elementus (Lukševičs u.c. 2022). Plānotā bakalaura darba tēma ir cieši saistīta ar kursa darba tēmu, bet aptver plašāku jautājumu loku attiecībā uz konkrēti Ketleru svītas nogulumiežos sastopamajām porolepiformo daivspurzivju atliekām.

Apkopojot iepriekšējo pētījumu datus par porolepiformo zivju izplatību Latvijas augšējā devona nogulumiežos, kursa darbā tika atzīmēts, ka Ketleru svītas iežos ir atrastas vismaz trīs šīs kārtas zivju fosīlijas: *Holoptychius cf. nobilissimus* Agassiz un *Glyptolepis? dellei* Gross no Holoptychiidae dzimtas, un *Ventalepis ketleriensis* Schultze no Ventalepididae dzimtas (Visotina 2021). Pēdējā suga samērā nesen tika detalizēti raksturota (Lebedevs, Lukševičs 2017), tāpēc tika nolemts šajā bakalaura darbā raksturot tikai vienas dzimtas – Holoptychiidae – pārstāvju fosilās atliekas, kas iegūtas gan 2019.-2021. gada izrakumos, gan izmantojot iepriekšējos gados Ketleru atsegumos pie Ventas ievāktās fosīlijas, kas glabājas LU Ģeogrāfijas un Zemes zinātnes fakultātes Mineraloģijas-paleontoloģijas laboratorijā.

Bakalaura darba mērķis ir raksturot Ketleru svītas, Pavāru un Varkaļu ridas nogulumiežos sastopamo porolepiformo zivju (dzimta Holoptychiidae) atlieku izplatību, daudzveidību un morfoloģiskās īpatnības, kā arī precizēt to taksonomisko piederību.

Lai sasniegtu mērķi, tika izvirzīti vairāki uzdevumi:

1. apkopot datus par Ketleru svītas nogulumiežu izplatību, veidošanās apstākļiem un raksturot pētījuma teritorijas ģeoloģiskās uzbūves īpatnības;
2. apkopot datus par porolepiformo zivju izplatību Ketleru svītas nogulumiežos, par atlieku daudzveidību un skeleta uzbūves īpatnībām;
3. preparēt 2021. gada lauka darbos ievāktās porolepiformo zivju fosīlijas.
4. apkopot 2021. gada izrakumu rezultātus attiecībā uz porolepiformo zivju atliekām;

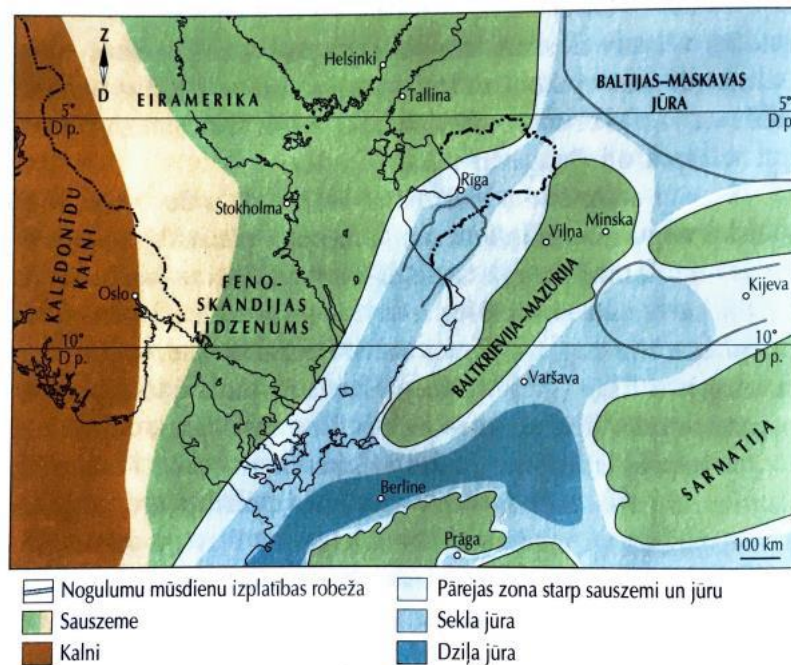
5. izveidot 2019.-2021. gadā Pavāru ridas nogulumos ievākto porolepiformo zivju fosīliju paraugu katalogu;
6. veikt Ketleru svītas iežos, t.sk. arī Ketleru atsegumos, ievākto atlieku fotografēšanu un morfometrisko parametru mērījumus, raksturot atsevišķo skeleta elementu uzbūves īpatnības;
7. salīdzināt Pavāru ridas nogulumos atrasto porolepiformo zivju atliekas ar literatūrā aprakstītām porolepiformo zivju atliekām un mēģināt precizēt Ketleru svītā sastopamo porolepiformo zivju taksonomisko piederību. Iegūto materiālu ir plānots salīdzināt ar materiāliem no šādiem literatūras avotiem: Cloutier, Schultze 1996; Downs et al. 2011, Downs et al. 2013; Jarvik 1972; Miller, Vorobyeva 2004.

# 1. LITERATŪRAS APSKATS

## 1.1. Ketleru svītas nogulumiežu izplatība, veidošanās apstākļi

Devona nogulumi ir plaši izplatīti Baltijas teritorijā, izceļoties zemkvartāra virsmā Igaunijas dienvidos un austrumos, lielākajā daļā Latvijas teritorijās un Lietuvas ziemeļos. Devona nogulumiežu atradnes ir izplatītas visā teritorijā Latvijā, Rīgas jūras līcī un Baltijas jūras akvatorijā. Nogulumu daudzveidība ir īpaši raksturīga Famenas stāvam. Tā nogulumi sastāv no smilšakmeņiem, dolomītiem, dolomītmergēļiem, aleirolītiem, māliem, kaļķakmeņiem un citiem iežiem, kas mijas sarežģītā veidā (Savvaitova 1977).

Paleozoja ērā, devons ir ceturtais pēc kārtas periods, kas sākās pirms 419,2 miljoniem gadu un turpinājās līdz 358,9 miljonu gadiem (Cohen et al. 2013). Silūra beigās un devona sākumā notika nozīmīga kontinentu pārvietošanās, kas būtiski ietekmēja apstākļus Latvijas teritorijā. Austrumeiropa (bijušā Baltijas paleokontinenta teritorija) savienojās ar Laurentiju (Ziemeļameriku) un Avaloniju (Rietumeiropas daļu), savukārt, Gondvāna turpināja virzīties uz ziemeļiem. Rezultātā izveidojās Eiramērikas kontinents, aptverot praktiski visu šodienas Eiropu un Ziemeļameriku (1.1. att.).



1.1.attēls. Eiramērikas paleokontinenta dienvidaustrumu daļa devona beigās, Famenas laikmetā (Lukševičs 2018).

Kaledonijas orogēzes sākumposmā (tas notika silūra vidū-agrajā devonā), Eiramērikas savienšanās robežās notika aktīvi tektoniski procesi, notika Zemes garozas celšanās un krokošanās; tas ietekmēja aktīvus kalnu denudācijas procesus. Denudācijas rezultātā drupu materiāla masas pārvietojās un izgulsnējās kontinenta malu jūrās un piekrastes līdzenumos. No izgulsnējuša drupu materiāla izveidojās biezas sarkano un raibo smilšakmeņu slāņkopas. Vēlajā devonā denudācijas procesa intensitāte samazinājās, siliciklastiskās nogulas vairs neveidojās tik biezas kārtās kā agrajā un vidējā devonā, tāpēc vietām sāka veidoties karbonātiskās nogulas (Kuršs 1994).

Latvijas teritorijā, galvenokārt sauszemes piekrastē, devona periodā dominēja klastisko nogulumu veidošanās. Šajā teritorijā devona griezumā pēc dominējoša iežu litoloģiskā sastāva un sedimentācijas baseinu iežu uzkrāšanās zonalitātes ir iespējams sadalīt divās daļās:

- 1) apakšējā un vidējā devona siliciklastisko nogulumu slāņkopā;
- 2) augšdevona iežu kopā, kas veidojās jauktos karbonātu un drupu materiālu sedimentācijas apstākļos.

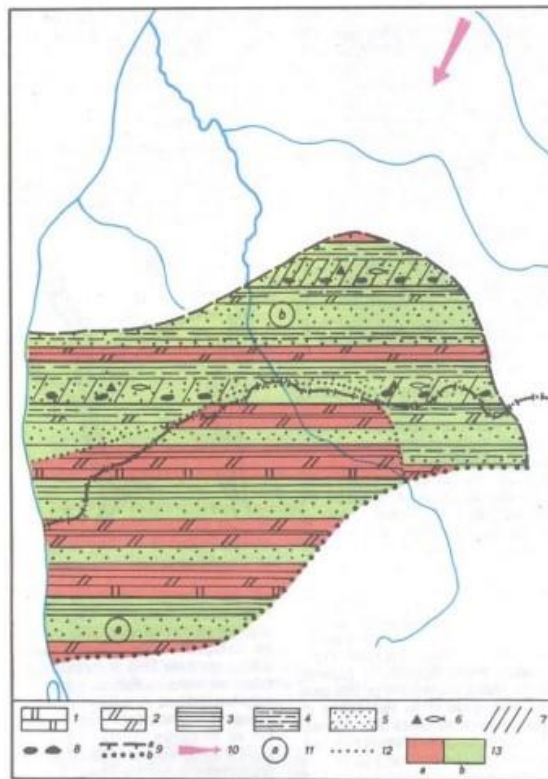
Ņemot vērā, ka pastāvēja atšķirīgi sedimentācijas un organismu dzīves apstākļi, fosilizācijas vide katras nogulumu slāņkopas veidošanās laikā arī bija atšķirīga. Katru slāņkopu raksturo īpatnējie fosiliju kompleksi (Stinkulis, Lukševičs 2018).

Devona periodu mēs varam saukt par “zivju laikposmu”, jo zivju daudzveidība tajā periodā bija bagātīga: bezžokļēni, bruņuzivis, divējādi elpojošas zivis un daivspurzivis, akantodes u.c. Devona ūdens baseini (jūras un citi) bija sekli un ar siltu ūdeni. Klimats mainījās no tropiska līdz karstam semiarīdam, bet pašās devona beigās tas ik pēc kāda laika kļuva sezonāls ar sauso un mitro sezonu (Lukševičs 2017). Baltijas devona baseinā, jūras transgresijas un regresijas, ka arī ūdens pietece no kontinenta, nodrošināja ūdens līmeņa un sāļuma bilances izmaiņas. Nereti devona griezumā ir novērojamas tekstūras un struktūras, kas liecina par seklūdens apstākļiem, viļņu, ūdens straumju, kā arī plūdmaiņu darbību (Pontén, Plink-Björklund 2007; Tovmasjana, Stinkulis 2012).

Devona periodam ir raksturīgas krasas paleoģeogrāfisko apstākļu un nogulumu sastāva izmaiņas. Ņemot vērā Zemes garozas pacelšanos daudzos reģionos, devonu uzskata par tipisko Zemes garozas attīstības posmu, kad sauszemes platības teritorija palielinājās. Skābekļa saturs atmosfērā devonā sasniedza vien 10%. Jau ordovikā vai silūrā izveidojies ozona slānis spēja aizsargāt augus un dzīvniekus no Saules radiācijas un ultravioletā starojuma. Ozona slāņa izveidošanās sniedza dzīvniekiem iespēju apmesties ne tikai seklajos (<10 m) ūdens baseinos, bet arī sauszemē, kura pirms devona bija vāji apdzīvota (Brangulis u.c. 1998).

Senāk uzskatīja, ka Ketleru svīta veidojās jūras regresijas laikā (Brangulis u.c. 1998). Tās nogulumus veido smilšakmeņi, kas mijas ar māliem un aleirolītiem. Ūdens līmenis bija zems, drupu materiāls ir nācis no Baltijas vairoga. Ņemot vērā ūdens sāļuma izmaiņas un nozīmīgo klastiskā materiāla pieplūdi jūrā, vairumam tipisko jūras organismu bija nelabvēlīgi dzīves apstākļi. Svītas nogulumos dominē zivju atliekas, bet Pavāru un Varkaļu ridā ir atrasti arī četrkājainie *Ventastega curonica* (Lukševičs, Zupiņš 2004). Mālainajos, retāk smilšainajos nogulumos ir konstatētas pēdu fosilijas, kuras atstāja racēju organismi, kas veidoja dzīvošanas vai slēpšanās ejas (Meškis 2013; Lukševičs u.c. 2015).

Baltijas reģionālajā stratigrāfijas shēmā Ketleru svīta atbilst Ketleru reģionālajam stāvam. Kartēs Ketleru svītu apzīmē ar indeksu D<sub>3</sub>ktl. Ketleru svīta ir izplatīta Latvijas dienvidrietumu un Lietuvas ziemeļrietumu daļās (1.2. attēls). Svītas biezums mainās robežās no 39 līdz 45 m. Augstums virs jūras līmenim mainās no 92 m v.j.l. ziemeļaustrumu daļā līdz 171 m v.j.l. dienvidrietumu daļā. Ketleru svīta atrodas pa vidu starp Žagares svītu, pārklājot to, un Šķerveļa svītu, kas to pārsedz. Svītas nogulumu atsegumi ir sastopami gar Mālupe (Bērzenes), Ventas un Cieceres upes krastiem un tās pieteku krastos (Savvaitova 1994).



1.2.attēls. Ketleru svītas nogulumu sastāvs un izplatība Latvijas un Lietuvas teritorijā (Savvaitova 1994). Apzīmējumi: 1 – dolomīts; 2 – dolomītmergelis; 3 – māls; 4 – mālainais aleirolīts; 5 –

smilšakmens; 6 – zivju skeletu atliekas; 7 – ieži ar slīpi slānotu tekstūru; 8 – konglomerātu lēcas un slāņi; 9 – Ketleru svītas nogulumu izplatības robežas mūsdienās (a – zem kvartāra nogulumiem, b – zem perma nogulumiem); 10 – galvenie terīgēnā materiāla pieplūdes virzieni; 11 – litoloģiski faciālās zonas; 12 – litoloģiski faciālo zonu robežas; 13 – izgulsnēšanās baseinu ūdens sāļums (a – palielināts, b – samazināts).

Ketleru svītu veido šādi nogulumieži: smilšakmens, māls, aleirolīts un dolomītmerģelis. Nīgrandes ridu, griezuma apakšējo daļu, veido māls, mālains aleirolīts un dolomītmerģelis. Pavāru rida, vidējā svītas daļa, sastāv no vāji konsolidētiem smilšakmeņiem, kuros ir konglomerāta starpslāņi, māliem, aleirolītiem un dolomītmerģeļiem. Augšējā svītas daļa – Varkaļu rida – sastāv no līdzīgiem nogulumiežiem, bet bez konglomerātiem. Par to, ka Ketleru svītas nogulu uzkrāšanu ietekmēja paisuma un bēguma procesi, liecina vizlas kārtiņas uz slīpajiem smilšakmens slānīšiem, plūdmaiņu kopas un citas pazīmes (Lukševičs, Zupiņš 2004).

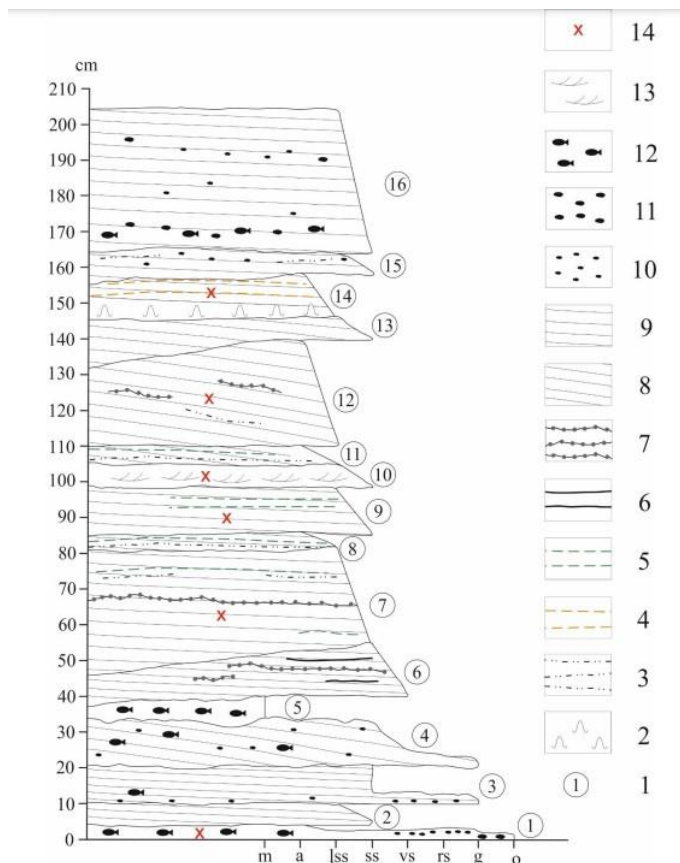
Ketleru laikposmā notikusi jūras baseina regresija, šajā sakarā Baltijā neuzkrājās atklātās jūras karbonātiskas nogulas (Brangulis u.c. 1998). Ketleru laikposmā, baseina ziemeļdaļā dominēja smilšainu un mālainu nogulu uzkrāšanās, bet karbonātu uzkrāšanās dominēja baseina centrālās daļas virzienā (uz dienvidiem). Ketleru laikposma vidū un beigās pieauga klastiskā materiāla pieplūde. Ir arī zināms, ka drupu materiāls nācis no Baltijas vairoga (no ziemeļiem), jo tieši šajā virzienā ir novērota smilšakmeņu graudu izmēru palielināšanās un slīpslāņojuma orientācija uz DDR. Baseins bijis sekls Ketleru laikposmā, par to liecina Fe<sup>3+</sup> savienojumu konkrēcijas, slīpslāņojums un retos gadījumos novērojamais ripsnojums, žūšanas plaisas, kā arī citas pazīmes. Iespējams, ka Ketleru laikposmā Latvijas un Lietuvas teritorijā nogulumi uzkrājās seklā lagūnas tipa baseinā ar ievērojamu drupu materiāla ietekmi (Brangulis u.c. 1998). Savukārt jaunākos pētījumos apstiprinājās liela plūdmaiņu procesu ietekme uz nogulu uzkrāšanos (Lukševičs, Stinkulis 2018), kas ir pretrunā ar iepriekšējo autoru interpretāciju, bet liecina par deltām raksturīgiem apstākļiem.

## 1.2. Pētījuma teritorijas ģeoloģiskās uzbūves īpatnības

### *Pavāru rida*

Litoloģiskās, tafonomiskās un sedimentoloģiskās analīzes rezultāti norāda uz to, ka Baltijas teritorijā augšējā devona nogulumieži veidojās seklas jūras apstākļos. Līdz šim paveiktie pētījumi

liecina, ka arī Ketleru svīta veidojas līdzīgos apstākļos. Kā jau minēts iepriekš, Ketleru svītā nodala trīs ridas, no kurām divu ridu – Pavāru un Varkaļu, nogulumu plašāk atsedzas samērā labi pētītos atsegumos Ventas baseinā. Pavāru ridas ieži atsedzas galvenokārt Cieceres un tās pieteku, t.sk. Paksītes krastos. Atsegums Cieceres kreisajā krastā pretī bijušajām Pavāru mājām kopš 2019. gada tiek apzīmēts kā “Pavāri-1”, jo 2019. gadā aptuveni 400 m lejpus šā atseguma, netālu no Paksītes ietekas tika atrast jauns, nesen noslīdeņa vai nogrūvuma dēļ izveidojies atsegums (1.3. att.), kuram piešķīra nosaukumu “Pavāri-2” (Lukševičs u.c. 2022).



1.3.attēls. Ketleru svītas Pavāru ridas atseguma “Pavāri-2” centrālās daļas ģeoloģiskais griezum. Apzīmējumi: 1 – slāņa numuri; 2 – atūdeņošanas tekstūra; 3 – vizla; 4 – aleirīts (oranži brūna krāsa); 5 – aleirīts (zilgani pelēka krāsa); 6 – māls; 7 – tumši minerāli; 8 – slīpslāņota tekstūra; 9 – lēzena slāņojuma tekstūra; 10 – māla saveltņi grants izmēra; 11 – māla saveltņi oļu izmēra; 12 – fosilijas; 13 – kāpjošais ripsnojums; 14 – parauga ņemšanas vieta (izstrādājusi A.Tarusina 2020).

Veicot Pavāri-1 atseguma pētījumus, ir noteikts, kā erozijas kanālu apakšējā daļa tika piepildīta ar labi šķirotam smalkgraudainam smiltīm, bet augšējā ar vairāk aleirītiska vidēji šķirotā

materiāla (Lukševiĉs, Zupiņš 2004). Sedimentoloģiskie dati, kas iegūti 12 slāņu pētījumā, norāda uz to, ka Ketleru svītas Pavāru ridas ieži veidojušies mainīgos hidrodinamiskajos apstākļos. Sedimentoloģisko pētījumu laikā veiktie slīpslāņojuma mērījumi norāda uz to, ka erozijas kanālu veidoja spēcīga, virzienā no ZZA uz DDR plūstoša straume, kurā izgulsnējies smalkgraudains un aleirītisks materiāls (labi un vidēji šķirots), bez māla daļiņu piejaukuma. Šajos apstākļos erozijas kanāli starp zemūdens grēdām lēni aizpildās ar nogulu masu (Vasiļkova et al. 2012). Materiāla šķirošanās pakāpe un daļiņu izmēri liecina par zemas koncentrācijas plūsmas materiāla transportēšanu. Slīpslāņotās sērijas ir plānas, ar vizlas kārtiņām uz slāņojuma virsmām. Slīpslāņotās sērijas krituma leņķis ir praktiski perpendikulārs erozijas kanāla asij un deva iespēju izvirzīt hipotēzi par iespējamu plūdmaiņu ietekmi.

Specifisks fosiliju izvietojums ar izteiktu orientāciju pēc debesu pusēm, ļauj secināt par vidēji spēcīgas straumes darbību (ātrums ir 0,01-0,2 m/s). Brīžiem, ātrums bijis nepietiekams, lai paceltu no gultnes un orientētu plakani izometriskas un garas fosilās atliekas. Fosilo atlieku labā saglabātības pakāpe liecina par nelielu transporta attālumu. Visticamāk, atlieku apglabāšana notika laika posmos, kad straumes ātrums samazinājās. Smilšakmeņos vērojamas slāņojuma deformācijas, kā arī iekšformācijas konglomerāts ar māla saveltņiem, norāda uz to, ka nogulumu uzkrāšanos ietekmēja nogāžu procesi. Virs nogulumu slāņa, kurā apglabātas fosilijas, atrodas erozijas virsma, virs kuras uzkrājušies ļoti smalkgraudaini smilšakmeņi un mālaini aleirolīti, kas arī liecina par mierīgāku sedimentācijas vidi (Lukševiĉs, Zupiņš 2004).

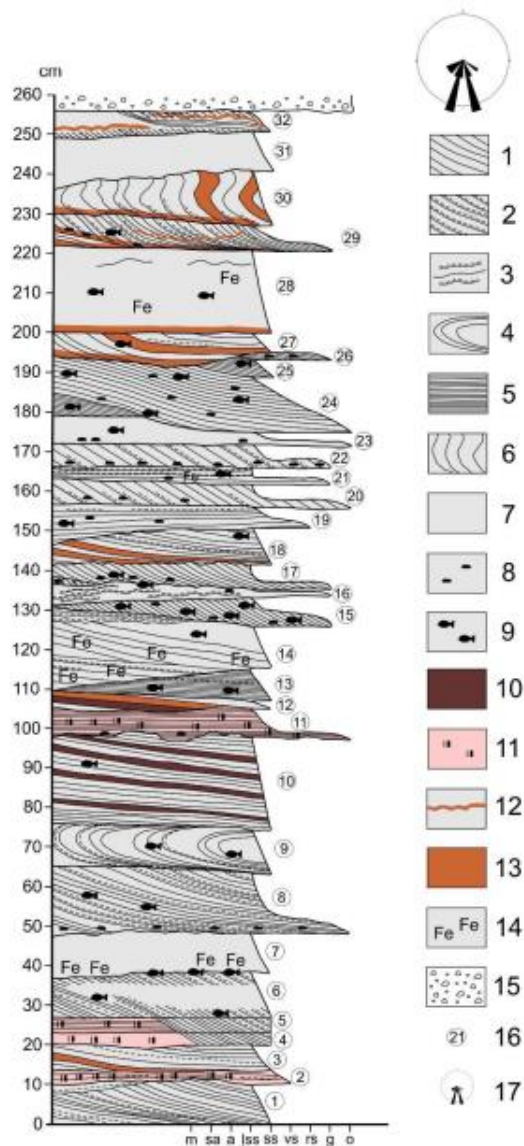
Savukārt 2019.-2021. gadā veiktos pētījumos atsegumā "Pavāri-2" mugurkaulnieku atliekas konstatētas vismaz četros līmeņos vāji konsolidētajos smalkgraudainos smilšakmeņos un aleirolītos (1.3. att.). Starp visām mugurkaulnieku atliekām samērā liela daļa (22,1%) pieder *Holoptychius* ģintis zivīm. Izteikti dominē bruņuzivs *Bothriolepis ciecere* (63,9% no visām atliekām), seko daivspurzivis *Cryptolepis grossi* (7,5%), *Ventalepis ketleriensis* (0,5%), *Glyptopomus bystrowi* (0,5%), *Glyptolepis dellei* (0,3%) un līdz ģintij nenoteikto plaušzivju atliekas (0,5%). Samērā biežas ir *V. curonica* atliekas (3,2%); retāki ir akantožu dzelkšņi (1,0%), kaut gan "*Devononchus*" *tenuispinus* un "*D.*" *ketleriensis* mikroskopiskās zvīņas ir sastopamas ļoti lielā skaitā – vairāk nekā 10 zvīņas smilšakmens gramā (Lukševiĉs u.c. 2022). Šajā atsegumā mugurkaulnieku atliekas samērā labi orientētas paralēli dominējošajam straumes virzienam no ZZA uz DDR, kā arī šķērsām tam, kas varētu liecināt par lielāku plūdmaiņu straumju ietekmi nekā "Pavāri-1" atseguma gadījumā. Tomēr kopumā mugurkaulnieku apglabāšanas un saglabāšanas

apstākļi abās oriktocenozēs no Cieceres krastiem ir ļoti līdzīgi, bet krasi atšķiras no Ketleru atsegumos novērojamiem, kur atsedzas Varkaļu ridas nogulumi (Lukševičs u.c. 2022).

### ***Varkaļu rida***

Varkaļu ridas ieži pārklāj Pavāru ridas nogulumu noskaloto virsmu. Lielākais Varkaļu ridas biežums sasniedz 15 m. Varkaļu rida galvenokārt sastāv no plānslāņu smilšakmeņiem apakšējā daļā un aleiolītiem augšējā daļā. Varkaļu rida atsedzas divos lielos atsegumos gar Ventas upes labo krastu pie bijušajām Ketleru mājām un vairākos nelielos atsegumos Ventas ielejas labā krasta gravās. Ketleru atsegumu virknes kopējais garums ir 300 m, atsegumu augstums – līdz 5 m. Teritorijas ziemeļu daļā atrodas neliela grava, no kuras sezonāli veidojas ūdenskritums ar kopējo augstumu 2 m. Gravas augšdaļā, tās ziemeļu bortā, ir neliela niša jeb ala. Lielākā daļa no galvenā atseguma ir visai zema, tikai tā ziemeļu galā, nogulumu siena sasniedz kopējo augstumu 5 m, taču atsegumi ir labi saskatāmi no upes un teritorijas ziemeļu daļā arī no pretējā krasta. Smilšakmeņu klints samērā labi izceļas uz Ventas un augu valsts fona. Šī Ketleru atseguma daļa ir ģeoloģiski ģeomorfoloģiskas dabas piemineklis (Savvaitova 1994).

Visaugstākais atsegums, kas sasniedz 15 m, atrodas 200 m attāluma no ģeoloģiska pieminekļa. Varkaļu ridas aprakstītās zivju atliekas tika savāktas dienvidu atsegumā, galvenokārt no atseguma Nr. 2 griezuma lejas daļas (1.4. att.). Šo atsegumu veido gaiši pelēkas līdz gandrīz baltas krāsas smilšakmens. Smilšakmens sastāv no smalkgraudainās līdz vidēji graudainās, vidēji labi šķīrotās smilts, ar aleirīta un grants piejaukumu un retiem oļiem (līdz 4 cm diametrā). Starpslāņus veido zaļgani pelēka māla un dolomīta ieslēgumi. Paralēli starpslāņiem novērojams merģelis ar sarkanīgā dolomīta ieslēgumiem un dolomīta cementu (Lebedevs, Lukševičs 2017). Slīpslāņojums orientēts uz dienvidrietumiem. Smilšakmens satur daudz mugurkaulnieku atliekas: *Bothriolepis ciecere* Lyarskaja (parasti); bagātīgi akantodes “*Devononchus*” *tenuispinus* (Gross), “*D.*” *Ketleriensis* Gross, *Haplacanthus* sp. (pēc Upeniece 2010 datiem: Lebedev, Lukševičs 2017); bagātīgi sastopami porolepiformi *Holoptychius* sp., *Ventalepis ketleriensis* Schultze, retāk *Glyptolepis? Dellei* (Gross) [bijušais *Onychodus dellei* (Lebedevs 1995a)] u.c. (Lebedevs, Lukševičs 2017). Bez zivju un četrkājaino atliekām, Ketleru atsegumā ir atrastas racēju organismu atstātās pēdas – alas (Lukševičs u.c. 2015), kā arī seno augu eksistences pazīmes – rizokrēcijas, kas izveidojās pēc nezināmo amfibiotisko augu sakņu atmiršanas (Lukševičs 2021).



1.4. attēls. Ketleru svītas Varkaļu ridas dienvidu atseguma ģeoloģiskais griezum. Apzīmējumi:

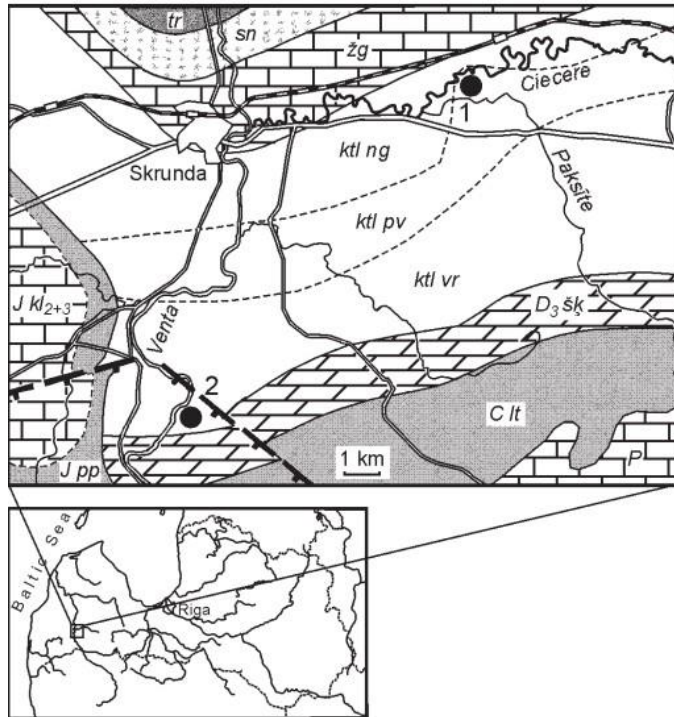
1 – slīpslāņots smilšakmens; 2 – slīpslāņots smilšakmens ar vizlas kārtiņām gar slīpo slānīšu virsmu; 3 – smilšakmens ar viļņoti slāņotu tekstūru; 4 – smilšakmens ar konvolūtu tekstūru; 5 – smilšakmens ar horizontāli slāņotu tekstūru; 6 – smilšakmens ar rekonvolūtu slāņojuma tekstūru; 7 – smilšakmens ar masīvu tekstūru; 8 – mālaini aleirītiska materiāla saveltņi; 9 – zivju fosīlijas; 10 – dolomīta garoziņas; 11 – dolomīta cements; 12 – līzeganga joslas; 13 – smilšakmens slānīši ar vienmērīgi izplatītiem dzelzs savienojumiem; 14 – nevienmērīgi izplatīti dzelzs savienojumi; 15 – aluviālie nogulumi; 16 – slāņa numuri; 17 – rozēs diagramma (Mačute 2017).

### 1.3. Porolepiformo zivju (dzimta *Holoptychiidae*) daudzveidība un skeleta elementu izplatība Ketleru svītas Pavāru un Varkaļu ridas nogulumos

Ketleru svītas veidojumu stratigrāfiju un fosilijas ģeologi un paleontologi pēta jau vairāk nekā 70 gadus. Ir zināmas divas Ketleru svītas atsegumu izplatības vietas, kas ir īpaši bagātas ar mugurkaulnieku fosilijām: Ketleru atsegumi pie Ventas upes pie bijušām Ketleru mājām un virkne atsegumu gar Cieceres upi iepretim bijušajām Pavāru mājām (1.5. att.).

Pirmie izrakumi Ketleru svītas nogulumu atsegumos notika vēl pirms Otrā pasaules kara, un turpinās līdz mūsdienām (Gross 1942; Lyarskaya, Savvaitova 1974; Vorobyeva 1962, 1975; Lukševičs 1992). Pēdējos gados zinātniskā interese par Ketleru svītu ir ievērojami pieaugusi pēc pirmo četrkājaiņu fosiliju atklāšanas (Ahlberg, Lukševičš and Lebedev 1994; Ahlberg, Lukševičš 1998; Lukševičš, Ahlberg and Clack 2003). Mugurkaulnieku fosilijas Pavāri-1 atsegumā 1970. gadā pirmo reizi izraka Ļubova Ļarska, un kopā ar Ludmilu Savvaitovu tika noteikts Ketleru svītas stratigrāfiskais iedalījums (Lyarskaya, Savvaitova 1974). Turpmākajos gados izrakumus organizēja Ļubova Ļarska (1970. un 1973. gadā) un E. Lukševičs sadarbībā ar paleontologiem no Latvijas Dabas muzeja, Dabas muzeja Londonā, Paleontoloģijas institūta (Maskava), Kembridžas Universitātes, Naftas ģeoloģijas institūta (Novosibirska), 1984., 1988., 1989., 1991., 1995., 2001., 2002., 2004., 2011. gadā un visbeidzot 2013. gadā, ievērojami papildinot mugurkaulnieku materiālu. Piezīmes par faunas sastāvu tika publicētas kopā ar pirmo *Ventastegas* aprakstu (Ahlberg, Lukševičš and Lebedev 1994). Pavāri-1 atseguma fosilās kopas ir svarīgas, lai izprastu vēlā devona mugurkaulnieku paleoekoloģiju Baltijas paleobasēnā. Tagad Pavāri-1 atsegums ir dabas piemineklis, kas vairs netiek aktīvi pētīts; 2001., 2002. un 2004. gadā tur veica dažus sedimentoloģiskos un tafonomiskos pētījumus (Lukševičs, Zupiņš 2004), kur sniegts pilnīgākais Pavāri-1 atseguma ģeoloģiskās uzbūves, organismu atlieku tafonomijas un faunas sastāva apraksts.

Lielākā fosila materiāla daļa gan no Ketleri, gan no Pavāri-1 tiek glabāta Latvijas Dabas muzejā, krājumos Nr. 57 (Ketleri) un Nr. 81 (Pavāri-1), un daži eksemplāri tika deponēti Dabas vēstures muzejā (Londona) (Lukševičs, Zupiņš 2004).



1.5.attēls. Latvijas un Skrundas apkārtnes karte, kurā redzamas fosilās atrašanās vietas Ketleru svītā (1 – Pavāri-1, Pavāri-2; 2 - Ketleri). Stratigrāfisko vienību saīsinājums: ktl ng, Nigrandes rīda; ktl pv, Pavāru rīda; ktl vr, Varkaļu rīda; sn, Sniķeres svīta; tr, Tērvetes svīta; D3 šķ, Šļerveļa svīta; žg, Žagares svīta, visas vienības - augšdevons, Famenas stāvs; C lt, Lētīzas svīta, karbons; P – Naujoji Akmenes svīta, perms; J kl2+3, Kelovejas stāva vidējais un augšējais pastāvs; J pp, Papiles svīta, Kelovejas stāva apakšējais pastāvs, juras periods (Lukševičs, Zupiņš 2004).

Labākās fosilijas tika atrastas Pavāru atsegumos, kur tika izrakti vairāk nekā tūkstoš fosilo mugurkaulnieku paraugu vairākās lauka sezonās. Mugurkaulnieku fosilijas tika savāktas galvenokārt, lai izpētītu kopas faunas sastāvs un dažādu taksonu morfoloģiju. Pavāri-1 atsegumā 1988. un 2001. gadā tika savākta tafonomiskā un sedimentoloģiskā informācija. Vairāk nekā 900 īpatņu ir noteikti vispārīgā/sugas līmenī. Tika pētīta atlieku izplatība, mugurkaulnieku atlieku šķirojums, orientācija, saglabāšanās pakāpe un abrāzija. Dati par fosiliju telpisko izplatību, kaulu un skeleta fragmentu šķirošanu un azimutālo orientāciju ievākti 1988. un 2001. gadā; kopā iegūti 325 fosilo kaulu orientācijas mērījumi ( Lukševičs, Zupiņš 2004.). Pavāri -2 atsegumā līdzīgi dati tika iegūti 2019. un 2021. gadā, kas ļauj salīdzināt abās atradnēs iegūtos tafonomiskos datus.

Pavāri-1 atsegumā sastopamās galvenokārt nelielas noapaļotas zivju un nodilušas četrkājaino atliekas, kā arī lielāku kaulu fragmenti, bet tika atrasti arī vairāki savstarpēji savienotu skeleta elementu paraugi, piemēram, divi daļēji saglabājušies *Bothriolepis ciecere* skeleti, daivspurzivju

un četrkājainā apakšzokļi un citas atliekas. Vairāku izrakumu laikā ir savākts bagātīgs fosilo mugurkaulnieku materiāls: vidukļa un galvaskausa bruņu fragmenti un atsevišķi bruņuzivs *Bothriolepis ciecere* galvas un vidukļa vairoga kauli; akantožu “*Devononchus*” *ketleriensis* Gross un “*D.*” *tenuispinus* (Gross) dzelkšņi un zvīņas, kā arī vismaz vēl vienas akantožu sugas zvīņas; daivspurzivju *Holoptychius* cf. *nobilissimus* Agassiz, *Ventalepis ketleriensis* Schultze, *Glyptopomus bystrowi* (Gross), *Cryptolepis grossi* Vorobyeva, *Platycephalichthys* sp. zvīņas un reti disartikulēti galvas kauli; plaušzivs *Orlovichthys* cf. *limnatis* Krupina parasfenoids; četrkājainā *Ventastega curonica* Ahlberg, Lukševičs et Lebedev paliekas un Tetrapoda gen. indet. (Ålbergs un citi 1994). Mugurkaulnieku kopu salīdzinājums no Ketleru un Pavāru atsegumiem ļāva nonākt pie secinājuma, ka, visticamāk, divas orktocenozes radušās no vienas un tās pašas paleobiocenozes, bet tās atšķiras galvenokārt ar atlieku transportēšanas raksturu un apbedīšanas apstākļiem (Lukševičs 1992). Kopumā bruņuzivju īpatsvars atšķiras dažādos savākšanas gados, veidojot no 47% līdz 97% no kopējā atlieku skaita (1. tabula).

No Porolepiformes kārtas zivīm atsegumā Pavāri-1 tika identificēti šādi taksoni: *Holoptychius* cf. *nobilissimus* Agassiz un *Ventalepis ketleriensis* Schultze.

1.tabula.

Mugurkaulnieku atlieku skaits un minimālais īpatņu skaits no Pavāri-1 atseguma 1970., 1973., 1988., 1991. un 1995. gada izrakumiem (pēc: Lukševičs 1992 un Lukševičs 1995).

Taksons	1970	1973	1988	1991	1995	Kopā	Īpatņu procentuālais daudzums	Minimālais īpatņu skaits no visiem izrakumiem
<i>Bathriolepis ciecere</i>	152	210	107	74	121	664	73,0	87
Akantodes	0	0	1	0	1	2	0,2	2
<i>Holoptychius</i> cf. <i>nobilissimus</i>	39	3	13	7	34	96	10,6	4
<i>Ventalepis ketleriensis</i>	0	0	2	2	8	12	1,3	1
<i>Glyptopomus ? bystrowi</i>	0	1	0	0	1	2	0,2	1
<i>Cryptolepis grossi</i>	2	0	3	24	59	88	9,7	4
<i>Orlovichthys</i> cf. <i>limnatis</i>	1	0	0	1	1	3	0,3	2
<i>Vantastega curonica</i>	3	2	4	5	28	42	4,6	9

\*Neidentificēti īpatņi, paleoniskoīdu un akantožu zvīņas nav iekļautas.

*Holoptychius* cf. *nobilissimus* ir otrais (pēc *Bothriolepis ciecere*) izplatītākais taksons pēc īpatņu sastopamības, kura atlieku skaits ir vairāk nekā viena desmitā daļa no kopējā skaita. No *Holoptychius* atliekām galvenokārt atrodamas zvīņas, savukārt, galvas, žokļu un plecu joslas kauli ir sastopami retāk.

“Pavāri-2” atsegumā ir konstatētas 403 mugurkaulnieku atliekas, 95% no tām ir noteiktas vismaz līdz ģintij. Izrakumos rezultātā ir identificēti 11 taksoni: visvairāk atlieku pieder bruņuzivij *Bothriolepis ciecere* (63,9% no visām atliekām), otro vietu aizņem daivspurzivis *Holoptychius* cf. *nobilissimus* (22,1%), *Cryptolepis grossi* (7,5%), *Ventalepis ketleriensis* (0,5%), *Glyptopomus bystrowi* (0,5%), *Glyptolepis dellei* (0,3%) un plaušzivju atliekas, kurus nav iespējams noteikt līdz ģintij (0,5%). Papildus tam ir *V. curonica* atliekas (3,2%) un reti akantožu dzelkšņi (1,0%). Ļoti lielā skaitā, vairāk nekā 10 zvīņas smilšakmens gramā ir sastopamas “*Devononchus*” *tenuispinus* un “*D.*” *ketleriensis* mikroskopiskās zvīņas. “Pavāri-2” ir lielāks *Holoptychius* daudzums un nedaudz mazāks *Bothriolepis* un *Ventastega* skaits nekā “Pavāri-1”. Attiecībā uz minimālo indivīdu skaitu (MNI) “Pavāri-2” oriktocenozē dominē *Bothriolepis ciecere* (ne mazāk kā 28 īpatņu, kas sastāda 66,7%), pārējās sugas no 1 līdz 4 indivīdiem (Lukševičs u.c. 2022).

Pirmais, kurš aprakstīja mugurkaulnieku atliekas augšējā devona nogulumos Ventas krastos pie Ketleriem, bija V. Gross (1933). Sava 1942. gada darbā Gross ir atzīmējis *Bothriolepis* cf. *ornata* (tagad noteiktas kā *B. ciecere*), daivspurzivju *Panderichthys bystrowi* Gross, 1941 (pašlaik tiek uzskatītas par piederīgām *Glyptopomus bystrowi* un *Ventastega curonica*; E. Lukševiča pers.ziņojums) un *Osteolepis?* (= *Cryptolepis grossi*) atlieku klātbūtni. Atsegumā Ventas labajā krastā pie bijušajām Ketleru mājām bagātīgie fosiliju materiāli tika vākti izrakumos D. Obručeva (1957.g.), Ļ. Ļarskas (1970. un 1973.g.), E. Zuimačas (1984.g.), E. Lukševiča (1988., 2014., 2016. g.) vadībā. Par savākto materiālu lielāko daļu tika publicēti raksti vai ziņojumu tēzes: Lukševičs, 1992, 2001; Upeniece, 2010; Vorobyeva, 1975, u.c. Dati par mugurkaulnieku sastāvu ir apkopoti E. Lukševiča un I. Zupiņa darbā (2004).

2014. gadā izrakumos Ketleru atsegumā Ventas labajā krastā tika atrasti vairāki tūkstoši dažādu mugurkaulnieku atsevišķi skeleta elementi, kā arī vairāki desmiti pēdu fosiliju. Fosilijas glabājas LU Ģeoloģijas muzejā (kolekcijas Nr. GM-290). Ir identificēti šādi mugurkaulnieku taksoni: *Bothriolepis ciecere*; *Chelyophorus* sp. (vēlāk identifikācija atzīta par kļūdainu: Lukševiča pers.ziņojums); „*Devononchus*” *ketleriensis* un „*D.*” *tenuispinus*; *Haplacanthus* sp.; *Orlovichthys* cf. *limnatis*; *Holoptychius* sp.nov. (senāk uzskatīta par *Holoptychius* cf. *nobilissimus*); *Ventalepis ketleriensis*; *Glyptopomus bystrowi*; *Cryptolepis grossi*; *Ventastega*

*curonica*; papildus tam divu veidu ihnotaksoni: *Planolites* Nicholson (1873) isp. un *Palaeophycus* Hall (1847) isp.

Atrastā daivspurzivju materiālā dominē *Holoptychius* sp. zvīņas. Tika atrasti atsevišķi galvaskausa un plecu joslas skeleta kauli, ka arī vairāki savstarpēji savienotu skeleta elementu bloki: apakšžokļa daļa un postparietālais vairogs ar tam piestiprināto smadzeņu kapsulas otikookcipitālo nodalījumu. Materiāla sākotnējā analīzā tika izvirzīta hipotēze, ka *Holoptychius* atliekas pieder jaunai porolepiformo daivspurzivju sugai. Daivspurzivju materiālā var identificēt *Cryptolepis grossi* (ar kosmīnu) un *Glyptopomus bystrowi* (bez kosmīna) nelielas rombiskas zvīņas.

Pētāmā Ketleru atseguma materiālā nav iespējams aprēķināt minimālo indivīdu skaitu (MNI) dēļ tā, ka mugurkaulnieku atliekas ir pārskalotas, ļoti fragmentāras un iespējams pārgulsnētas. Ir iespējams tikai aptuveni novērtēt dažādu zivju un četrkājainā īpatņu skaita proporcijas. Pēc MNI attiecībām Ketleru oriktocenozes struktūra atšķiras no Pavāru atsegumu oriktocenozes, bet pēc taksonu sastāva abas oriktocenozes ir gandrīz identiskas (Lukševičs, Zupiņš 2004).

## 2. POROLEPIFORMO ZIVJU MORFOLOĢISKĀS ĪPATNĪBAS UN MORFOMETRISKĀ ANALĪZE

Porolepiformās zivis (kārtā Porolepiformes) pieder daivspurzivju apakšklasei, kas ir progresīva zivju grupa. Visām kaulzivīm raksturīgs atšķirīgas pakāpēs pārkaulojies iekšējais skelets. Galvas un plecu joslas kauli aktīvi piedalās barošanas un elpošanas procesā. Viscerālais skelets sastāv no žokļa, zemmes un žaunu lokiem, papildus tam ir arī specifisks veidojums – žaunu vāks. Regulāri notiek zobu maiņa. Porolepiformām zivīm ir peldpūslis. Porolepiformo zivis pārstāvji aktīvi peldēja, meklējot upurus, tiem bija smaga miesas uzbūve un biezas zvīņas, un tās apdzīvoja sekļus piekrastes ūdeņus (Lukševičs 1999).

Porolepiformām zivīm ir raksturīgi lieli izmēri (no 1 līdz pat 4 m garumā), relatīvi īss un augsts smadzeņu kapsulas priekšējais bloks (etmosfenoīds), mazas vai vidēji lielas orbītas, kas izvietotas galvas sānos vai nedaudz tuvāk galvas augšējai virsmai. Purngalā ir daudz nelieli kauliņi. Apakšžoklis ir relatīvi plats, vidēji iegarens, apakšžokļa garums ir 5-6 reizes lielāks nekā augstums. Apakšžoklī ir trīs vainaga kauli, katrā vainagu kaulā ir viens liels zobs, vizuāli tās atgādina ilkņus. Zobu kaulā ir daudz nelielu zobu, kas neturpinās līdz žokļa priekšējam galam. Zivs ķermeni: vidukli, asti un spuru pamatnes klāja ieapaļas zvīņas ar gludu iekšējo virsmu. Kauli un zvīņas ir ornamentētas ar kaula pauguriņiem un viļņveidīgiem valnīšiem (Vorobjova 2004; Lebedev et al. 2009). *Holoptychius* pieaugušiem īpatņiem bija lieli izmēri (2-4 m), relatīvi īss, bet augsts, šķērsgrīzumā vertikāli ovāls ķermenis, ko klāja masīvas noapaļotas zvīņas. Lielas noapaļotas zvīņas brīvo virsmu, ko nepārklāja pārējās zvīņas, klāja kaula pauguriņi vai viegli meandrējoši noapaļoti valnīši. Gar zvīņas brīvās virsmas priekšējo malu mēdz būt neliels asu dentīna pauguriņu lauks (Vorobjova 2004).

Garas smailas krūšu spuras bija izteiktās segmentētās daļās. Samērā liela un vidēji plata galva sasniedza apmēram 1/6 daļu no kopējā ķermeņa garuma. Postparietālais (*postparietale*) - aizpaura vairogs sastāv no diviem aizpaura kauliem, ir apmēram pusotras reizes garāks nekā parietālais (*parietale*) jeb paura vairogs. Apakšžoklī priekšēja daļā ir parasimfizes ar četrām sigmoidālās formas zobu rindām. Augšžokļa lielie zobi (ilkņi) un vainagkaulu lielie zobi ir masīvi, gandrīz taisni, ar lancetveida griezējšķautnēm tuvu virsotnei. Zobi ir izteikti izlocīti vidusdaļā, bet gandrīz apaļi pie pamatnes un tie ir stingri piestiprināti žoklim (Lebedev et al. 2009).

Pētījumos tika atrastas dažās fosilijas ar *Holoptychus* kodumiem, no kuriem ir iespējams secināt, ka zivīm bija spēcīgs kodums. Galvaskausa kaulus sedza atsevišķi noapaļotie kaula

pauguriņi, plecu joslas kaulus – pauguriņi vai viļņveidīgi valnīši ar stipri noapaļotām korēm (Vorobjova 2004).

Devonā evolūcijas gaitā Porolepiformes kārtas zivīm novēro pāreju no blīvi savienotām biežām un rombiskām zvīņām ar kosmīnu uz vairāk plānām un noapaļotām zvīņām bez kosmīna (Jarvik 1980; Mondejar-Fernandez and Clement 2012).

Porolepiformām zivīm zobi bija spēcīgi sakrokoti un aizpildīti ar palīgkaulu. Divas smadzeņu kapsulas ir savienotas ar intrakraniālo savienojumu. Deguna dobumi atrodas viens no otra attālumā un ir atvērti caur šaurām atverēm. Kopumā porolepidīdu zivīm zvīņas un dermālie kauli un zvīņas ir pārklāti ar vienmērīgo dentīna slāni, kas, savukārt ir pārklāts ar biezu emaljas kārtiņu, tomēr holoptihīdiem šāda slāņa nav (Janvier, 1996).

Uzskatāms, ka *Holoptychius* ģints bija plaši izplatīts kosmopolītisks daivspurzivju taksons. *Holoptychius* zvīņas pieder pie viegli atpazīstamām fosilijām, un veido nozīmīgo daļu no visu augšējā devona zivju atlieku kolekcijām (Mondéjar-Fernández, Meunier 2020). Zvīņu plānslīpējumu pētījumos tika konstatēts, ka zvīņu bazālā plāksne ir veidota no kolagēna slāņiem ar saplāksnim līdzīgu struktūru. Katrā kolagēna slānī kolagēna šķiedras izkārtotas paralēli, bet divi secīgie slāņi ir sakārtoti ortogonāli, un katrs otrais slānis ir pagriezts  $36^\circ$  leņķī. Šis sakārtojums ir pazīstams kā divšķautņaina saplākšņa struktūra, un ir līdzīgs citām daivspurzivīm (piemēram, *Eusthenopteron* no augšējā devona). Šis sakārtojums saglabājies līdz mūsdienām celakantiem un divējādi elpojošām zivīm. Šī struktūra nodrošina lielu izturību vienlaicīgi ar elastību, kas aizsarga no caurduršanas koduma gadījumā (Mondéjar-Fernández, Meunier 2020).

Morfometrija ir organismu formas un lieluma izpēte, kuru veic izmantojot lineāros mērus: garums, platums, leņķu lielumus, proporcijas u.c. Mūsdienās biežāk izmantotas un attīstītākas morfometrijas paņēmieniem galvenā pamatkomponente ir statistikas metodes bāze, kas sniedz vairāk informācijas par bioloģiskajām formām, modeļiem, dažādiem objektiem un fosilijām. Ir pieejamas dažas programmas, ar kuru palīdzību ir iespējams veikt ģeometrisku morfometriju. Tai skaitā PAST, kuru izmantoja darba autore.

PAST - paleontoloģijas statistikas programma ir izstrādātā, lai veikt zinātnisko datu analīzi ar dažādam funkcijām datu ievietošanai, manipulēšanai, telpiskai analīzei, vienvarianšu un daudzvarianšu statistikai, ekoloģiskai analīzei, laika periodiem, morfometrijai un stratigrāfijai (Hammer 2020).

Morfometriskajiem pētījumiem visbiežāk pielieto sekojošās statistikas analīžu metodes: galveno komponentu analīze (PCA), diskriminantā funkciju analīze (DFA), mainīgo analīze

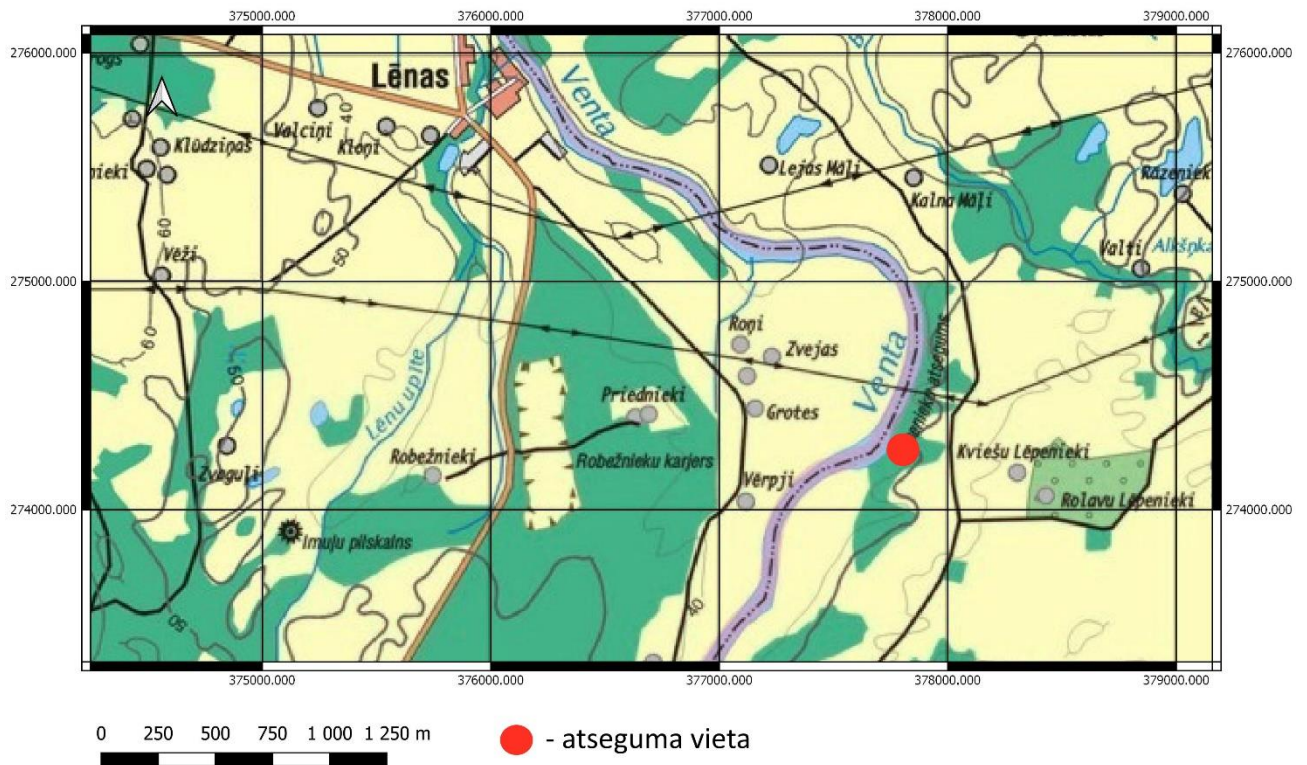
(CVA), formu analīze (GPA), kā arī grupēšanas (klasteru) metodes (K-means) un (Neighbor-joining) metodes (Khosravi et al. 2017). Papildus tam tiek pielietots  $r^2$  noteikšanās koeficients. Noteikšanas koeficients ir mainīgā kopējā dispersijas proporcija, kas izskaidrojama ar regresiju.  $R$  kvadrāts, atspoguļo modeļa piemērotības mainīgajam lielumu, ko tas plāno izskaidrot.

Noteikšanas koeficienta rezultāts svārstās starp 0 un 1. Jo tuvāk tā vērtība ir 1, jo ir lielāka varbūtībā, ka lielāka ir modeļa piemērotība mainīgajam, kuru mēs cenšamies izskaidrot. Un otrādi, jo tuvāk paraugi atšķiras.

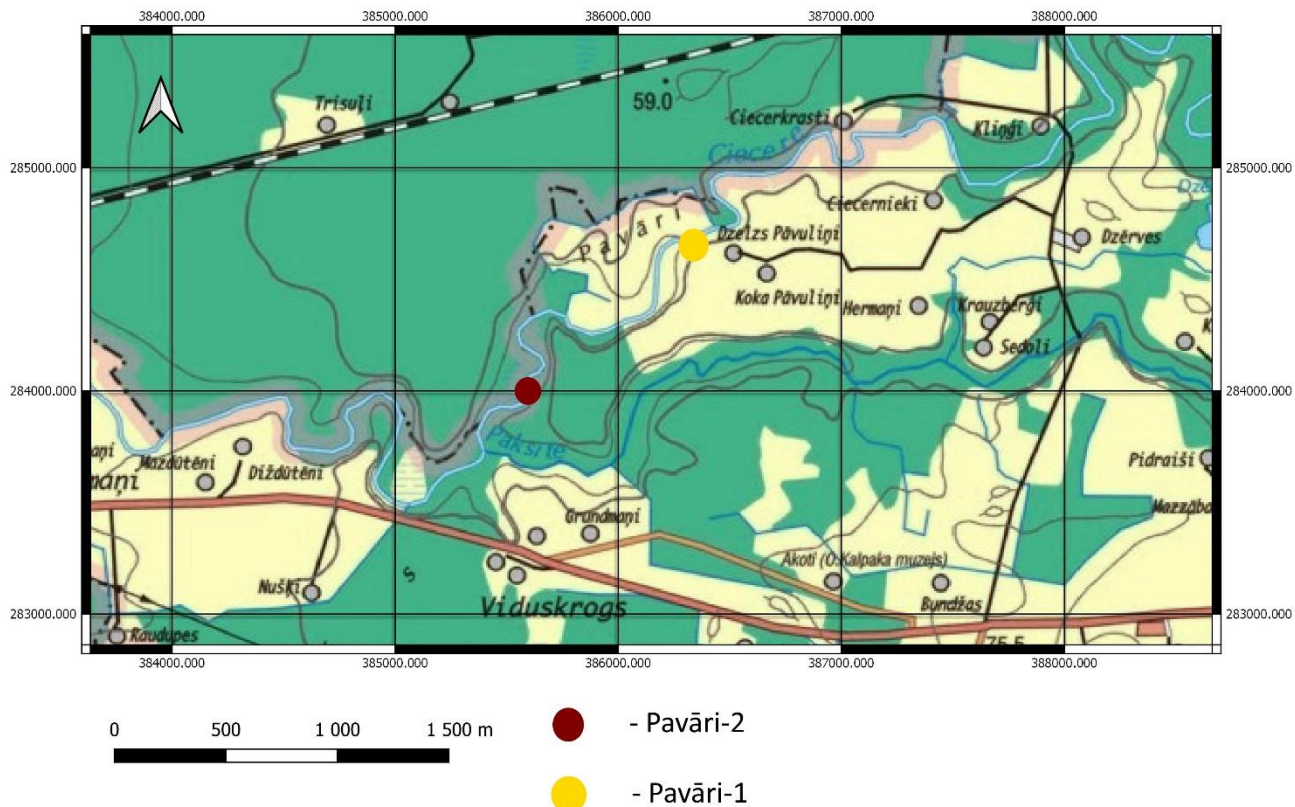
### 3. MATERIĀLI UN METODEDES

#### 3.1. Lauka darbi

Bakalaura darba izstrādei tika izmantotas LU Ģeogrāfijas un Zemes zinātņu fakultātes Mineraloģijas un paleontoloģijas laboratorijas kolekcijas fosilijas, kas tika ievāktas izrakumos pie Ketleriem 2013. un 2016. gadā (3.1.1. attēls) un pie Cieceres 2019.-2021. gadā (3.1.2. attēls). Šī darba autore 2019. gada augustā un 2021. gada jūlija beigās un augusta sākumā piedalījās Vasaras lauka paleontoloģijas skolas veiktajos izrakumos, kurus vadīja profesors E. Lukševičs, kā arī paleontoloģiska materiāla, kas bija iegūts 2019.-2021. gada izrakumos, preparēšanā.



3.1.1.attēls. Ketleru atsegumā Ventas labajā krastā (atseguma atrašanās vieta atzīmēts ar sarkano apli) (izstrādājusi autore QGIS vidē, pamatnei izmantojot ĢZZF karšu servisu – 6 cikla ortofoto).



3.1.2.attēls. Pavāru atsegumu atrašanās vietas (izstrādājusi autore QGIS vidē, pamatnei izmantojot GZZF karšu servisu – Satelītkarte M 1:50 000, LĢIA).

Kad tika atrastas mugurkaulnieku fosiliju pazīmes, atsegumu attīrīja tā, lai labi būtu redzamas slāņkopas. Pēc tam atseguma teritorija bija sadalīta starp lauka skolas dalībniekiem. Tālāk, izmantojot rīkus (špakteļlāpstiņas, nažus un otiņas), tika attīrītas fosilijas.

Atrastās mugurkaulnieku fosilijas tika rūpīgi attīrītas, izmantojot nazi un otiņu. Kad kauls vai tā daļa tika attīrīta tik labi, lai varētu redzēt to formu un ir iespējams identificēt to taksonomisko piederību, fosilijas tika fotografētas un iezīmētas tafonomiskajā atseguma plānā; atsevišķu fosiliju izvietojumu 2021. gadā fiksēja, izmantojot totālo staciju. Lai strukturētu plāna zīmēšanu, izrakumu laukumu daļa kvadrātos. Pārsvārā atrodamais paleontoloģiskais materiāls ir ļoti trausls, un lai izņemtu to nesabojājot, bija nepieciešams sagatavot monolītus.

Lai sagatavotu monolītu, ir nepieciešams ap fosiliju vai fosilijas kopumu izrakt grāvīti, kuru pakāpeniski jāpadziļina līdz 5–15 cm, atbilstoši atrastās fosilijas lielumam (3.4. attēls), nostiprināt ar ģipsi iemērktu auduma strēmeli un droši, nesabojājot kaulus, izņemt. Monolīta

apakšas sagatavošanā izmantoja ar ģipsi piesūcinātas lupatiņas, ar kuru palīdzību monolītu stingri fiksēja, aplīmējot arī vertikālas monolīta malas.



3.4.attēls. Monolīts sagatavošanas sākumstadijā pirms sānu ģipsēšanas (autores foto 2019).

Kad ģipsis ir sacietējis, monolītus akurāti izņēma. Sagatavotie monolīti tika nogādāti LU ĢZZF Mineraloģijas un paleontoloģijas laboratorijā. Monolītu apstrāde un fosiliju mehāniskā preparēšana notika laboratorijas apstākļos.

### **3.2. Laboratorijas darbi**

Laboratorijas pētījums veikts ĢZZF Mineraloģijas un paleontoloģijas laboratorijā. Kaulu materiāls ir ļoti trausls, un kauli bieži vien veido vairākus slāņus, var pārklāt viens otru. Preparēšanā izmantoja speciālajā turētājā nostiprinātās adatas, otiņas, binokulāro mikroskopu “Leica”, speciālo polivinilbutirāla līmi (1% sausās līmes un 96% spirta maisījums) kaulu piesūcināšanai un PVA līmi atlūzu pielīmēšanai (3.5. attēls).



3.5. attēls. Fosilijas (kleitrumi) pirms un pēc preparēšanas (autores foto).

Pēc tam, kad kauls ir izpreparēts, tam tika piešķirts kolekcijas numurs, kuru reģistrēja katalogā. Fosilijas glabājas kastītēs kopā ar etiķetēm (3.6. attēls). Pēc tam, kad kauli ir izpreparēti un tiem piešķirts kolekcijas numurs, izmantojot Vernjē bīdmēru, tika veikti kaulu mērījumi. Parasti tika mērīts lielākais garums un platums, dažos gadījumos arī citi, specifiskie mērījumi.



3.6.attēls. *Holoptychius* sp. atliekas pēc preparēšanas, kas sagatavoti ilgstošai glabāšanai.

Paraugus fotografēja Mineraloģijas un paleontoloģijas laboratorijā ar digitālo fotoaparātu Canon EOS 90D, izmantojot divus objektīvus – Canon 50 mm un Sigma 105 mm F2.8 EX DG Macro OS, izmantojot statīvu. Fotografijas apstrāde tika veikta programmā paint.net, manuāli izgriežot fonu. Leņķu un paraugu no publikācijām mērījumi tika veikti izmantojot programmu ImageJ.

Nemot vērā parauga GM-290-22 komplicēto uzbūvi, lai precīzāk izpētīt un aprakstīt kaulus tika pieņemts lēmums izgatavot 3D modeli. 3D modelis tika veidots, izmantojot fotogrammetrijas paņēmieni. Foto attēlus izgatavoja darba autore, bet materiālu apstrādāja J. Ješkins.

### 3.3. Kamerālie darbi

Morfometriskajai analīzei tika izmantota galveno komponentu analīze (PCA) kā statistiskās analīzes metode.

Statistiskiem datiem tika izvēlēti divu kaulu grupas: galvaskausa aizpaura kauli un kleitrumi. Pielikumā pievienota tabula ar kaulu izmēriem.

Attiecībā uz aizpaura kauliem tika pielietotas četras komponentes: 1 – maksimālais garums, 2 – maksimālais platums, 3 – attiecība starp maksimālo garumu un maksimālo platumu, 4 – pauguriņu skaits uz 1 cm<sup>2</sup>. Kleitrumu morfometriskai analīzei tika izvēlēti šādi parametri: 1 – maksimālais garums, 2- maksimālais platums, 3 – attiecība garums/platums, 4 – leņķis starp vertikālo un horizontālo plātņi (*laminae*).

#### 4. SISTEMĀTISKĀ DAĻA. POROLEPIFORMO ZIVJU (DZIMTA *HOLOPTYCHIIDAE*) ATLIEKAS KETLERU SVĪTAS PAVĀRU UN VARKAĻU RIDAS NOGULUMIEŽOS

Kārta POROLEPIFORMES Jarvik, 1942

Dzimta HOLOPTYHIIDAE Owen, 1860

*HOLOPTYCHIUS* Agassiz, 1839

**Tipiskā suga** – *Holoptychius nobilissimus* Agassiz, 1839.

**Piezīmes.** Pēdējā laikā vairākums paleontologu, kas pēti senās, devona un karbona zivis, piekrīt viedoklim, ka holoptihīdu zvīņu uzbūve ir vairāk atkarīga no izvietojuma uz zivs ķermeņa un īpatņa vecuma nekā no piederības kādai sugai (Cloutier, Schultze 1996; Downs et al. 2013). Sakarā ar to daži autori vairs neapspriež lielāko daļu no *Holoptychius* sugām, kas aprakstītas tikai pēc zvīņām, vai to diagnoze ir balstīta tikai uz zvīņu morfoloģiju (piemēram, Downs et al. 2013). Tamdēļ, pretēji tradicionālajam viedoklim, saskaņā ar kuru ģintij *Holoptychius* pieder 20 sugas (Vorobjova 2004), mūsdienās par valīdajām sugām uzskata tikai četras: *Holoptychius nobilissimus* no Skotijas Famenas stāva nogulumiem, *Holoptychius flemingi* no Skotijas, *Holoptychius jarviki* no Kvebekas, Kanāda, un *Holoptychius bergmanni* Downs, Daeschler, Jenkins, Shubin, 2013 no Arktiskās Kanādas.

*Holoptychius ex gr. nobilissimus* Agassiz, 1839

**Holotips** – aizpaura (postparietālais) vairogs ar dzirdes un pakauša daļu Nr. GM 290-22.

**Tipiskā atrodne un stratigrāfiskā vienība** – Ketleru atsegumi gar Ventas labo krastu lejpus bijušajām Ketleru mājām, Kurzeme, Latvija; augšējā devona Famenas stāva augšējā daļa, Ketleru svīta, Varkaļu rida. Svītas izvietojums starp Žagares svītu apakšā un pārsedzošo Šķerveļa svītu ļauj korelēt Ketleru svītu ar Famenas stāva augšējo daļu (*expansa* konodontu zona: Lebedev, Lukševičs 2017).

#### **Materiāls**

1) no Ketleru atseguma kolekcijas (preparēja: E.Lukševičs, K.Linde):

GM-290-22 aizpaura (postparietālais) vairogs; GM-290-23 apakšžoklis, kreisais; GM-290-24 sānu ekstraskapulārais kauls, kreisais; GM-290-26 kleitrus, kreisais; GM-290-27 kleitrus, kreisais; GM-290-28 gulārais kauls; GM-290-29 plātņkauls, kreisais; GM-290-30 atslēgas kauls,

labais; GM-290-369 apakšžokļa kauls; GM-290-544 apakšējais žaunu vāka kauls, kreisais; GM-290-545 gulāra kaula fragments, labais; GM-290-587 kleitrus, kreisais; GM-290-598 augšžokļa fragments; GM-290-624 apakšžokļa kauls; GM-290-628 sānu ekstraskapulārais kauls; GM-290-665 zvīņa, GM-290-667 zvīņa, GM-290-669 zvīņa, GM-290-679 zvīņa, GM-290-748 aizpaura kaula fragments, labais; GM-290-749 aizpaura kaula fragments kreisais; GM-290-750 aizpaura kauls kreisais; GM-290-751 *frontodermosphentociale*; GM-290-753 aizpaura kaula fragments; GM-290-754 kleitrus labais, GM-290-757 galvaskausa kauls, GM-290-1128 gulārā kaula fragments, labais; GM-290-1133 zobu kaula fragments, kreisais, GM-290-1134 postspleniālais kauls, kreisais; GM-290-1135 atslēgas kaula fragments, labais; GM-290-1183 gulārais kauls, labais.

2) no Pavāri-1 atseguma kolekcijas (preparēja autore):

P1-52(1) kleitrus labais; P1-41(1) zvīņa; P1-37(1) zvīņa; P1-37(2) zvīņa; P1-37(3) zvīņa; P1-37(4) zvīņa; P1-25(1) ceratobranhiālais kauls; P1-52(2) atslēgas kauls kreisais; P1-38(1) atslēgas kaula fragments, kreisais; P1-1(1) kleitrus kreisais.

3) no Pavāri-2 atseguma kolekcijas (preparēja: V.Alksnitis, T.Visotina):

P2-18 kleitrus, kreisais; P2-19 kleitrus, kreisais; P2-20 kleitrus, labais; P2-23 zvīņa; P2-27 apakšējais žaunu vāka kauls, labais; P2-28 gulārais kauls, kreisais; P2-29 galvaskausa kauls; P2-31 kleitrus, labais; P2-33 kleitrus, kreisais; P2-34 kleitrus, labais; P2-35 zvīņa; P2-36 zvīņa; P2-37 zvīņa; P2-38 zvīņa; P2-39 galvaskausa kauls; P2-40 augšžokļa kauls; P2-41 galvaskausa kauls; P2-43 ceratobranhiālais kauls.

Kopumā trīs kolekcijās 61 kauls (no tiem 14 zvīņas). Kauli no Ketleru atsegumiem glabājas LU Muzeja Ģeoloģijas kolekcijā. fosilijas Pavāru atsegumos iegūtās fosilijas pašlaik glabājas LU ĢZZF Mineroloģijas un paleontoloģijas laboratorijā.

## **Diagnoze**

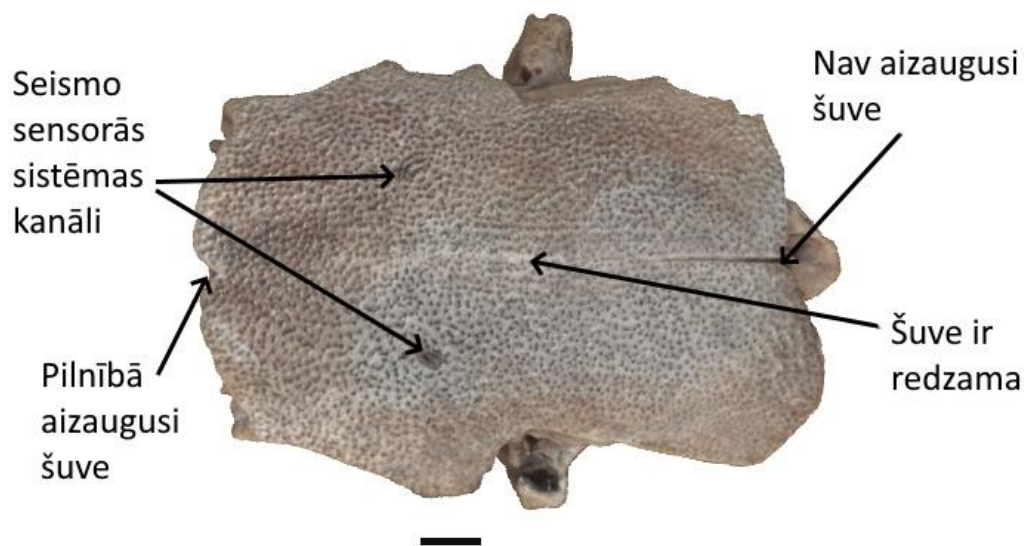
Aizpaura vairogs (daļēji saaugušie aizpaura kauli ) ir garāks nekā plats, attiecība maksimālais garums/maksimālais platums sasniedz 1,45; vairogs sasniedz maksimālo platumu aptuveni trešdaļas garuma attālumā no priekšējās malas.

## **Apraksts**

### Galvaskausa uzbūve

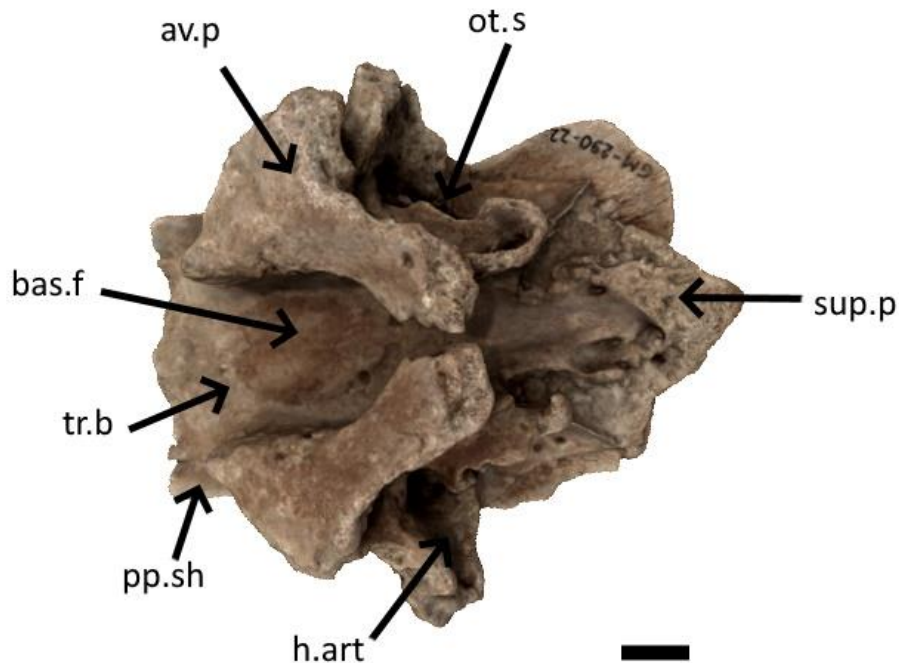
*Holoptychius* ģints zivīm galvaskauss sastāv no liela daudzuma kauliem. Pētījumam pieejamā materiālā atrasti tikai daži no tiem. Viens no informatīvākiem paraugiem ir aizpaura jeb postparietālais vairogs ar smadzeņu kapsulas fragmentiem, kas atrasts Ketleru atsegumā.

Aizpaura (postparietālais) vairogs



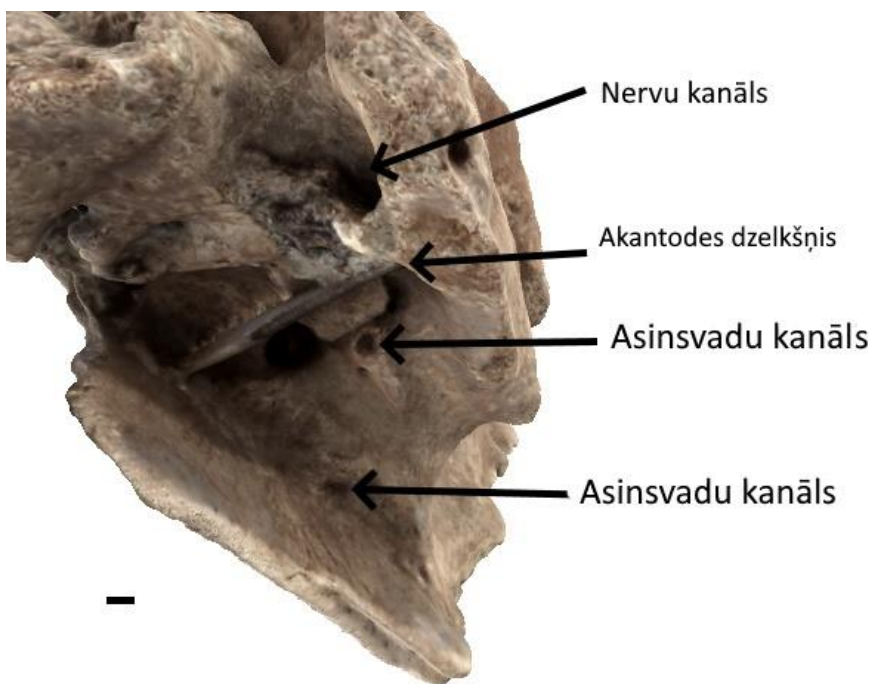
4.1.attēls. *Holoptychius ex.gr. nobilissimus* aizpaura (postparietālais) vairogs Nr. GM 290-22 skatā no augšas. Priekšējā mala atrodas attēlā pa kreisi. Ketleru atsegumi. Mēroga līnēla garums ir 1 cm. Autores foto.

Postparietālais vairogs GM 290-22 (4.1.-4.4. attēls) sastāv no diviem daļēji saaugušiem aizpaura (postparietāliem) kauliem un ar tiem savienotās fragmentāras smadzeņu kapsulas. Postparietālā vairoga kreisās puses kaula saglabātībā ir 100%, bet labajā pusē ir apmēram 95%. Labajā pusē postparietālā vairoga pakaļēja mala ir nolauzta; kaula pakaļēja daļā redzams iespējams sadzījis bojājums (?). Kaula priekšējā daļā šuve pilnībā saaugusi. Priekšējā daļā atrodas divi simetriski izvietoti seimosensorās sistēmas kanāli pusloka formā. Vairogs ir stipri iegarens, maksimālais garums 116,4 mm, maksimālais platums 80 mm, proporcija starp maksimālo garumu un maksimālo platumu ir 1,45. Postparietālais vairogs sasniedz maksimālo platumu aptuveni aizpaura kaula vidū, tuvu kontakta ar plātņkaula (latīņu val. – *os tabulare*) priekšējai malai. Pēc šīs pazīmes postparietālais vairogs krasi atšķiras no *Holoptychius bergmanni* no Arktiskās Kanādas, kas sasniedz maksimālo platumu gar vairoga pakaļējo malu (Downs et al. 2013). Ornamentējumu veido nelieli pauguriņi ar samērā asām virsotnēm.



4.2.attēls. Postparietālais vairogs Nr.GM 290-22, viscerālajā skatā. Priekšējā mala atrodas attēlā pa kreisi. Apzīmējumi: av.p – priekšējā vēdera (*anteroventral articular*) locītavas piestiprināšanās virsma; bas.f – galvaskausa pamata atvere (*basicranial fenestra*); h.art – hiomandibulas piestiprināšanās virsma; ot.s – dzirdes sānu lauks; pp.sh – postparietālais vairogs; sup.p – vidējais virspakauša izaugums; tr.b (*transverse bar of otico-occipital*)– dzirdes-pakauša šķērseniskā josla. Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.

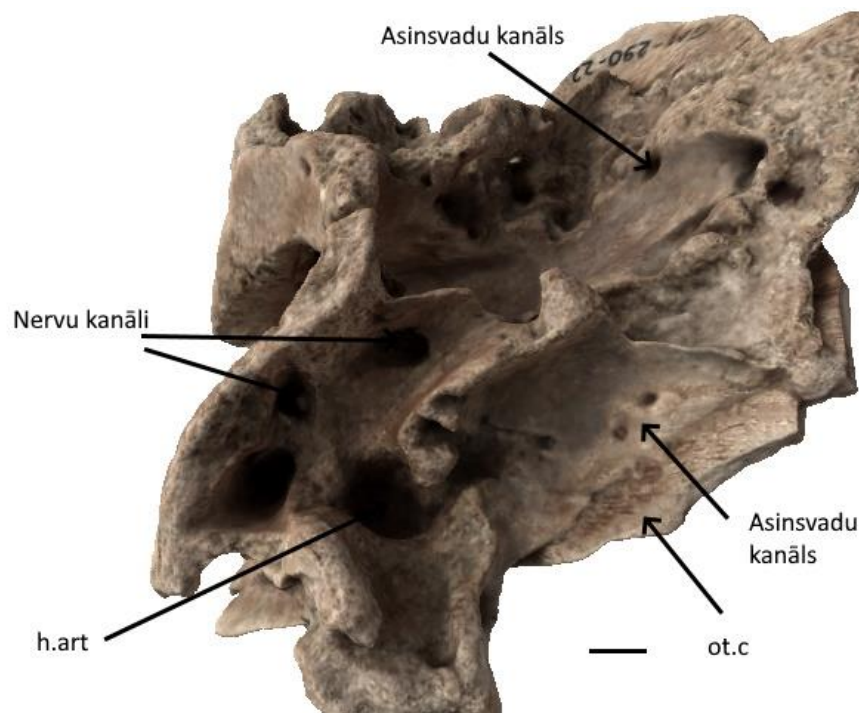
Smadzeņu kapsula ir ļoti labi pārkaulojusies un cieši saaugusi ar aizpaura (postparietālo) vairogu. Pakaļgalā tā sniedzas tālāk par aizpaura vairoga pakaļgalu, veidojot asu trīsstūra vidējo virspakauša izaugumu (4.2. attēls, sup.p). Dzirdes sānu lauki (ot.s) ir labi attīstīti. Zem tiem ir ļoti lielas priekšējās vēdera locītavas stiprināšanās vietas (av.p), bet sānos no dzirdes laukiem – hiomandibulas piestiprināšanās vietas (h.art). Priekšējās vēdera locītavas stiprināšanās vietas norobežo no sāniem un apakšas liela izmēra galvaskausa pamata atveri (bas.f), pēc kuras var gūt vispārēju priekšstatu par galvas smadzeņu aptuveno diametru. Atveres mugurējo daļu veido viscerālas izcelsmes kaulaudi, kas cieši saauguši ar aizpaura vairogu.



4.3.attēls. Postparietāls vairogs Nr.GM 290-22, skats uz dzirdes lauku no kreisā sānā un apakšas. Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.

Postparietāla vairoga GM 290-22 dzirdes – pakauša (otikookcipitālā) daļā (4.3.-4.4. attēls) ir redzamas dažāda izmēra un dziļuma simetriski novietotās atveres, bedres un bedrītes. Iespējams, mazās bedres un atveres kalpoja par asinsvadu kanāliem, bet lielās, iespējams, ir nervu kanāli. Akantodes dzelksnis (4.3. attēls) ir iekļuvis paraugā paraugu sedimentācijas (apglabāšanas) brīdī; preparēšanas gaitā tika nolemts saglabāt šo dzelksni vietā, jo tas ir ļoti cieši iestrēdzis kaulā un bez iznīcināšanas nav izņemams.

Bez aizpaura vairoga GM 290-22 materiālā atrasts fragmentārais aizpaura vairogs GM-290-753 (4.5. attēls, A-B). Abrāzijas un korozijas, ko literatūrā par tafonomiju mēdz apzīmēt kā korāziju, pazīmju nav. Kaula apakšmalā atrodas divi simetriski pusloku formā novietoti seismosensorās sistēmas kanāli (4.5. attēls, A). Viscerāli saskatāmas divas anteroventrālas locītavas piestiprināšanās virsmas (av.p) (4.5. attēls, B); saskatāma labi aizaugusi šuve starp labās un kreisās puses aizpaura kauliem. Kaulu bloka maksimālais garums 50 mm, maksimālais platums 40 mm, bet proporciju starp maksimālo garumu un maksimālo platumu nav iespējams noteikt, jo vairogs nav pilnīgs. Ornamentējums ir līdzīgs kā uz parauga GM-290-22: to veido asi pauguriņi.



4.4.attēls. Postparientāls vairogs Nr.GM 290-22, smadzeņu kapsula skatā no apakšas un labā sāna. Apzīmējumi: h.art – hiomandibulas piestiprināšanās virsma, ot.c – sānu dzirdes lauks. Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.

Atsevišķs aizpaura kauls Nr. GM 290-750 (4.5. attēls, E) no galvaskausa kreisās puses ir labi saglabājies, saglabātība ap 100%. Korāzijas pazīmju nav. Kaula maksimālais garums 114,1 mm, maksimālais platums 40,8 mm, proporcija starp maksimālo garumu un maksimālo platumu 2,79. Līdz ar to šis atsevišķais aizpaura kauls ir no lielāka zivs indivīda, nekā pārējie paraugi GM 290-22 un GM 290-752. Vēl divi atsevišķi fragmentārie (saglabātība attiecīgi apmēram 80% un 60%) aizpaura kauli ir no labās un kreisās galvaskausa daļas (4.6. attēls). Arī tiem nav novērotas korāzijas pazīmes. Kaula GM 290-749 maksimālais garums 77 mm, maksimālais platums 34 mm, proporciju aprēķināt nevar; kaula 290-748 maksimālais platums ir 32,1 mm. Spriežot pēc platumā, šie ir otrais un trešais lielākais aizpaura kauls kolekcijā. Visiem paraugiem ir tipisks ornamentējums no atsevišķiem pauguriņiem, tomēr paraugā 290-748 var novērot rupjākus pauguriņus, kas savienojas īsos valnīšos (4.6. attēls, C).

#### Citi atsevišķie galvaskausa kauli.

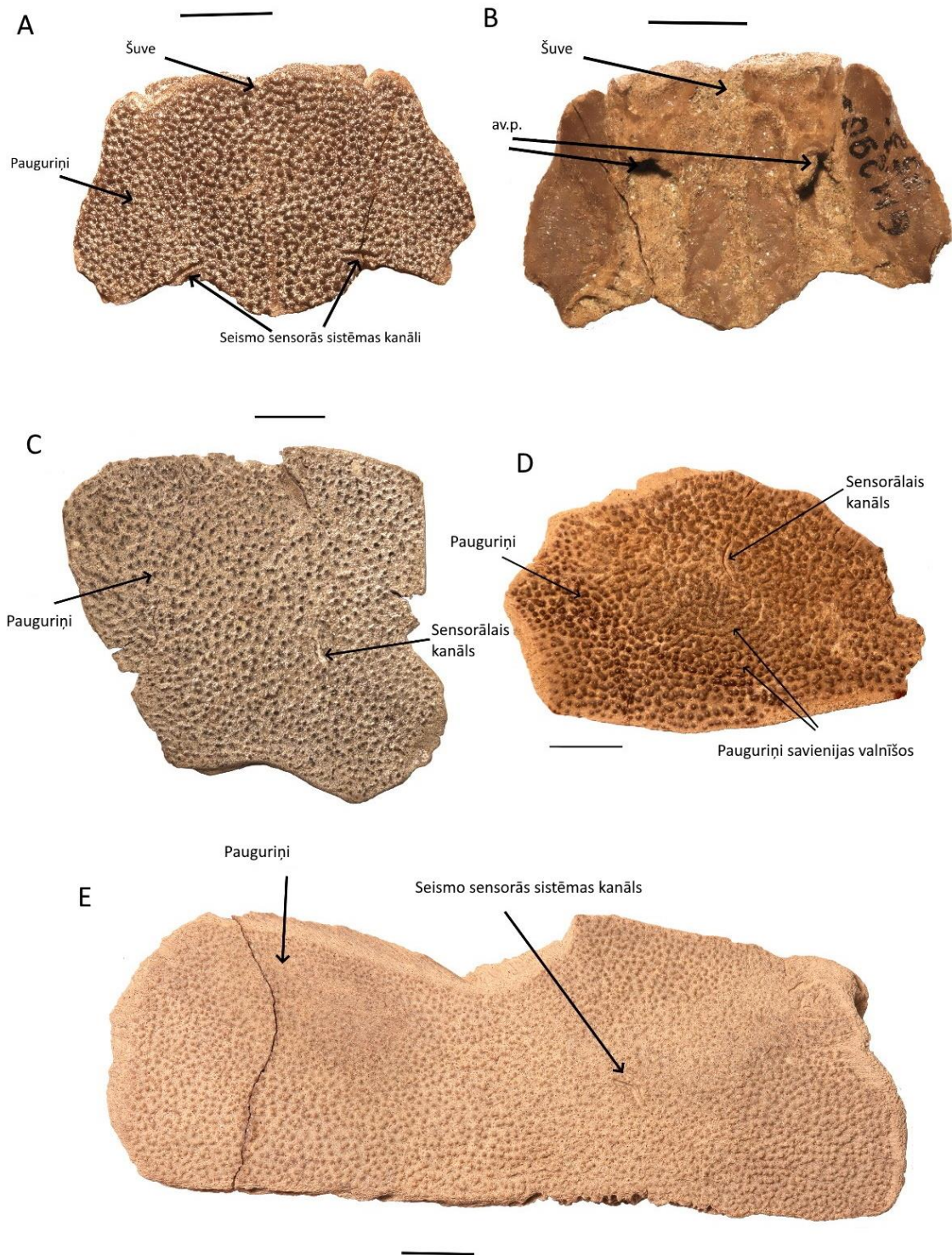
Sānu ekstraskapulārais kauls (*extrascapulare laterale*) no galvaskausa kreisās puses Nr. GM 290-24 (3.5. attēls, C). Tas nav pilnīgi saglabājies, saglabātība ir 95%. Korāzijas pazīmju nav.

Kaula maksimālais garums sasniedz 61,4 mm, maksimālais platums 52 mm, proporcija starp maksimālo garumu un maksimālo platumu 1,18. Kaulā centrālajā daļā saskatāms pusloka formās sensorais kanāls. Vēl viens šā kaula paraugs GM 290-628, no labās puses (4.7. attēls, G) saglabājies vēl labāk, saglabātība ap 100%. Kaula maksimālais garums 35 mm, maksimālais platums 25,75 mm, proporcija starp maksimālo garumu un maksimālo platumu 1,36. Kaula virsmā krustojas divi jutīgās sistēmas kanāli. Ornamentējums abos paraugos ir tipisks galvaskausa kauliem: pauguriņi.

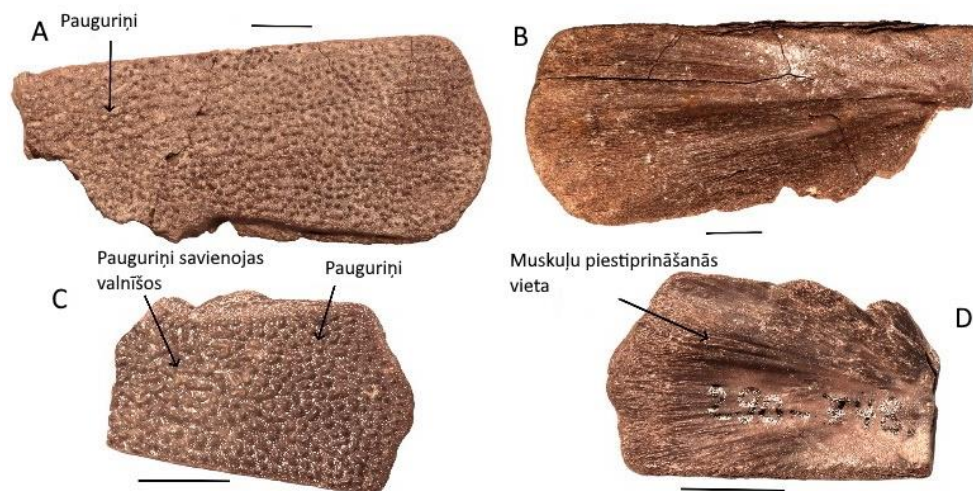
Plātņkauls (*tabulare*) kreisais Nr. GM 290-29 (4.5. attēls, D). Saglabātība ļoti laba, ap 98%. Korāzijas pazīmju nav. Kaulā centrālajā daļā saskatāms pusloka formās sensorais kanāls. Kaula maksimālais garums 57,6 mm, maksimālais platums 36,3 mm, proporcija starp maksimālo garumu un maksimālo platumu 1,58. Ornamentējums: pauguriņi, centrālajā daļā pauguriņi savienojas valnīšos.

*Frontodermosphenotical*e Nr. GM 290-751 (4.7. attēls, A-B) no Ketleru atsegumiem ir pilnīgi saglabājies neliela izmēra kauls bez korāzijas pazīmēm. Kaula maksimālais garums 31 mm, maksimālais platums 25 mm, proporcija starp maksimālo garumu un maksimālo platumu 1,24. Kauls ir biezs, masīvs, kaula biezums sasniedz 7 mm. Kaula virsmā ir skaidri saskatāmas seismosensorās sistēmas poras. Viscerālā virsmā redzamas muskuļu piestiprināšanās virsmas. Ornamentējums: pauguriņi.

Dažos gadījumos parauga piederību skeleta elementam noteikt neizdevās; piemēram, materiālā no Pavāri-2 atseguma tas ir paraugs P2-29 (4.7. attēls, C-D), un paraugs GM 290-757 no Ketleru atsegumiem (4.7. attēls, E-F). Kaula P2-29 maksimālais garums 34 mm, maksimālais platums 30 mm. Ornamentējums: nelieli pauguriņi. Paraugs GM 290-757 ir daudz sliktāk saglabājies, tikai apmēram 40%. Virsma redzamas seismosensorās sistēmas kanālu poras.



4.5.attēls. *Holoptychius ex.gr. nobilissimus* galvaskausa kauli no Ketleru atsegumiem. A, B - fragmentārs aizpaura vairogs Nr. GM 290-753 , A – skatā no augšas, B – viscerāli. C – sānu ekstraskapulārais kauls, kreisais, Nr. GM 290-24. D – plātņkauls kreisais Nr. GM 290-29. E – aizpaura kauls Nr. GM 290-750. Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.



4.6.attēls. *Holoptychius ex.gr. nobilissimus* fragmentārie aizpaura kauli no Ketleru atsegumiem. A, B – paraugs Nr. GM 290-749, A – skats no augšās, B – viscerāli. C, D – paraugs Nr. GM 290-748, C – skats no augšās, D – viscerāli. Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.

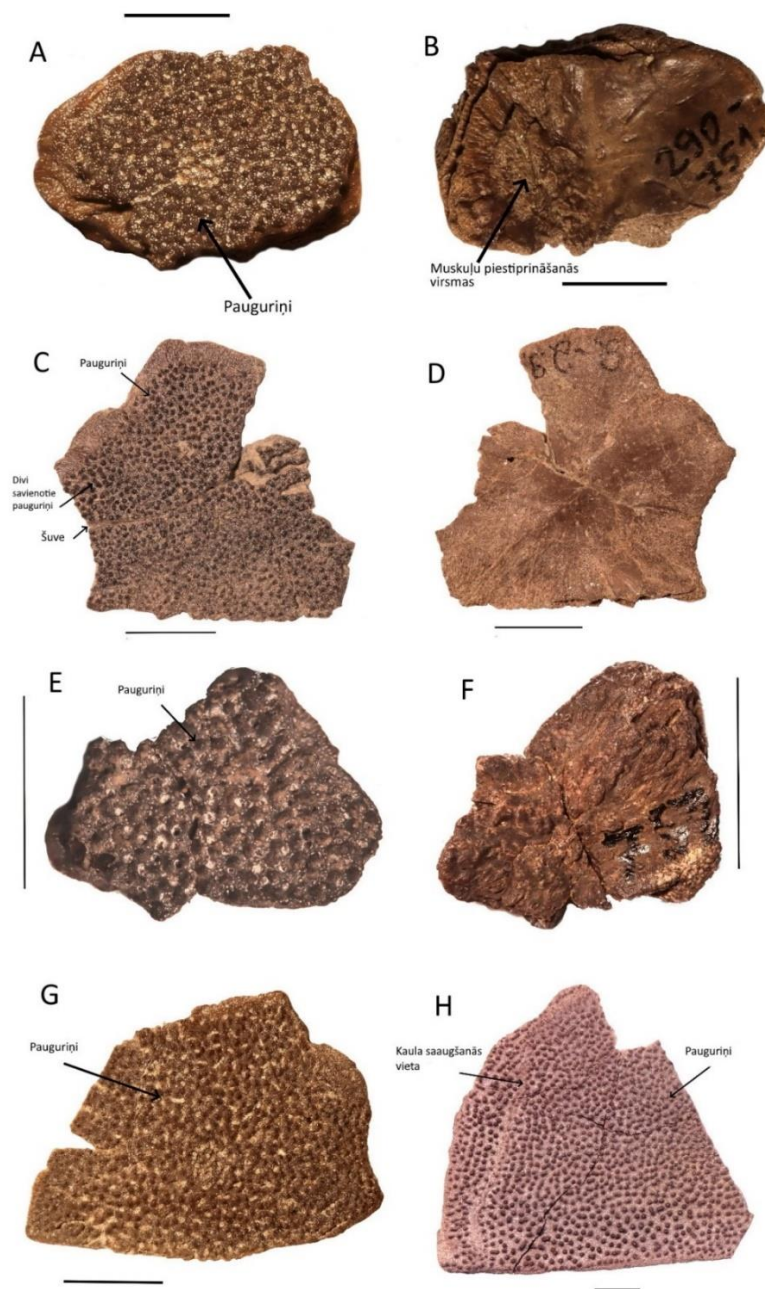
2. tabula

Galvaskausa kaulu no atrodnes “Ketleri” mērījumu dati

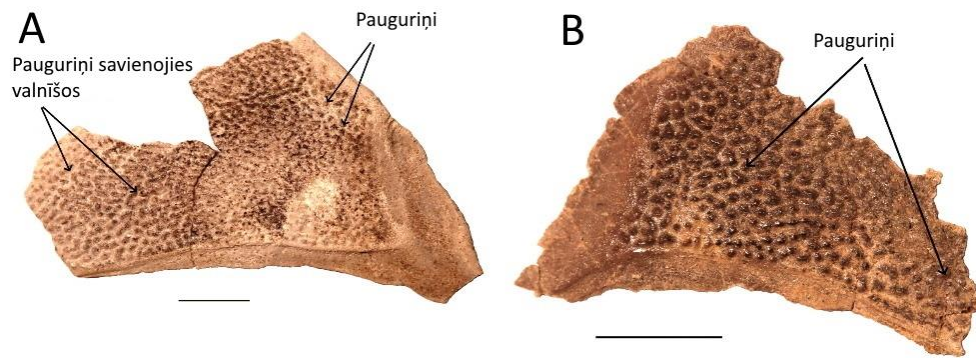
Parauga Nr.	Maksimālais garums, mm	Maksimālais platums, mm	Attiecība garums/platums	Pauguriņu skaits uz 1cm <sup>2</sup>
GM 290-753	50	40	1.25	70
GM 290-24	61.4	52	1.18	62
GM 290-29	57.6	36.25	1.59	47
GM 290-750	114.1	40.78	2.79	66
GM 290-749		34		35
GM 290-748		20		39

Fragmentāram apakšējam žaunu vāka kaulam (*suboperculum*) GM 290-1130 no Ketleru atsegumiem (3.7. attēls, H) trūkst apmēram 40%. Caur kaulu iet seismosensorās sistēmas kanāls. Kauls ir ar labi saskatāmu patoloģiju, virsmā ir redzama kaula saauguma vieta, acīmredzot, pēc kaula lūzuma. Kaula maksimālais garums ir 62 mm. Ornamentējums: atsevišķi nelieli pauguriņi, kas izvietoti dažādos attālumos. Paraugam Nr. GM 290-544 (4.8. attēls, A) ir nedaudz labāka saglabātība (ap 70%). Korāzijas nav. Kaula maksimālais platums 64,8 mm. Ornamentējums: pauguriņi, vietām pauguriņi apvienojās valnīšos. Parauga Nr. P-2-27 (4.8. attēls, B) no Pavāri-2 atseguma ir vēl pilnīgāks, saglabātība ap 85%, tomēr abiem šiem paraugiem trūkst pakaļējās daļas, kas neļauj salīdzināt šos paraugus ar paraugu GM 290-1130, kuram nav saglabājusies priekšējā daļa. Priekšējā daļā paraugos GM 290-544 un P-2-27 labi redzamas citu kaulu pārklāšanas virsmas.

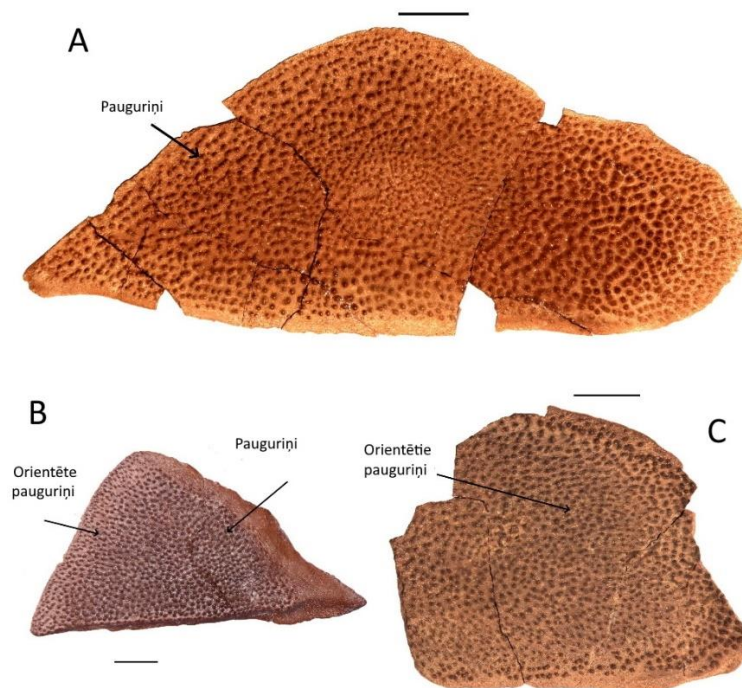
Korāzijas nav. Kaula P-2-27 maksimālais garums 64,8 mm, bet maksimālo platumu noteikt nav iespējams. Ornamentējums: pauguriņi.



4.7.attēls. *Holoptychius ex.gr. nobilissimus* galvaskausa kauli. A, B – *frontodermosphentocale* Nr. GM 290-751, A – skatā no augšas, B – viscerāli. C, D – nenoteikts galvaskausa kauls Nr. P2-29, C – skatā no augšas, D – viscerāli. E, F – nenoteikts galvaskausa kauls Nr. GM 290-757, E – skatā no augšas, F – viscerāli. G - *extrascapulare laterale*, labais, Nr. GM 290-628. H – apakšējais žaunu vāka kaula (*suboperculum*) fragments, kreisais, Nr. GM 290-1130. Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.



4.8.attēls. *Holoptychius ex.gr. nobilissimus* apakšējie žaunu vāka kauli (*suboperculae*). A – kreisais kauls Nr. GM 290-544 no Ketleru atsegumiem. B – labais kauls Nr. P-2-27 no Pavāri-2 atseguma. Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.



4.9.attēls. *Holoptychius ex.gr. nobilissimus* gulārie kauli no Ketleru atsegumiem. A – kreisais kauls Nr. GM 290-28. B – labais kauls Nr. GM 290-1183. C – kaula fragments, labais, Nr. GM 290-545. Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.

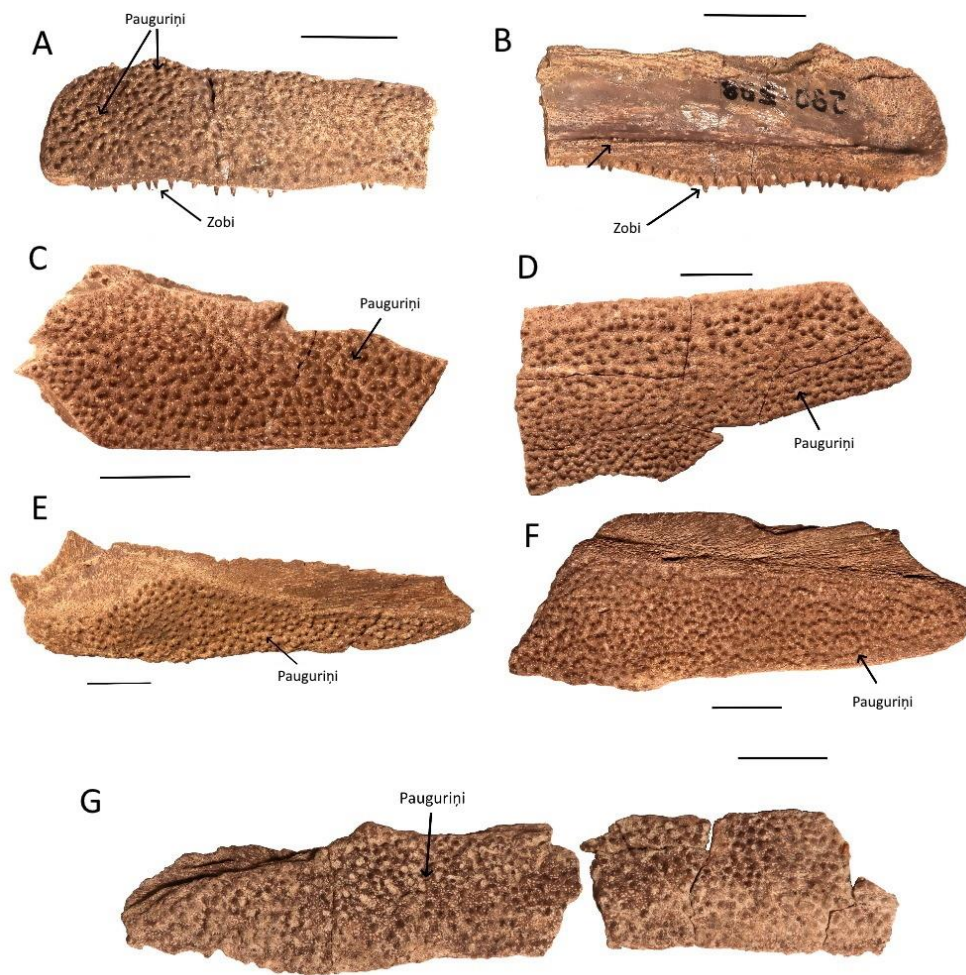
Gulārie kauli pārstāvēti ar trīs paraugiem no Ketleru atsegumiem (4.9. attēls). Parauga Nr. GM 290-28 saglabātība ir ap 95%. Novērota nebūtiskā korāzija. Kaula maksimālais garums 107 mm, maksimālais platums 45,9 mm, proporcija starp maksimālo garumu un maksimālo platumu 2,33. No centrā uz perifēriju pauguriņu izmērs un attālums no atsevišķiem pauguriņiem palielinās. Ornamentējums: kaulā vidū sīki vienā virzienā orientēti pauguriņi. Paraugs Nr. GM 290-1183 ir

no labās puses. Tas ir labi saglabājies, saglabātība ap 100%. Korāzijas pazīmju nav. Kaula maksimālais garums 77,5 mm, maksimālais platums 39,5 mm, proporcija starp maksimālo garumu un maksimālo platumu 1,96. Pēc proporcijām tas būtiski atšķiras no parauga GM 290-28, kas skaidrojams ar to, ka holoptihīdu zivīm viens gulārais kauls nedaudz pārsedza otrās puses gulāro kaulu. Ornamentējums: kaulā vidū sīki vienā virzienā orientēti pauguriņi. No centrā uz perifēriju pauguriņu izmērs un attālums no atsevišķiem pauguriņiem palielinās. Paraugs Nr. GM 290-545 tāpat ir no labās puses, bet tam trūkst apmēram puse no kaula; saglabātība ap 50%. Korāzijas nav. Kaula maksimālais platums 47,5 mm. Ornamentējums tāds pats kā pārējiem gulāriem kauliem.

### Žokļi.

Augšžokļa kauli ir pārstāvēti ar dažiem fragmentiem. Fragmentāram augšžokļa kaulam (*maxillare*) GM 290-598 no Ketleru atsegumiem (4.10. attēls, A, B) trūkst apmēram 50%. Daļēji saglabājušies neliela izmēra, ap 2 mm gari zobi. Kaula maksimālais platums ir 15 mm. Augšžokļa kaula biezums ir 3 mm. Paraugam Nr. GM 290-1137 (4.10. attēls, C) ir līdzīgā saglabātība (ap 50%). Korāzijas nav. Kaula biezums ir lielāks, tas sasniedz 5,5 mm. Kaula apakšējā daļā ir labi redzami vienāda izmēra apaļas zobu bedres. Paraugam Nr. GM 290-1134 (4.10. attēls, E) saglabātība ir vēl zemāka, ap 40%. Zobu kaula biezums 4 mm. Paraugs Nr. GM 290-369 (4.10. attēls, F) ir pats pilnīgākais, saglabātība ap 90%. Korāzijas nav. Paraugam Nr. P2 – 40 saglabātība ir ap 60%. Kaula apakšējā daļā ir redzamas vienāda izmēra mazas apaļas zobu bedres un daži aplauztie zobi. Kaula maksimālais platums sasniedz 16 mm, bet biezums – 3,5 mm. Paraugam Nr. GM 290-1134 (4.10. attēls, E), Nr. GM 290-369 (4.10. attēls, F), Nr. P2 – 40 (4.10. attēls, G) labi redzamas citu kaulu pārklāšanās virsmas. Visiem paraugiem ir raksturīgs tipisks ornamentējums no atsevišķiem nelieliem pauguriņiem.

Fragmentāram apakšējam žoklim (*mandibula*) Nr. GM 290-23 no Ketleru atsegumiem (4.11. attēls) trūkst apmēram 50%, saglabājušies tikai apakšžokļa centrālā daļa, bet priekšējais un pakaļējais gals paraugā trūkst. Korāzijas nav. Paraugā ir redzams, ka zobi auga trīs rindās. No sāniem uz mēles (lingvālo) virsmu (attēlā 4.11., C – no augšas uz leju) zobu bedres un zobu izmēri palielinās. Apakšžokļa malā, zobu kaulā esošās zobu bedres ir mazas, apaļas un sekas. Daļēji saglabājās masīvi, ilkņiem līdzīgi zobi, kas izvietoti uz vainaga kauliem (*coronoidea*); bez masīviem zobiem, uz vainagkauliem ir izvietoti arī neliela izmēra zobi, kas veido trešo rindu. No visiem apakšžokļa kauliem labāk saglabājies zobu kauls, kas skatā no sāniem aizņem vairāk kā pusi no visas apakšžokļa virsmas.



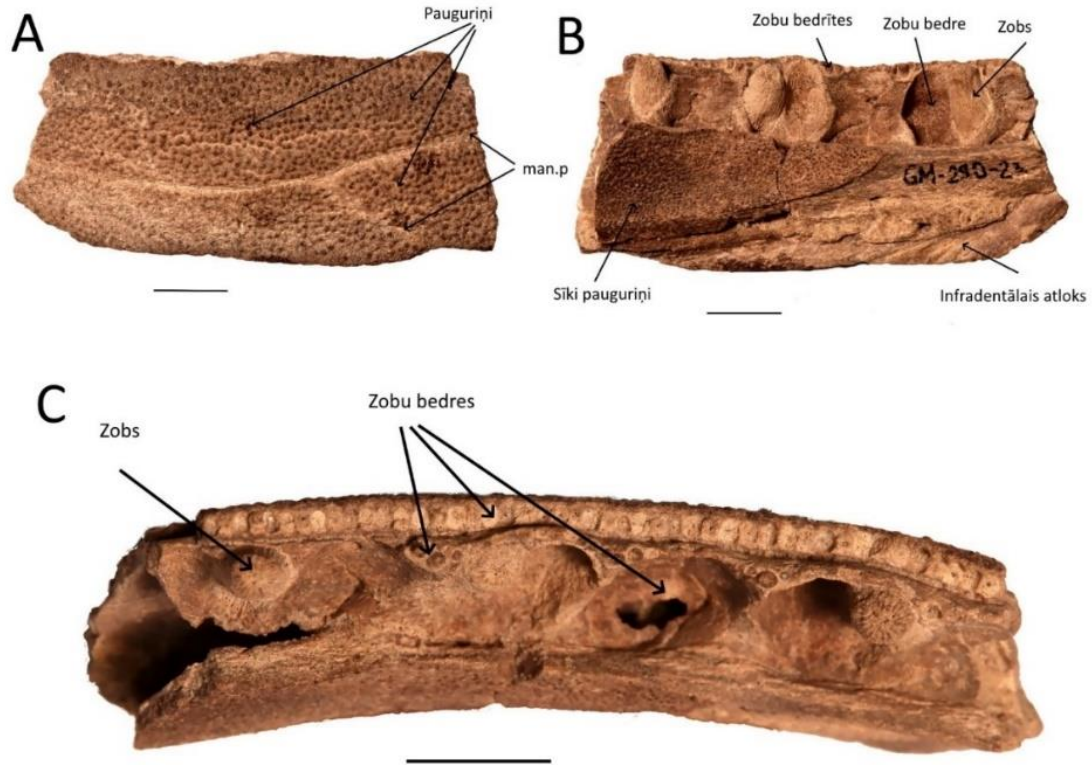
4.10.attēls. *Holoptychius ex.gr. nobilissimus* augšžokļa elementi no Ketleru atsegumiem. A, B – augšžokļa fragments Nr. GM 290-598, A – skatā no sāna, B – viscerāli. C, D, E, F, G – augšžokļa fragmenti, C – Nr. GM 290-1137, D – Nr. GM-290-624, E – Nr. GM-290-1134, F – Nr. GM-290-369, G – Nr. P2 - 40. Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.

3. tabula

Augšžokļu fragmentu no atrodnes “Ketleri” un “Pavāri-2” mērījumu dati

Parauga Nr.	Maksimālais garums, mm	Maksimālais platums, mm	Attiecība garums/platums	Kaula biezums
GM 290-598	-	15	-	3
GM 290-1137	-	17	-	5.5
GM-290-624	-	21	-	-
GM-290-1134	70	25.75	2.78	3.5
GM-290-369	72	21.5	3.35	-
P2 - 40	-	16	-	3.5

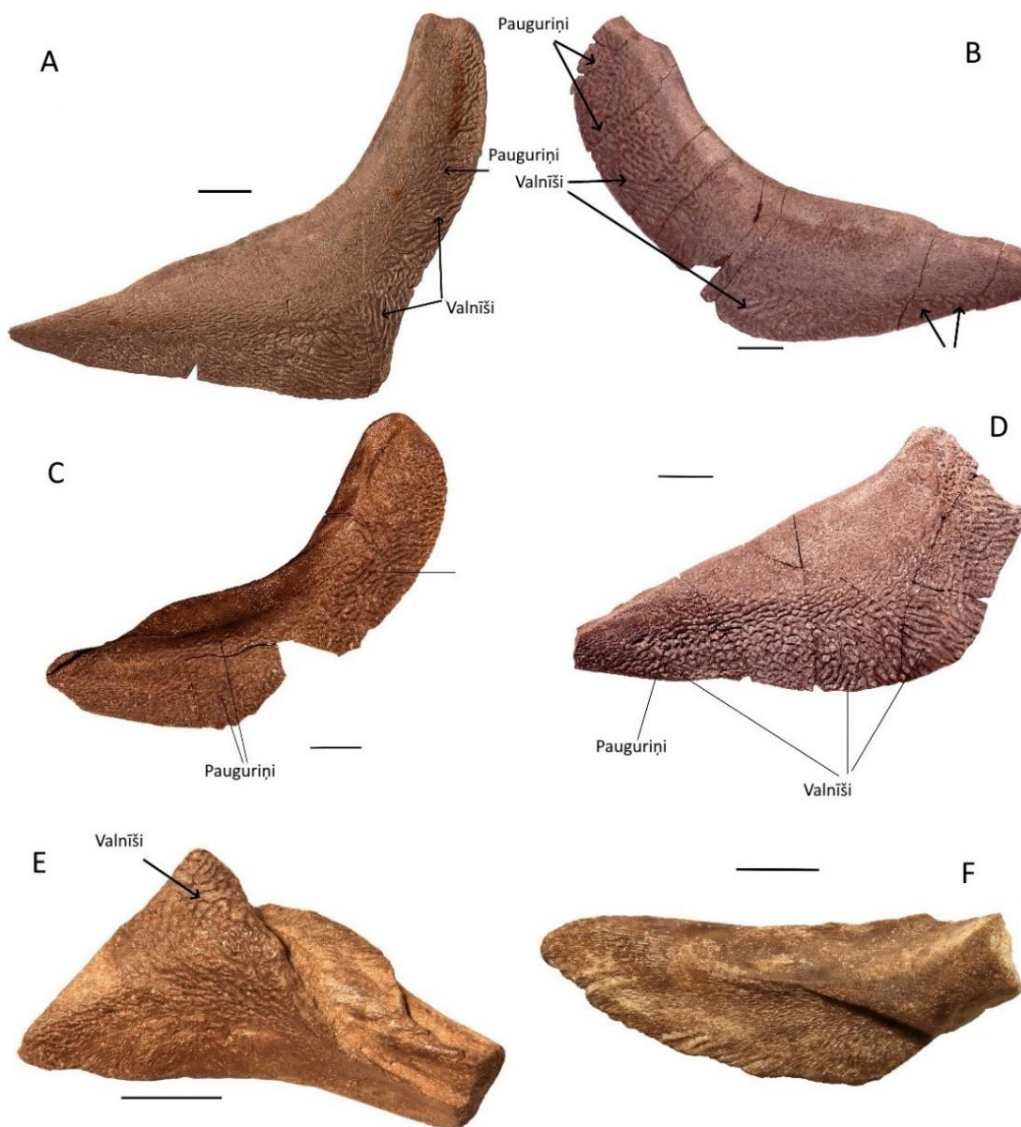
Zobu kaulu no apakšā esošiem infradentāliem kauliem atdala labi redzamās šuves (man.p). Žokļa iekšpusē, apakšdaļā labi izteikts infradentālais atloks (*infradental flange*), virs tā – iegarena trīsstura formas preartikulārais kauls, ko sedz ļoti smalki pauguriņi. Žokļa maksimālais augstums ir 31,2 mm, bet biezums – 12,8 mm. Ārējās virsmas ornamentējumu veido sīki pauguriņi.



4.11.attēls. *Holoptychius ex.gr. nobilissimus* kreisā apakšžokļa fragments Nr. GM 290-23 no Ketleru atsegumiem. A – skatā no sāna (apakšžokļa priekšējais gals attēlā pa kreisi), B – viscerāli (priekšējais gals attēlā pa labi), C – no augšas (orientācija kā B). Man.p – šuves starp zobu kaulu un pārējiem kauliem. Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.

#### Plecu joslās uzbūve

Plecu joslu pārstāv 10 kleitrumi (*cleithra*) un četri daļēji saglabājušies atslēgas kauli no Ketleru un Pavāru atsegumiem. No Ketleru atsegumiem tika atrasti četri kleitrumi un divi atslēgas kauli (4.12. attēls). Saglabātībā ir dažāda, bet kopumā laba: no 100% paraugam Nr. GM 290-26 līdz 60% paraugam Nr. GM 290-587.



4.12.attēls. *Holoptychius ex.gr. nobilissimus* plecu joslas kauli no Ketleru atsegumiem. A – kreisais kleitruma Nr. GM 290-26. B – labā kleitruma fragments Nr. GM 290-754. C – kreisais kleitruma Nr. GM 290-27. D – kreisā kleitruma fragments Nr. GM 290-587. E – atslēgas kaula fragments Nr. GM 290-1135. F – atslēgas kaula fragments Nr. GM-290-30. Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.

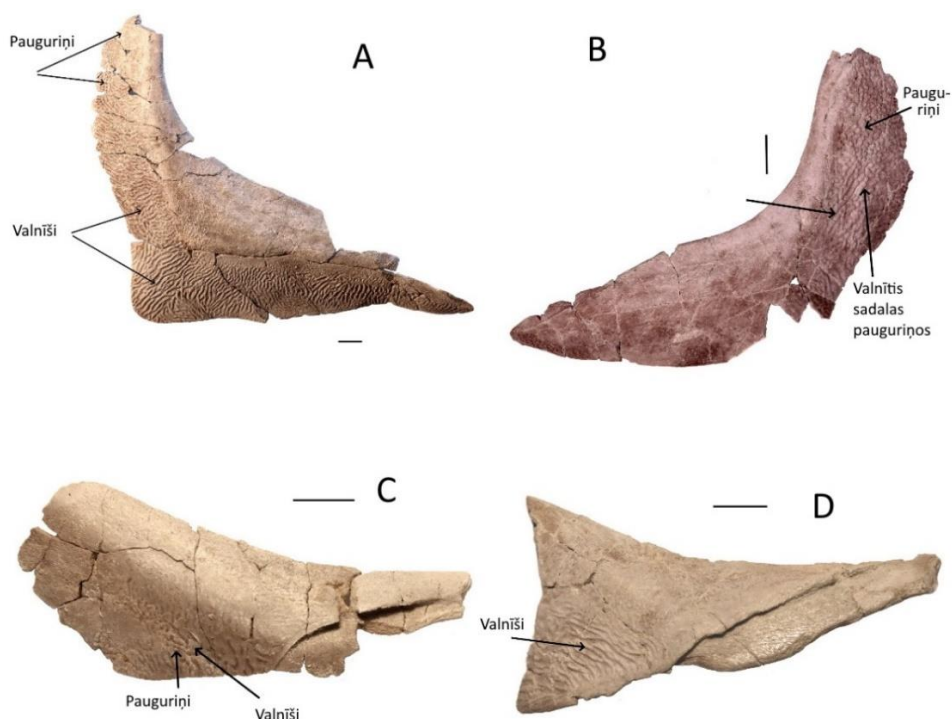
Labākas saglabātības kaulus bija iespējams mērīt, tajā skaitā tika mērīts leņķis starp kaula vertikālo un horizontālo plakni (*laminae*) (4. tabula). Parauga Nr. GM 290-26 maksimālais garums 110 mm, maksimālais platums 52 mm, leņķis starp kaula plaknēm 94°. Ornamentējums: sīki noapaļoti pauguriņi vertikālās plaknes (*lamina*) centrālajā un distālajā galā, zemāk pauguriņi saplūst īsos valnišos un uz horizontālās plaknes tie pāriet izteiktos noapaļotos valnišos.

## Kleitrumu atrodnes "Ketleri", "Pavāri-1" un "Pavāri-2" mērījumu dati

Parauga Nr.	Maksimālais garums, mm	Maksimālais platums, mm	Attiecība garums/platums	Leņķis starp kaula plātnēm, °
GM 290-26	110	52	2.11	94
GM 290-754	100.55	40	2.51	102.16
GM 290-27	89.2	27	3.30	107
GM 290-587	-	47	-	-
P1-52(1)	186.35	71.6	2.60	90.18
P1-1(1)	110.43	35	3.15	104
P1-38(1)	72.25	30.25	2.39	-
P2-18	152,7	59,8	2,55	82
P2-19	89,5	33,3	2,69	89
P2-31	89,0	32,5	2,73	95
P2-34	151,0	45,7	3,30	90
P2-33	189,0	74,8	2,53	87
P2-20	81,6	30,0	2,72	92

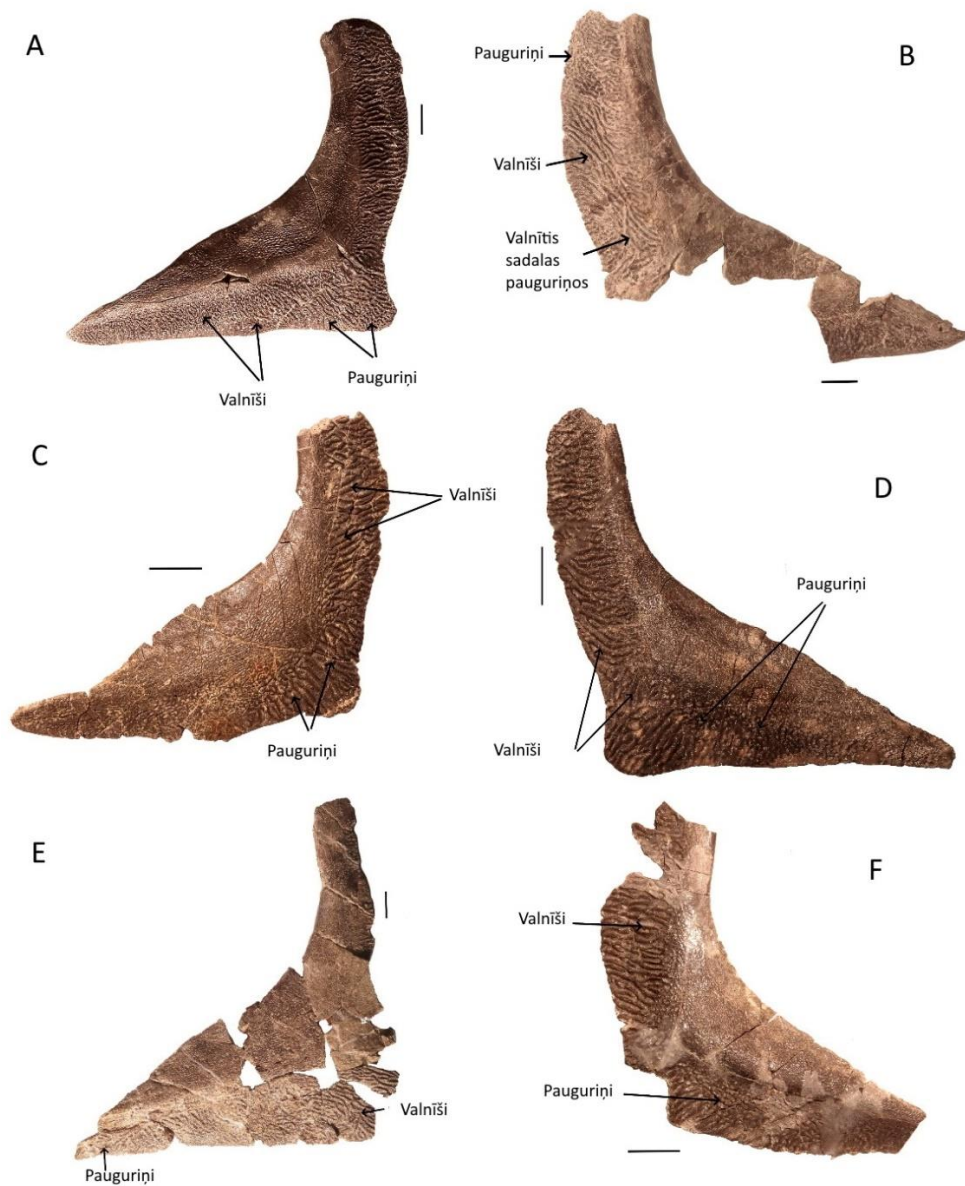
Paraugam Nr. GM 290-554 saglabātība ļoti laba, sasniedzot 90%. Ir nelielas korozijas pazīmes. Kaula maksimālais garums 89,2 mm, maksimālais platums 27 mm. Leņķis starp kaula plātnēm 107°. Ornamentējums ir līdzīgs parauga GM 290-26 ornamentējumam, tomēr pauguriņi aizņem lielāku teritoriju. Parauga Nr. GM 290-27 maksimālais garums 89,2 mm, maksimālais platums 27 mm. Leņķis starp kaula plātnēm 107°. Ornamentējums tāds pats kā iepriekš minētiem paraugiem.

Atsegumā Pavāri-1 tika atrasti divi ļoti labi saglabājusies kleitrumi ar saglabātību ap 95% un bez korāzijas pazīmēm: paraugs Nr. P1-52(1) (4.13. attēls, A), kura maksimālais garums 186,4 mm, maksimālais platums 71,6 mm, leņķis starp kaula plātnēm 90,2°), un paraugs Nr. P1-1(1) (4.13. attēls, B), kura maksimālais garums 110,4 mm, maksimālais platums 35,0 mm, leņķis starp kaula plātnēm 104°. Ornamentējums: sīki valnīši pāriet izteiktos noapaļotos valnīšos, kaulu centrālā daļā, šaurā galā un kaulu arējā malā valnīši sadalās pauguriņos.



4.13.attēls. *Holoptychius ex.gr. nobilissimus* plecu joslas kauli no Pavāri-1 atseguma. A – kreisais kleitrumis Nr. P1-52(1). B – labais kleitrumis Nr. P1-1(1). C – kreisā atslēgas kaula fragments Nr. P1-38(1). D – kreisā atslēgas kaula fragments Nr. P1-52(2). Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.

Atsegumā Pavāri-2 tika atrasti visvairāk kleitrumu no trīs atsegumiem, kopumā seši kleitrumi (4.14. attēls), no kuriem trīs paraugi ir izcila saglabātība (ap 100%) un tiem nav korāzijas pazīmes: Nr. P2-18, Nr. P2-19, Nr. P2-31. Paraugi samēra labi atšķiras gan pēc to izmēriem, gan leņķa starp kaula plātnēm (4. tabula), bet garuma/platuma attiecība mainās no 2,53 līdz 3,30.



4.14.attēls. *Holoptychius ex.gr. nobilissimus* plecu joslas kauli no Pavāri-2 atseguma. A – kreisais kleitrus Nr. P2-18. B – labais kleitrus Nr. P2-34. C – kreisais kleitrus Nr. P2-19. D – labais kleitrus Nr. P2-31. E – kreisais kleitrus Nr. P2-33. F – labaiskleitrus Nr. P2-20. Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.

Paraugs Nr. P2-34 saglabājies daļēji, ap 60%, uz kaula nav redzamas korāzijas pazīmes. Paraugam Nr. P2-33 un Nr. P2-20 saglabātība ir ap 85%. Parauga Nr. P2-33 materiāls ir ļoti trausls, daudz plaisas, ar būtiskas korāzijas pazīmēm. Paraugam Nr. P2-20 korāzijas pazīmes nav. Ornamentējums visos paraugos ir visai līdzīgs: sīki valnīši pāriet izteiktus noapaļotos valnīšos, kaulā šaurā galā vai tikai ārējā mālā valnīši sadalās pauguriņos.

Kopumā no *Holoptychius ex.gr. nobilissimus* tika atrasts viens atslēgas kauls un trīs atslēgas kaulu fragmenti. Ketleru atsegumos tika atrasti divi atslēgas kaulu fragmenti, ar ap 50% saglabātību un bez korāzijas pazīmēm: paraugs Nr. GM 290-1135 (skat. 4.12. attēls, E) un Nr. GM 290-30 (skat. 4.12. attēls, F). Parauga Nr. GM 290-1135 maksimālais platums 24 mm. Ornamentējums – sīki noapaļoti valnīši. Parauga Nr. GM 290-30 maksimālais platums 21 mm. Ornamentējuma nav.

“Pavāri-1” atsegumā tika atrasti divi atslēgas kaula fragmenti: paraugs Nr. P1-38(1) (3.13. attēls, C) un paraugs Nr. P1-52(2) (4.13. attēls, D) ar saglabātību ap 70%. Uz parauga Nr. P1-38(1) ir redzama būtiskā korāzija. Kaula centrālā daļa deformētā – izlocīta, iespējams, virsū gulošo nogulumu svara dēļ. Kaula maksimālais platums 30,3 mm. Ornamentējums: sīki valnīši pāriet izteiktos noapaļotos valnīšus. Paraugā Nr. P1-52(2) korāzijas pazīmju nav. Kaula maksimālais platums 40 mm. Ornamentējums: izteikti noapaļoti valnīši.

#### Viscerālais skelets

Pavāru atsegumos tika atrasti divi viscerālā skeleta kauli (4.15. attēls), kurus ir iespējams droši noteikt līdz daivspurzivju apakšklasei (*Sarcopterygii*). Ņemot vērā to izmērus un ornamentējumu, ir ļoti liela varbūtība, ka kauli pieder *Holoptychius ex.gr. nobilissimus*.

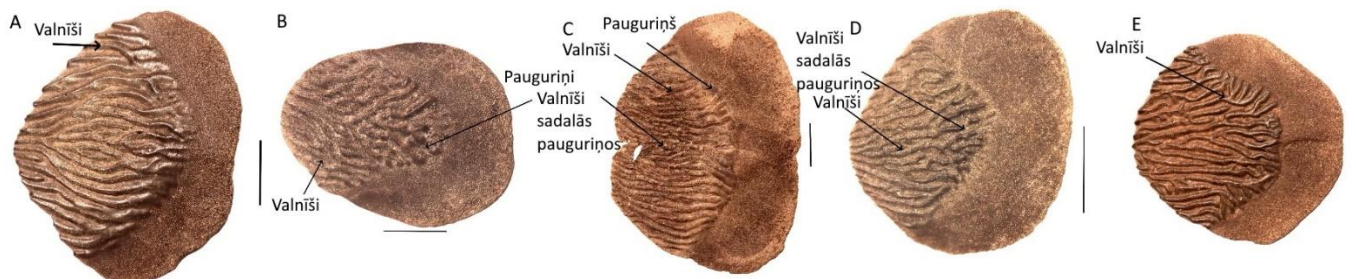


4.15.attēls. *Holoptychius ex.gr. nobilissimus* (?) viscerālā skeleta kauli (*ceratobranchialia*) no Pavāru atsegumiem. A – paraugs Nr. P1-25(1). B – paraugs Nr. P2-43. Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.

Paraugi ir samērā labi saglabājušies, attiecīgi paraugam Nr. P1-25(1) saglabātība 95% un paraugam Nr. P2-43 98%. Abos paraugos korāzijas pazīmju nav. Kaula P1-25(1) maksimālais garums 110 mm, maksimālais platums 21 mm, bet parauga P2-43 maksimālais garums 102 mm, maksimālais platums 15 mm. Kaulu forma ir izliekta, vidū platums mazāks nekā abos galos. Domājams, uz virsmas, kas bija vērsta uz zivs žaunu dobumu, ir attīstīts īpatnējs ornamentējums no sīkiem pauguriņiem.

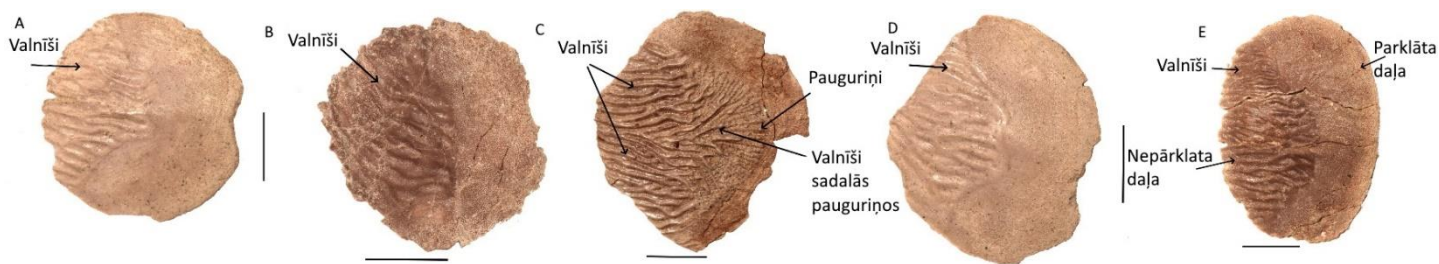
### Zvīņas

Materiālā no Ketleru atsegumiem ir vairāki simti lieliskas saglabātības zvīņu (4.16. attēls), no kurām lielākā daļa pārstāv zvīņas no zivs sāniem, bet ir sastopamas arī kores zvīņas no muguras vidus, zvīņas ar seismosensoro kanālu porām, kā arī, iespējams, zvīņas no krūšu vai citām spurām.



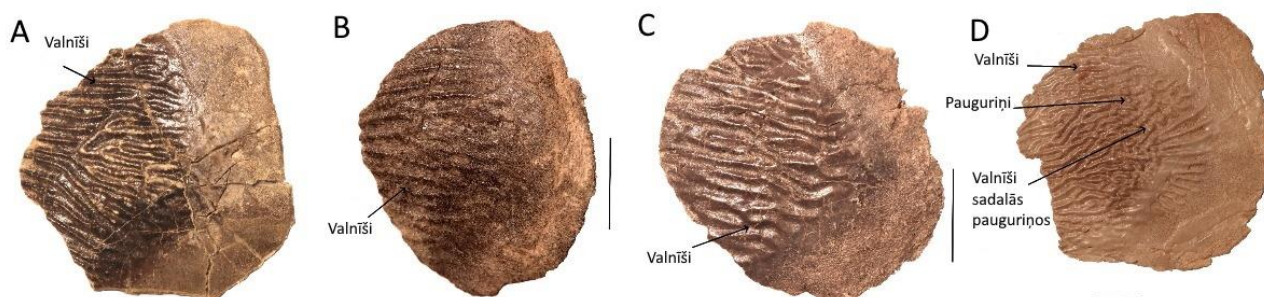
4.16.attēls. *Holoptychius ex.gr. nobilissimus* zvīņas no Ketleru atsegumiem. A - Nr. GM 290-679. B - Nr. GM 290-687. C - Nr. GM 290-665. D - Nr. GM 290-699. E - Nr. GM 290-667. Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.

Lielākajā zvīņu daļā nepārklātās daļas ornamentējumu veido izteikti noapaļoti valnīši, tomēr dažkārt, piemēram, paraugiem GM 290-687 un GM 290-699 nepārklātās daļas ornamentējums sastāv no noapaļotiem izteiktiem valnīšiem, bet nepārklātās un pārklātās daļas robežas tuvumā valnīši sadalās pauguriņos. Paraugam Nr. GM 290-665 nepārklātās daļas vidū valnīši sadalās pauguriņos.



4.17.attēls. *Holoptychius ex.gr. nobilissimus* zvīņas no Pavāri-1 atseguma. A - Nr. P1 - 37(4), B - Nr. P1 - 37(2), C - Nr. P1- 41(1), D - P1 - 37(1), E - Nr. P1 - 37(3). Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.

Pavāru atsegumos zvīņas sastopamas daudz retāk, bet to saglabātība ir sliktāka, nekā no Ketleru atsegumiem (4.17. un 4.18. attēls), piemēram, parauga Nr. P1- 41(1) saglabātība ir tikai 85%. Ornamentējums ir tikpat daudzveidīgs, ka zvīņu ornamentējums no Ketleriem: to veido labi izteikti noapaļoti valnīši, kuri tuvāk pārklātās un nepārklātās daļas robežai mēdz sadalīties pauguriņos. Zvīņas no Pavāri-1 atrodnes ir ļoti plānas, plānākas nekā no citiem atsegumiem.



4.18.attēls. Zvīņas no Pavāri-2 atseguma. A - zvīņa Nr. P2 - 35, B - zvīņa Nr. P2 - 37, C - zvīņa Nr. P2- 36, D - zvīņa Nr. P2 - 23. Mēroga lineāla garums ir 1 cm. Autores foto.

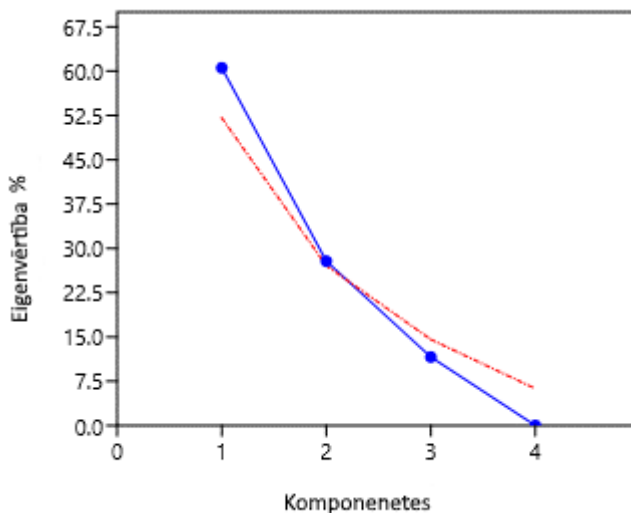
Zvīņas no atseguma Pavāri – 2 parasti ir labāk saglabājušās (4.18. attēls), atšķiras arī to krāsa. Paraugiem Nr. P2 – 35 un Nr. P2 – 23 ir novērota būtiskā korāzija. Ornamentējums tāds pats kā paraugiem no citām atrodnēm.

## Morfometriskās analīzes rezultāti

Tika mērīti un analizēti pieci galvaskausa aizpaura kauli: Nr. GM-290-22, GM-290-748, GM-290-749, GM-290-750, GM-290-753. Kā jau minēts, attiecībā aizpaura kauliem tika pielietotas četras komponentes: 1 – maksimālais garums, 2 – maksimālais platums, 3 – attiecība starp maksimālo garumu un maksimālo platumu, 4 – pauguriņu skaits uz 1 centimetru kvadrātā (7. tabula).

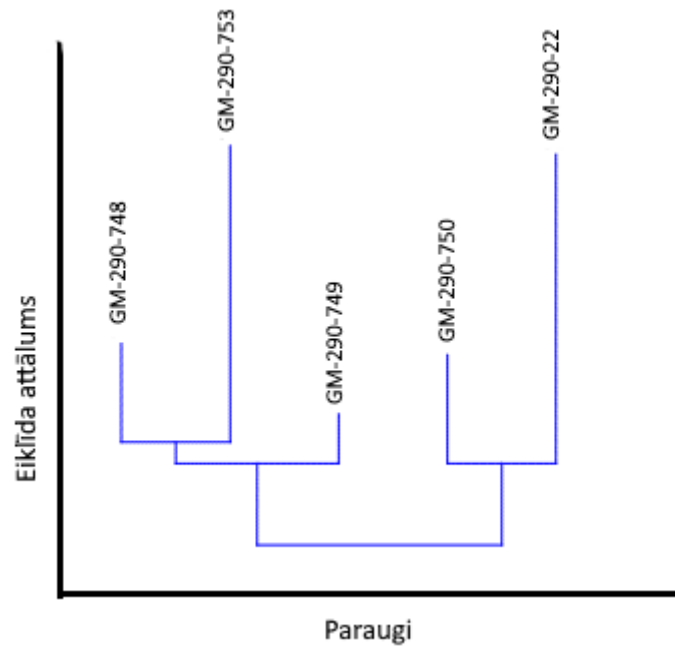
5. tabula. Paraugu sadalījuma raksturojums pēc Galveno komponentešu analīzes

Galveno komponentešu analīzes parametri		
Galvenās komponentes	Eigenvērtība	Dispersija, %
Kaula maksimālais garums	889.345	60.559
Kaula maksimālais platums	408.783	27.836
Proporcija starp maksimālo garumu un maksimālo platumu	170.415	11.604
Pauguriņu skaits uz 1cm <sup>2</sup>	0.00548457	0.00037347



4.19. attēls. Dispersijas procentuālais sadalījums uz katras aizpaura kaula komponentes.

Grafikā virs būtiskuma līnijas ir viena komponente – maksimālais garums.



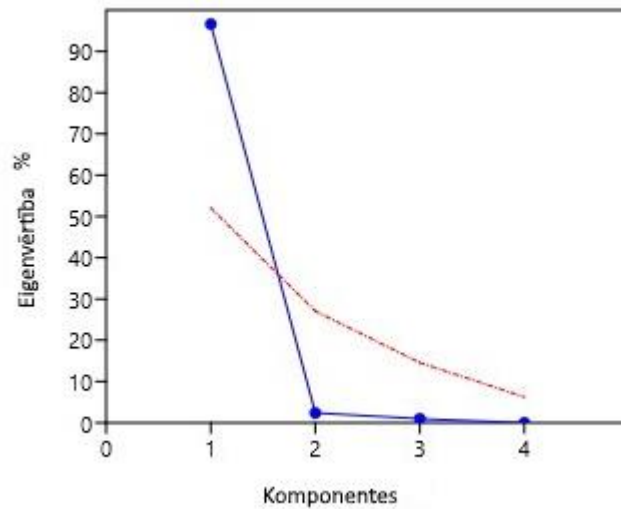
4.20. attēls. Aizpaura kaulu kladogramma. Uz horizontālās ass paraugi, uz vertikālās ass Eikārda attālums.

Pēc galveno komponentu analīzes rezultātiem, aizpaura kaulu dažādību nosaka galvenokārt kaulu maksimālais garums, kas vistīcāmāk saistīts ar zivs individuālo izmēru – lielāka izmēra zivīm ir garākie kauli. Maksimālais platums mazākā mērā atspoguļo variācijas, bet pauguriņu skaitam uz 1 cm<sup>2</sup> praktiski nav nekādas ietekmes uz variācijām – tātad, tā ir ļoti stabila pazīme. Paraugi GM 290-748 un GM 290-753, kā arī GM 290-750 un GM 290-22 savstarpēji ir līdzīgāki, nekā šīs divas objektu grupas.

#### Kleitrumi

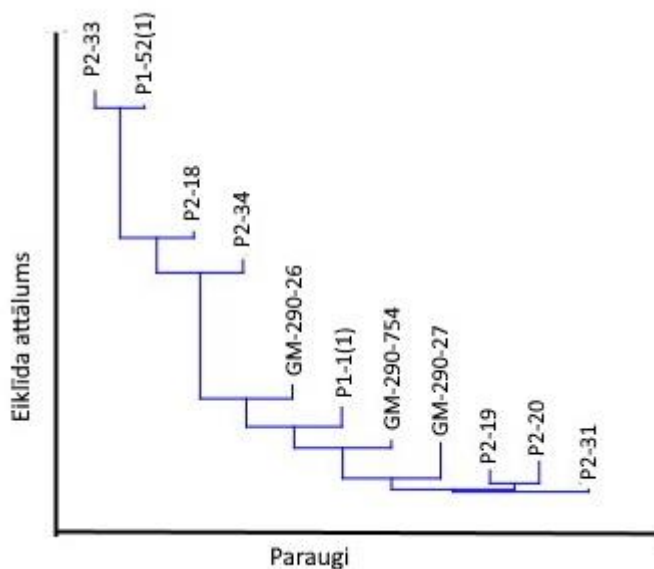
6.tabula. Kleitrumu sadalījuma raksturojums pēc Galveno komponentu analīzes datiem.

Galveno komponentu analīzes parametri		
Galvenās komponentes	Eigenvērtība	Dispersija, %
Kaula maksimālais garums	1867.33	96.609
Kaula maksimālais platums	46.4489	2.4031
Attiecība starp maksimālo garumu un maksimālo platumu	19.0859	0.98744
Leņķis	0.00271854	0.00014065



4.21.attēls. Dispersijas procentuālais sadalījums uz katra kleitruma komponentes. Grafikā virs būtiskuma līnijas ir viena komponente – maksimālais garums.

Dispersijas procentuālā sadalījuma uz katru komponenti grafiks uzskatāmi parāda, ka gandrīz visu kleitrumu daudzveidību nosaka kleitrumu maksimālais garums: zilā līnija parāda katra komponenta eigenvērtību, bet sarkanā līnija atzīme būtiskuma līmeni. Komponente virs sarkanās līnijas ir tā, kas būtiski nosaka atšķirības starp pētāmiem objektiem – šajā gadījumā tas ir garums.



4.22.attēls. Kleitrumu kladogramma. Uz horizontālās ass paraugi, uz vertikālās ass Eiklīda attālums.

Pēc galveno komponentu analīzes rezultātiem, kaitrūmu dažādību nosaka galvenokārt kaulu maksimālais garums, kas visticamāk saistīts ar zivs individuālo izmēru – lielāka izmēra zivīm ir lielākie kauli. Maksimālais platums mazākā mērā atspoguļo variācijas, bet leņķim praktiski nav nekādas ietekmes uz variācijām – tāpat, tā ir ļoti stabila pazīme. Visticamāk visi kaitrūmi no trīs atsegumiem pieder vienai sugai.

## 5.DISKUSIJA. POROLEPIFORMO ZIVJU (DZIMTA HOLOPTYCHIIDAE) TAKSONOMISKA PIEDERĪBA

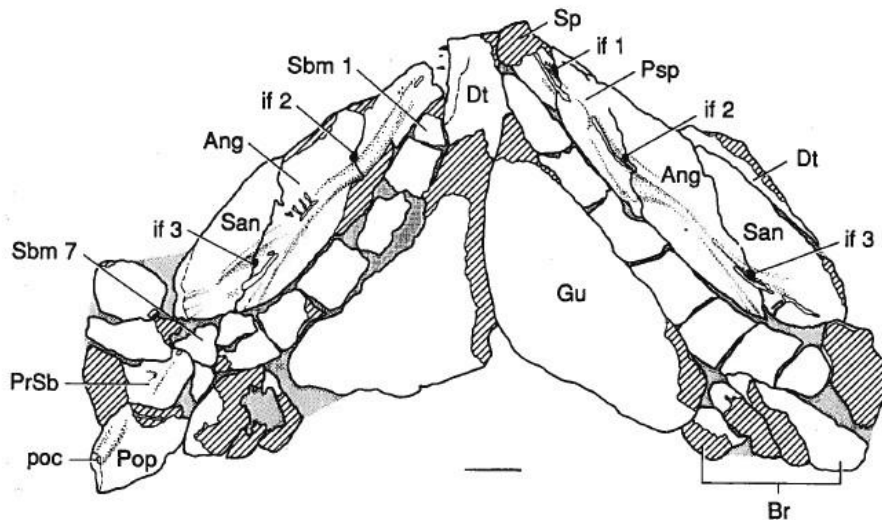
*Holoptychius* sugas no Ketleru svītas nogulumiem 1933.gadā aprakstīja V. Gross, pēc zvīnām noteicot atlieku piederību sugai *Holoptychius nobilissimus* (Gross 1933). Ņemot vērā, ka pēdējā laikā vairākums paleontologu piekrīt viedoklim, ka holoptihīdu zvīņu uzbūve ir vairāk atkarīga no izvietojuma uz zivs ķermeņa un īpatņa vecuma nekā no piederības kādai sugai (Cloutier, Schultze 1996; Downs et al. 2013), daži autori vairs neapspiež lielāko daļu no *Holoptychius* sugām, kas aprakstītas tikai pēc zvīnām, vai to diagnoze ir balstīta tikai uz zvīņu morfoloģiju (piemēram, Downs et al. 2013). Līdz ar to Grossa identifikācijai ir tikai vēsturiska nozīme.

Kā jau bija minēts augstāk (sistemātiskā sadaļā) mūsdienās par valīdajām sugām uzskata tikai četras: *Holoptychius nobilissimus* no Skotijas Famenas stāva nogulumiem, *Holoptychius flemingi* no Skotijas, *Holoptychius jarviki* no Kvebekas, Kanāda, un *Holoptychius bergmanni* Downs, Daeschler, Jenkins, Shubin, 2013 no Arktiskās Kanādas.

Šī darba ietvaros Ketleru svītas Holoptychiidae piederība tika precizēta no *Holoptychius* cf. *nobilissimus* (cf -conformis – līdzīgs) uz *Holoptychius* ex gr. *nobilissimus* (ex gr.- ex grege – no vienas grupas), kas vairāk atbilst esošai situācijai. Pieņēmums, ka Ketleru svītas Holoptychiidae dzimtas zivju atlieku pieder kādai *Holoptychius nobilissimus* līdzīgai, tomēr visticamāk patstāvīgai sugai, pamatojas uz to, ka Skotijas Famenas stāvā nogulumu, kuros atrastas *H. nobilissimus* fosilijas, ir pēc vecumā vistuvākie Ketleru svītas nogulumiežiem.

Lai precizētu Holoptychiidae dzimtas pārstāvju taksonomisko piederību, ir nepieciešams salīdzināt darbā aprakstītus paraugus ar citu valstu kolekcijām. Diemžēl, bakalaura darba ietvaros tas nav iespējams, tāpēc vienīgais paņēmieni ir salīdzināšana ar publicētiem materiāliem. *Holoptychius nobilissimus* no Skotijas Famenas stāva nogulumiem aprakstīja Luis Agasī (*L. Agassiz*) 1839 gadā. Ņemot vērā to kā 1839. gada publikācijā aprakstītas fosilijas nav attēlotas un apraksts uzrakstīts atbilstoši tā laika priekšstatiem, mūsdienās to nav iespējams izmantot, precīzas informācijas trūkuma dēļ. No pieejamajiem avotiem, kuros publicētās fotogrāfijas bija iespējams salīdzināt ar šī pētījuma paraugiem, tika izmantotas šādas publikācijas: Cloutier and Schultze 1996 un Downs et al. 2013.

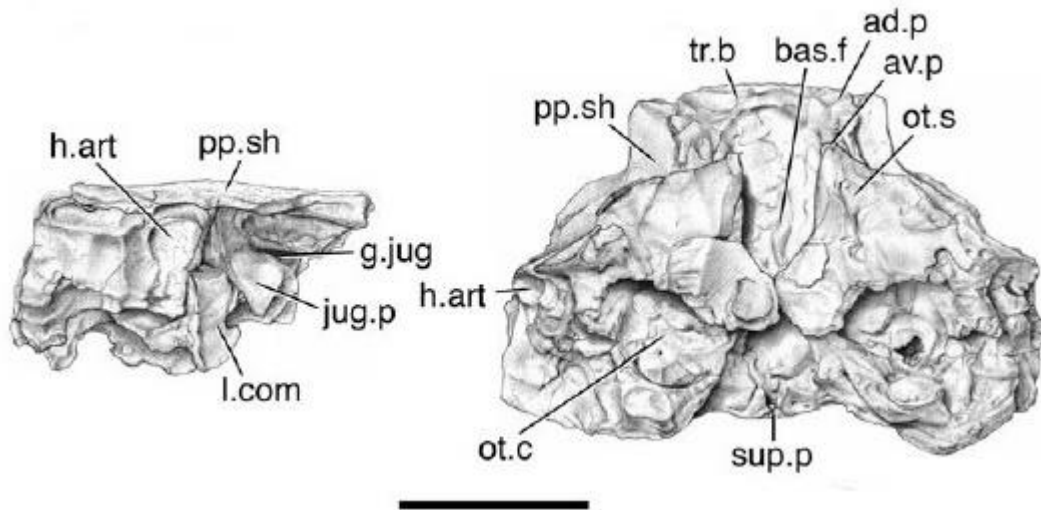
*Holoptychius jarviki* atlieku salīdzināšanā ar darbā aprakstītiem skeleta elementiem.



5.1.attēls. *Holoptychius jarviki* parauga apakšzoklis un gulārais kauls. Paraugs Nr.BMS E.2530. Gulārais kauls. Mēroga lineāla garums ir 1 cm. (Cloutier, Schultze 1996).

No Klotjē un Šulces darbā aprakstītā materiāla ar *Holoptychius jarviki* parauga Nr.BMS E.2530 gulāro kaulu ir iespējams salīdzināt gulārā kaula paraugus no Ketleru atsegumiem Nr.GM 290-28 un Nr. GM 290-1183. Gulārā kaula no parauga Nr.BMS E.2530 maksimālais garums 65,5 mm, maksimālais platums 27,8 mm. Proporcija starp maksimāla garuma un maksimāla platuma 2,32. Parauga Nr. GM 290-28 gulārā kaula maksimālais garums 107,0 mm, maksimālais platums 45,9 mm, proporcija starp maksimālo garumu un maksimālo platumu 2,33, kas ir pilnīgi tāda pati kā *H. jarviki*. Parauga Nr. GM 290-1183 maksimālais garums 77,5 mm, maksimālais platums 39,5 mm, bet proporcija starp maksimālo garumu un maksimālo platumu ir mazāka un sasniedz vien 1,96. Vidēji proporcija no abiem paraugiem ir 2,14. Proporcijas, ka arī kaulu forma visiem salīdzinātiem paraugiem būtiski neatšķiras. Tomēr, lai izdarītu secinājumu par piederību sugai *Holoptychius jarviki*, nepieciešams izpētīt vairāk materiālu, turklāt nevar izslēgt iespēju, ka gulārā kaula proporcijas varētu būt samērā konservatīva pazīme, kas būtiski neatšķiras dažādu sugu pārstāvjiem.

*Holoptychius bergmanni* atlieku salīdzinājums ar darba aprakstītiem *H. ex gr. nobilissimus* kauliem.



5.2.attēls. *Holoptychius bergmanni* Downs et al. 2013 NUFV 659. Parauga interpretatīvais zīmējums: A – skatā no labā sāna. B – skatā no apakšas (palatālajā skatā). Mēroga lineāla garums – 3 cm. (Downs et al. 2013).

Tika salīdzināti *Holoptychius bergmanni* parauga NUFV 659 aizpaura vairogs un *Holoptychius ex gr. nobilissimus* aizpaura vairogs no parauga Nr. GM 290-22. Salīdzinātas aizpaura vairoga proporcijas un galvaskausa pamata atveres proporcijas.

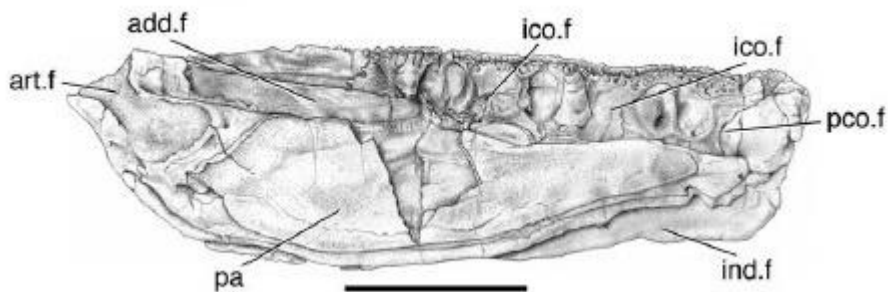
Parauga NUFV 659 maksimālais garums ir 53,79 mm, maksimālais platums 88,4 mm, proporcija starp maksimālo garumu un maksimālo platumu 0,61. Bas.f – galvaskausa pamata atveres izmēri: maksimālais garums 26,8 mm, maksimālais platums 15,0 mm, proporcija starp maksimālo garumu un maksimālo platumu 1,78. Paraugam Nr. GM 290-22 maksimālais garums ir 116,4 mm, maksimālais platums 80,0 mm, proporcija starp maksimālo garumu un maksimālo platumu 1,45. Bas.f – galvaskausa pamata atveres izmēri: maksimālais garums 27,8 mm, maksimālais platums 24,9 mm, proporcija starp maksimālo garumu un maksimālo platumu 1,12. Līdz ar to aizpaura vairoga proporcijas *Holoptychius bergmanni* (0,61) un *Holoptychius ex gr. nobilissimus* (1,45) atšķiras ļoti būtiski, vairāk nekā divreiz. Galvaskausa pamata atveres proporcijas arī būtiski atšķiras, 1,78 *Holoptychius bergmanni* pret 1,12 *Holoptychius ex gr. nobilissimus*.



5.3.attēls. *Holoptychius bergmanni* kreisais kleitrumis NUFV 993, skatā no sāniem un viscerāli. Mēroga lineāla garums – 3 cm. (Downs et al. 2013).

Ņemot vērā, ka no Ketlēru svītas nogulumiem tika savākta liela kleitrumu kolekcija, ir iespējams salīdzināt *Holoptychius bergmanni* kleitrumu ar pēc izmēriem līdzīgiem *H. ex gr. nobilissimus* paraugiem. Parauga NUFV 993 maksimālais platums ir 32,9, leņķis 127°. Lai precizētu morfoloģiskās atšķirības starp paraugu NUFV 993 un paraugiem no Ketlēru svītas, salīdzinājumam tika izvēlēti kauli ar līdzīgu platumu: P1-1(1), P2-19, P2-20, P2-31. Aprēķināts vidējais platums – 32,7, un vidējais leņķis 95,8°. No izvēlētiem *H. ex gr. nobilissimus* paraugiem maksimāla leņķu atšķirība ir paraugiem P2-19 (88,6°) un P1-1(1) (104°), kas sasniedz 15,4°. Bet starpība starp *H. bergmanni* paraugu NUFV 993 leņķi 126,9 un *H. ex gr. nobilissimus* paraugu vidējo leņķi 95,8° ir vesels 31°. To var uzskatīt par būtisku atšķirību.

Papildus tam būtiski atšķiras citas morfoloģiskās īpašības: paraugam NUFV 993 vertikālā lamina sašaurinās tuvojoties vidējai kaula daļai. Paraugiem no Ketlēru svītas tāds sašaurinājums nav vērojams.



5.4.attēls. *Holoptychius bergmanni* kreisais apakšžoklis NUFV 639, interpretējošais zīmējums parauga lingvālā skatā. Mēroga lineāla garums – 3 cm. (Downs et al. 2013).

Divu dažādu sugu apakšžokļu salīdzināšanai ir iespējams izmantot *H. ex gr. nobilissimus* apakšžokļa fragmentu, paraugu Nr. GM 290-23. Diemžēl, *H. ex gr. nobilissimus* apakšžoklis ir fragmentārs, tāpēc morfometriskie mērījumi nevar tikt izmantoti. Savukārt pēc dažādu kaulu sastarpējā izvietojuma, to un zobu proporcijām abu sugu apakšžokļi ir ļoti līdzīgi. Iespējams, arī apakšžokļa kā skeleta elementa uzbūve varētu būt ļoti konservatīva un tā nevar tikt sekmīgi izmantota sugu atšķiršanai. Lai veiktu detalizētāku salīdzinājumu, piemēram, pēc zobu kaula un vainagkaulu zobu skaita, ir nepieciešams apskatīt un salīdzināt paraugus dabā, nevis pēc fotogrāfijām.



5.5.attēls. *Holoptychius bergmanni* kreisais atslēgas kauls NUFV 995. Skats no apakšas, priekšas un viscerāli. Mēroga lineāla garums ir 3 cm. (Downs et al. 2013).

Lai salīdzinātu atslēgas kaulus, ir iespējams izmantot labi saglabājušos atslēgas kaulu no Pavāri-1 atseguma, parauga Nr. P1-38(1). Parauga NUFV 995 kaula maksimālais platums 20,6 mm, kaula ornamentētās nepārklātās daļas garums ir 39,4 mm, proporcija starp maksimālo platumu un ornamentētās nepārklātās daļas garumu ir 0,52. Parauga Nr. P1-38(1) maksimālais platums 27,2 mm, kaula ornamentētās nepārklātās daļas garums ir 52,9 mm, proporcija starp maksimālo platumu un ornamentētās nepārklātās daļas ir 0,51. Tātad proporcijas ir identiskas. Ņemot vērā galvaskausa aizpaura vairoga un kleitruma būtiskas atšķirības, ir iespējams secināt, ka *Holoptychiidae* atliekas no Ketleru svītas nepieder sugai *Holoptychius bergmanni*. Tomēr ir atzīmējams, ka pēc atslēgas kaula un apakšžokļa morfoloģiskās uzbūves *H. ex gr. nobilissimus* un *H. bergmanni* savā starpā neatšķiras.

## SECINĀJUMI

Pētījuma gaitā ir apkopoti dati par Ketleru svītas nogulumiežu izplatību, veidošanās apstākļiem, raksturotas pētījuma teritorijas ģeoloģiskās uzbūves īpatnības, kā arī apkopoti dati par porolepiformo zivju izplatību Ketleru svītas nogulumiežos un to atlieku daudzveidību. Lauka darbos 2019. un 2021. gadā līdz ar citu mugurkaulnieku fosilijām iegūts liels holoptihīdu dzimtas zivju atlieku materiāls, kas tika preparēts, un izveidots ievākto porolepiformo zivju fosiliju paraugu katalogs. Sakarā ar to, ka suga *Ventalepis ketleriensis* Schultze, kas pieder atsevišķai dzimtai Ventastegidae, pavisam nesen ir detalizēti raksturota, pētījumā tika pievērsta īpaša uzmanība tikai Holoptychiidae dzimtas pārstāvjiem. Balstoties uz autores atlasīto, daļēji pašas ievākto un preparēto augšējā devona Ketleru svītas nogulumiežos atrasto Holoptychiidae dzimtas zivju atlieku pētījumu, izdevās sniegt šo atlieku raksturojumu un precizēt svītas Pavāru un Varkaļu ridas nogulumos sastopamo *Holoptychius* ģints pārstāvju sistemātisko piederību. Pētījumā iegūtie rezultāti ļauj izdarīt šādus secinājumus:

1. Ņemot vērā morfometriskās analīzes rezultātus, uzskatāms, ka Holoptychiidae dzimtas zivju atliekas, kas tika atrastas Ketleru un Pavāru atsegumos, visticamāk pieder vienai sugai. Fosilijas no dažādām atrodnēm atšķiras pēc saglabāšanās pakāpes un tādiem tafonomiskiem rādītājiem kā korāzijas pazīmes, bet neatšķiras pēc morfoloģijas un morfometrijas analīzes datiem.
2. Salīdzinot *Holoptychius* ģints pārstāvju atliekas no Ketleru svītas nogulumiežiem ar literatūrā publicētiem vairāku sugu aprakstiem, kā arī ņemot vērā vispārīgu līdžību un stratigrāfiskās izplatības intervāla tuvumu, tika nolemts precizēt sugas piederību taksonam *Holoptychius* ex gr. *nobilissimus*. Ņemot vērā morfometriskās analīzes rezultātus, tomēr nevar izslēgt iespēju, ka *Holoptychius* ex gr. *nobilissimus* no Ketleru svītas pieder sugai *Holoptychius jarviki*.
3. Lai precizētu *Holoptychius* ex gr. *nobilissimus* materiāla no Ketleru svītas sugas piederību, ir nepieciešams veikt detalizētu salīdzinājumu ar citu kolekciju materiāliem.
4. *Holoptychius* ex gr. *nobilissimus* būtiski atšķiras no *Holoptychius bergmanni* pēc galvaskausa aizpaura vairoga un smadzeņu kapsulas, kā arī plecu joslas (kleitrumu) morfoloģiskās uzbūves, tomēr atšķirības pēc apakšžokļa un atslēgas kaula netika konstatētas. Tas varētu liecināt par šo struktūru uzbūves stabilitāti dažādām sugām.

## **PATEICĪBAS**

Vēlos izteikt lielu pateicību bakalaura darba vadītājam Prof., Dr. ģeol. Ervīnam Lukševičam par ļoti interesanto pētījuma tēmu, atbalstu un padomu sniegšanu darba izstrādāšanas procesā. Liels paldies pētniekam Jurijam Ješkinam par ieteikumu sniegšanu efektīvākai datu apstrādei, ka arī palīdzību fotografēšanā un 3D modeļa izveidi.

## LITERATŪRAS SARAKSTS

1. Ahlberg, P.E. 1992. A new holoptychiid porolepiform fish from the Upper Frasnian of Elgin, Scotland. *Palaeontology*, 35 (4): 813-828.
2. Ahlberg, P.E., Cloutier, R. 1996. Morphology, characters, and interrelationships of basal sarcopterygians. San Diego and London: Academic Press. 17, 445 – 479.
3. Ahlberg P., Lukševičs E. 1998. The new data on the head and shoulder girdle skeletons of the primitive tetrapod *Ventastega curonica*. - *Latvijas ģeoloģijas vēstis*, **4**. 36-42 p. (in Latvian with English summary)
4. Ahlberg P.E., Lukševičs E., Lebedev O. 1994. The first tetrapod finds from the Devonian (Upper Famennian) of Latvia. *Phil.Trans.R.Soc.Lond.B*, 343. 303-328 p.
5. Brangulis, A.J., Kuršs, V., Misāns, J., Stinkulis, Ģ. 1998. *Latvijas ģeoloģija*. Misāns J. (red.). Rīga, Valsts ģeoloģijas dienests.
6. Cloutier, R., Schultze, H.-P. 1996. Porolepiform fishes (Sarcopterygii). In: Schultze, H.-P., Cloutier, R. (eds.) *Devonian Fishes and Plants of Miguasha*, Quebec. Dr. Friedrich Pfeil Verlag, München.
7. Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L., Fan, J.-X. 2013. The ICS International chronostratigraphic chart. *Episodes*, 36: 199-204.
8. Downs, J., Daeschler, E., Jenkins, F.Jr., Shubin, N. 2011. A new species of *Laccognathus* (Sarcopterygii, Porolepiformes) from the Late Devonian of Ellesmere Island, Nunavut, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31 (5): 981–996.
9. Downs, J.P., Daeschler, E.B., Jenkins, F.A., Shubin, N.H. 2013. *Holoptychius bergmanni* sp. nov. (Sarcopterygii, Porolepiformes) from the Upper Devonian of Nunavut, Canada, and a review of *Holoptychius* taxonomy. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 162:47-59.
10. Gross, W. 1933. Die Fische des Baltischen Devons. Vol. 79 (Abt. A.), 74.
11. Gross, W., 1942. Die Fischfaunen des baltischen Devons und ihre biostratigraphische Bedeutung. *Korrespondenzblatt der Naturforscher-Vereins zu Riga*, 64, 373- 436.
12. Hammer, O. 2020. Paleontological statistics. Reference manual. University of Oslo. 118–43.

13. Janvier, P. 1996. *Early Vertebrates*. Oxford monographs on geology and geophysics. 33. Clarendon Press. Oxford, 393.
14. Jarvik, E. 1972. Middle and Upper Devonian Porolepiformes from East Greenland with special reference to *Glyptolepis groenlandica* n. sp. *Meddelelser om Grønland*, 187(2), 1-295.
15. Jarvik 1980. *Basic Structure and Evolution of Vertebrates Vol 1*. Academic Press, New York. 575 p. 50.
16. Jarvik, E., 1996. The evolutionary importance of *Eusthenopteron foordi* (Osteolepiformes). In Schultze H.-P. and Cloutier R. (eds) *Devonian Fishes and Plants from Miguasha, Quebec, Canada*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, pp. 285-315.
17. Khosravi, A., Golmakan, S.M., Teimori, A. 2017. Variations in fish body and scale shape among *Aphanius dispar* (Cyprinodontidae) populations: insights from a geometric morphometric analysis. Department of Biology, Faculty of Sciences, Shahid Bahonar University of Kerman. Kerman, Iran. 15(2), 113–123.
18. Kuršs, V. 1994. Devons. *Latvijas Daba, enciklopēdija*, 1.daļa. Rīga, 233. -234. lpp.
19. Lebedev, O.A., 1995a. Morphology of a new osteolepidid fish from Russia. *Bulletin du Muséum national d' Histoire naturelle, Paris*, IV, C(1-4), 17, 287-341.
20. Lebedev, O., Mark-Kurik, E., Karatajūte-Talimaa, V.N., Lukševičs, E., Ivanov, A. 2009. Bite marks as evidence of predation in early vertebrates. *Acta Zoologica (Stockholm)*. 90 (Suppl. 1.), 344 - 356.
21. Lebedev, O.A., Lukševičs, E. 2017. *Glyptopomus bystrowi* (Gross, 1941), an "osteolepidid" tetrapodomorph from the Upper Famennian (Upper Devonian) of Latvia and Central Russia. *Palaeodiversity and Palaeoenvironment*, 97(3): 615-632.
22. Lebedev, O., Lukševičs, E. 2018. New materials on *Ventalepis ketleriensis* Schultze, 1980 extend the zoogeographic area of a Late Devonian vertebrate assemblage. *Acta Geologica Polonica*, 68 (3): 437-454.
23. Lebedev O.A., Mark-Kurik E., Karatajūtė-Talimaa V.N., Lukševičs E., Ivanov A. 2009. Bite marks as evidence of predation in early vertebrates. *Acta Zoologica (Stockholm)*, 90 (Supplement 1): 344-356.

24. Lukševičs E. 1992a. *Bothriolepis ornata* Eichwald and its biostratigraphical significance. Sorokin V.S. (ed.). *Paleontologiya i stratigrafiya fanerozoja Latvijā i Baltiyskogo morya*. Rīga: Zinātne. 63-76 p. (in Russian)
25. Lukševičs E. 1992b. Palaeoichthyocenoses of the Famennian brackish seas of the Baltic area. - *Academia*, **1**. Tallinn: 273-280 p.
26. 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.
27. Lukševičs E. 1999. *Mugurkaulnieku paleontoloģija*. Mācību līdzeklis. Rīga, Elpa. 102 lpp.
28. 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.
29. Lukševičs E., Zupiņš I. 2004. Sedimentology, Fauna and taphonomy of the Pavāri Site, Late Devonian of Latvia. – *Acta Universitatis Latviensis*, 679: 99-119 pp.
30. Lukševičs E. Meškis S., Linde K. 2015. Vēlā devona mugurkaulnieku atliekas un ihnofosīlijas no Ketleru atseguma. Latvijas Universitātes 73. zinātniskā konference. *Geogrāfija. Ģeoloģija. Vides zinātne. Referātu tēzes*. Rīga, Latvijas Universitāte, 206.-209. lpp.
31. Lukševičs, E. 2017. Kāds klimats valdīja Baltijā vēlajā devonā? *Latvijas Universitātes 75. zinātniskā konference. Geogrāfija. Ģeoloģija. Vides zinātne. Referātu tēzes*. Rīga, Latvijas Universitāte. 152.-155. lpp.
32. Lukševičs E., Ahlberg P.E. Clack J.A. 2003. The dermal skull roof and braincase of the early tetrapod *Ventastega curonica* from the Late Devonian of Latvia. *Ichthyolith Issues Spec. Publ.* 7. The Gross Symposium 2: Advances in Palaeoichthyology. 36-37.
33. Lukševičs, E., Stinkulis, Ģ., 2018. Devona un karbona sedimentācijas baseini. Gr.: Nikodemus O., Kļaviņš M., Krišjāne Z., Zelčs V. (red.) *Latvija. Zeme. Daba. Tauta. Valsts*. Rīga, Latvijas Universitātes Akadēmiskais apgāds, 154.-160. lpp.
34. Lukševičs, E., Stinkulis, Ģ. 2018. Pirmskvartāra nogulumieži un platformsegas uzbūve. Gr.: Nikodemus O., Kļaviņš M., Krišjāne Z., Zelčs V. (red.) *Latvija. Zeme. Daba. Tauta. Valsts*. Rīga, Latvijas Universitātes Akadēmiskais apgāds, 38.-58. lpp..
35. Lukševičs, E. 2021. Vēlā devona augu dzīves liecības Ketleru svītas smilšakmeņos. *Latvijas Universitātes 79. zinātniskā konference. Geogrāfija. Ģeoloģija. Vides zinātne. Referātu tēzes*. Rīga, Latvijas Universitāte.

36. Lukševičs, E., Alksnītis, V., Bērtiņa, L., Ješkins, J., Matisone, L., Visotina, T. 2022. Jauna vēlā devona mugurkaulnieku oriktocenoze "Pavāri-2". *LU 80. starptautiskā konference. Ģeogrāfija. Ģeoloģija. Vides zinātne*. Referāru tēzes.
37. Meškis, S. 2013. Pēdu fosiliju kompleksi galvenā devona lauka Frānas stāva nogulumos.
38. Miller, R.F., Brazeau, M.D. 2007. A Late Devonian Porolepiform fish (*Holoptychius*) and the age of the Kennebecasis Formation, southern New Brunswick, Canada. *Atlantic Geology*, 43: 187-196.
39. Mondejar-Fernandez, J., Clement, G. 2012. Squamation and scale microstructure evolution in the porolepiformes (Sarcopterygii, Dipnomorpha) based on *Heimania ensis* from the Devonian of Spitsbergen. *Journal of Vertebrate Paleontology*. Vol. 32(2), 267 – 284.
40. Mondéjar-Fernández, Meunier 2020. New histological information on *Holoptychius Agassiz, 1839* (Sarcopterygii, Porolepiformes) provides insights into the palaeoecological implications and evolution of the basal plate of the scales of osteichthyans
41. Pontén, A., Plink-Björklund, P., 2007. Depositional environments in an extensive tideinfluenced delta plain, Middle Devonian Gauja Formation, Devonian Baltic Basin, *Sedimentology*, 54(5), 969-1006.
42. Savvaitova, L. 1994. Ketleru svīta. Kavacs, G. (red.). *Latvijas daba: enciklopēdija*. 2. sēj. Rīga, Preses Nams, 240.
43. Schultze, H. P. 2018. *Hard tissues in fish evolution: History and current issues*. Kansas University. Natural History Museum and Biodiversity Institute 42 (1), 29–39.
44. Schultze, H.-P., Arsenault, M. 1987. *Quebecius quebecensis* (Whiteaves), a porolepiform crossopterygian (Pisces) from the Late Devonian of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 24 (12).
45. Upeniece, I. 2010. Latvijas vidējā un vēlā devona akantodes. Latvijas Universitātes 68.zinātniskā konference. Ģeogrāfija, Ģeoloģija, Vides zinātne. Referātu tēzes. Rīga, LU Akadēmiskais apgāds, 380. –383. lpp.
46. Vasiļkova, J., Luksevics, E., Stinkulis, Ģ., Zupiņš, I. 2012. Taphonomy of the vertebrate bone beds from the Klūnas fossil site, Upper Devonian Tērvete Formation of Latvia.
47. Vorobjova, E.I., 1962. Rizodontnie kisteperie ribi Glavnogo devonskogo polya SSSR. *Trudi Paleontol. Inst. AN SSSR*, 94, 1 – 139. (krieviski).

48. Vorobjova, E.I., 1975. Ostolepidnaja kisteperaja ketlerskoy svity Latvii. In Fauna i stratigrafiya Pribaltiki i Belorussii (ed. Kurshs V.M.). Vilnyus: Mintis, pp. 209 - 213. (krieviski)
49. Vorobjova, E. 2004. Podklass Crossopterygii. Kisteperye [Subclass Crossopterygii. Sarcopterygians]. In: Novickaya, L. (ed.) Iskopaemye pozvonochnye Rossii i sopredel'nyh stran. Beschelyustnye i drevnie ryby (Fossil Vertebrates of Russia and Adjacent Countries. Agnathans and Fishes). Moscow, Geos: 272-372 (krieviski).

#### Nepublicētā literatūra

1. Mačute, S. 2017. Vēlā devona akantodes Ketleru svītas Varkaļu ridas smilšakmeņos. Bakalaura darbs. Rīga, Ģeogrāfijas un zemes zinātņu fakultāte, Latvijas Universitāte.
2. Tarusina A. 2020. Devona Ketleru svītas Pavāru ridas nogulumieži Pavāri-2 atsegumā: sastāvs, uzbūve un veidošanās apstākļi. Kursa darbs. Rīga, Latvijas Universitāte.
3. Visotina, T. 2021. Daivspurzivis *Holoptychius* (Porolepiformes) no Latvijas augšējā devona nogulumiem. Kursa darbs. Rīga, Latvijas Universitāte.

#### **Kartogrāfiskais materiāls:**

LĢIA Satelītkarte karte M 1:50 000 LU ĢZZF WMS. Sk. 23.05.2022. Pieejams

<https://www.geo.lu.lv/petnieciba/kartes/>

Bakalaura darbs „Holoptychiidae dzimtas daivspurzivis (Porolepiformes) no Latvijas augšējā devona Ketleru svītas nogulumiem.” izstrādāts LU Ģeogrāfijas un Zemes zinātņu fakultātē.

Ar savu parakstu apliecinu, ka pētījums veikts patstāvīgi, izmantoti tikai tajā norādītie informācijas avoti un iesniegtā darba elektroniskā kopija atbilst izdrukai.

Autors: Tatjana Visotina \_\_\_\_\_ 24./05./2022.

paraksts datums

Rekomendēju darbu aizstāvēšanai

Zinātniskais vadītājs: Profesors, Dr.geol. Ervīns Lukševičs \_\_\_\_\_ 24./05./2022.

paraksts datums

Recenzents: Līdzdarbojas: M.ģeol. Valters Alksnītis

Darbs iesniegts Ģeoloģijas nodaļas lietvedībā datums

Nodaļas lietvede Indra Baltmane \_\_\_\_\_./\_\_\_\_./2022.

paraksts datums

Noslēguma darba aizstāvēšanas rezultāti:

Bakalaura darbs aizstāvēts Ģeoloģijas bakalaura akadēmisko studiju gala pārbaudījumu komisijas sēdē

2022./\_\_\_\_./\_\_\_\_. protokola nr. .... vērtējums .....

gads, datums, mēnesis

Sekretārs Vārds Uzvārds \_\_\_\_\_./\_\_\_\_./2020.

paraksts datums