

DISERTATIONES GEOLOGICAE UNIVERSITATIS LATVIENSIS
Nr. 21



IEVA UPENIECE

**DEVONA BRUNUZIVJU UN AKANTOŽU
PALEOEKOLOĢIJA un to MAZUĻI
LODES IEGULĀ**

PROMOCIJAS DARBA KOPSAVILKUMS

doktora grāda iegūšanai ģeoloģijas nozares
pamatiežu ģeoloģijas apakšnozarē

RĪGA 2011

Promocijas darbs izstrādāts

Latvijas Universitātes Ģeoloģijas nodaļas Pamatiežu ģeoloģijas katedrā no 1995. gada līdz 2011. gadam. Šis darbs izstrādāts ar Eiropas Sociālā fonda atbalstu projektā “Atbalsts doktora studijām Latvijas Universitātē” (2010./2011.māc.gads).

Promocijas darba vadītājs:

Ervīns Lukševičs, profesors, *Dr. geol.* (Latvijas Universitāte)

Recenzenti:

Ivars Zupiņš, *Dr. geol.*, Latvijas Dabas Muzejs

Elga Kurika, *PhD*, Tallinas Tehnoloģiju universitātes Ģeoloģijas institūts

Aleksandrs Ivanovs, *Cand. geol.-min. sci.*, Sankt-Pēterburgas Universitātes docents

Promocijas padomes sastāvs:

Vitālijs Zelčs, profesors, *Dr. geol.* – padomes priekšsēdētājs

Ervīns Lukševičs, profesors, *Dr. geol.* – padomes priekšsēdētāja vietnieks

Aija Dēliņa, docente, *Dr. geol.*

Laimdota Kalniņa, asoc. profesore, *Dr. geogr.*

Valdis Segliņš, profesors, *Dr. geol.*

Ivars Zupiņš, *Dr. geol.*

Padomes sekretārs:

Ģirts Stinkulis, asoc. profesors, *Dr. geol.*

Promocijas darbs pieņemts aizstāvēšanai ar LU Ģeoloģijas promocijas padomes 2011. gada 19. maija sēdes lēmumu Nr. 02/2011.

Promocijas darba atklāta aizstāvēšana notiks LU Ģeoloģijas promocijas padomes sēdē 2011. gada 2. septembrī, Rīgā, Alberta ielā 10, Jāņa un Elfrīdas Rutku auditorijā (313. telpa).

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

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

© Ieva Upeniece, 2011
Latvijas Universitāte

ISBN 978-9984-45-384-2

www.lu.lv

Saturs

Ievads	4
Pētījuma aktualitāte un zinātniskā novitāte	4
Pētījuma mērķis un uzdevumi	5
Aizstāvēšanai izvirzāmās tēzes	5
Darba aprobācija	6
1. Lodes svītas ģeoloģiskā uzbūve un biostratigrāfija	6
2. Materiāls un metodes	7
3. Lodes fosiliju atrodnes paleoekoloģija un zivju atlieku tafonomija	9
3.1. Fosiliju izplatība „zivju mazuļu” lēcā	9
3.2. Zivju atlieku tafonomija	11
3.3. Zivju atlieku tafocenožu tipi	12
3.4. Lodes laikposma paleobiocenozes barības ķēdes	12
4. Bruņuzivju <i>Asterolepis ornata</i> Eichwald mazuļu morfoloģija un ontoģenēze	16
4.1. Morfoloģiskās uzbūves izmaiņas ontoģenēzē	16
4.2. Bruņuzivju mazuļu ontoģenētiskās attīstības stadijas	17
4.3. Diskusija	18
5. Akantožu <i>Lodeacanthus gaujicus</i> Upeniece morfoloģija un ontoģenēze	22
5.1. Morfoloģiskā uzbūve	22
5.2. <i>Lodeacanthus gaujicus</i> ontoģenētiskā attīstība	24
Secinājumi	26
Pateicības	29
Promocijas darba rezultātus atspoguļojošo zinātnisko publikāciju saraksts	30
Promocijas darba rezultātu aprobācija zinātniskās konferencēs (publicētās tēzes)	31
Curriculum Vitae (CV)	33
Literatūras saraksts	65

Ievads

Promocijas darbs veltīts unikālu, izcili labi saglabājušos fosilo zivju un dažādu bezmugurkaulnieku izpētei, ko autore ievākusi ilglaicīgu izrakumu laikā Lodes (Liepas) māla raktuvēs Latvijā (1988.-1998., 2001. g.). Materiāla ģeoloģiskais vecums atbilst vēlajam devonam, tas iegūts no Lodes svītas. Fosiliju daudzums, to taksonomiskā daudzveidība un izcilā saglabāšanās pakāpe Lodes fosiliju atrodni ierindo starp ievērojamākajām devona mugurkaulnieku atrodnēm pasaulē (Cloutier, Lelievre, 1998). Īpaši nozīmīgi ir fosilo zivju mazuļu un to parazitisko organismu atradumi, kādi iepriekš paleontoloģiskajā hronikā nebija zināmi.

Promocijas darbā veikts pētījums par izmirušo zivju divu klašu pārstāvju - bruņuzivju (Placodermi) un akantožu (Acanthodii) morfoloģiju un ontogēnēzi agrīnajos attīstības posmos. To sekmēja izcili labi saglabājies fosilais materiāls, kuru pārstāv gan pieaugušo, gan arī dažāda vecuma zivju mazuļu skeleti. Zivju mazuļu atradumi fosilā veidā ir īpaši liels retums. Atrastās bruņuzivis un to mazuļi pieskaitāmi antiarhu ģintij *Asterolepis* (Upeniece, Upenieks, 1992).

Bruņuzivju *Asterolepis* mazuļu un pieaugušo īpatņu salīdzinājums ir iespējams, balstoties uz iepriekšējiem ilglaicīgiem pieaugušo indivīdu morfoloģijas pētījumiem (Eichwald, 1840 a,b; Pander, 1857; Stensiö, 1931; Gross, 1931, 1933; Karatajūte-Talimaa, 1957, 1958b, 1963). Jauns pētījumu etaps aizsākās pēc tam, kad pazīstamais ģeologs profesors V. Kuršs 1970. g. bija atradis pieaugušo bruņuzivju *Asterolepis ornata* veselus skeletus Lodes mālu atradnē (Kuršs, Lyarskaya, 1973; Lyarskaya, 1977, 1981; Ivanov u.c., 1996; Lukševičs, 2001). *Asterolepis* ģints bruņuzivis ir samērā plaši pētītas sakarā ar iežu vecuma noteikšanu un korelāciju Austrumeiropas platformā (Gross, 1942; Karatajūte, 1958a, 1963) un austrumu Grenlandē (Marshall, Astin, 1996).

Bruņuzivju ontogēnētiskā attīstība ir maz pētīts aspekts. Stensiö (1948) ir aprakstījis dažas attīstības iezīmes bruņuzivju *Bothriolepis canadensis* jauniem un pusaugu īpatņiem. L. Verdelins un J. Longs (Werdelin, Long, 1986) ir noskaidrojuši *B. canadensis* augšanas alometrisku dabu. Līdzšinējais nelielais ontogēnētisko pētījumu apjoms ir saistīts ar bruņuzivju mazuļu veselu skeletu atradumu īpašu retumu.

Akantodes dažādās vecuma attīstības stadijās šajā darbā pārstāv autores aprakstītā ģints un suga *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece, 1996. Devona akantožu ontogēnētiskā attīstība līdz šim nebija zināma. Savukārt akantožu mazuļi no jaunākiem – karbona un perma nogulumiem ir samērā plaši pētīti (Obruchew, 1955; Zidek, 1988; Heidtke, 1990; Zajic, 2005; Beznosov, 2009).

Pētījuma aktualitāte un zinātniskā novitāte

Lodes fosilo organismu kompleksā ietilpst pārstāvji no dažādiem senās paleoekosistēmas barošanās ķēžu līmeņiem, kas ļauj rekonstruēt Lodes laikposma paleobiocenozes barības ķēdes visos galvenajos trofiskajos līmeņos. Pirmo reizi tika rekonstruēta devona deltu zonas paleobiocenozes trofiskā struktūra. Pētījumu rezultāti apliecina, ka Lodes tafocenoze atspoguļo plašākas barības ķēdes devonā, salīdzinot ar iepriekšējos pētījumos aprakstītajā (Mark-Kurik, 1995; Lebedev, 1992; Lukševičs, 1992).

Bruņuzivju un akantožu mazuļu dažādās attīstības stadijās esošo skeletu izcilā saglabāšanās pakāpe ļauj izpētīt abu izmirušo zivju klašu pārstāvju agrīnās augšanas stadijas. Pirmo reizi tika aprakstīta bruņuzivju *Asterolepis ornata* Eichwald sensu Agassiz, 1840 un akantožu *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece, 1996 ontogēnēze, skaidri nodalot un izsekojot to

dažādās attīstības stadijas. Dažādu augšanas stadiju detalizēta salīdzināšana dod iespēju nākotnē izvairīties no jaunu, dažādu zivju taksonu kļūdainas aprakstīšanas, kas būtībā pieder vienai sugai dažādās indivīdu attīstības stadijās.

Devona parazītisko tārpu atlieku atklājumi zivju mazuļu ķermeņos pirmo reizi paleontoloģiskajā hronikā (Upeniece, 1998, 2001; Poinar, 2003) apstiprina agrāk izteiktu hipotēzi (Llewellyn, 1982) par parazītisko plakantārpu filoģenēzi senajās zivīs. To pierāda specifiskās hitīna kāsišu sistēmas bruņuzivju mazuļu un akantožu skeletos. Tās ir gan senāko zināmo zivju parazītu atliekas visā līdz šim zināmajā paleontoloģiskajā hronikā, gan arī pārstāv senāko atrasto mugurkaulnieku - parazītorganismu asociāciju.

Pētījuma mērķis un uzdevumi

Promocijas darba mērķis ir Lodes laikposma zemūdens deltu zonas paleoekoloģiskais raksturojums un divu izmirušo devona zivju klašu pārstāvju – bruņuzivju *Asterolepis ornata* un akantožu *Lodeacanthus gaujicus* agrīno attīstības stadiju detalizēta izpēte.

Pētījuma mērķa sasniegšanai tika izvirzīti sekojoši galvenie **darba uzdevumi**:

- 1) Veikt Lodes svītas organismu kompleksa tafonomisko izpēti, lai noskaidrotu organismu atlieku uzkrāšanās apstākļus devona paleobasēnā.
- 2) Rekonstruēt barības ķēdes un trofisko piramīdu Lodes paleobiocenozē.
- 3) Bruņuzivju *Asterolepis ornata* mazuļu un akantožu *Lodeacanthus gaujicus* mazuļu un pieaugušo īpatņu detalizēta morfoloģiskā izpēte.
- 4) Bruņuzivju un akantožu agrīno ontogēnētiskās attīstības stadiju izpētes metodoloģijas izstrādāšana un augšanas likumsakarību noskaidrošana.
- 5) Parazītisko tārpu atlieku izpēte bruņuzivju un akantožu mazuļos.

Aizstāvēšanai izvirzāmās tēzes

1. Dažādu Lodes organismu taksonu morfoloģiskā un funkcionālā analīze ļauj veikt iespējamo barības ķēžu un dažādu trofisko līmeņu rekonstrukciju devona zemūdens deltu zonā Lodes laikposmā.
2. Pamatojoties uz bruņuzivju mazuļu morfoloģisko izpēti, analizējot formu, proporciju, zvīņojuma, bruņu plātņu ornamentējuma un histoloģiskās struktūras izmaiņas, ir iespējams noskaidrot bruņuzivju “juvenīlās” iezīmes, kā arī apstiprināt bruņuzivju mazuļu piederību sugai *Asterolepis ornata*. Pamatojoties uz “juvenīlo” iezīmju izpēti, katrai no piecām bruņuzivju agrīnajām attīstības stadijām ir noteiktas tikai tām raksturīgas īpašības.
3. Ir iespējams noskaidrot secīgas augšanas stadijas arī otrai izmirušo zivju klašu Acanthodii pārstāvei - akantodei *Lodeacanthus gaujicus*, pamatojoties uz zvīņu morfoloģijas, zvīņojuma attīstības, dažādu kaulu un ķermeņa daļu proporciju, kā arī kaulu pārkaulošanās secības izpēti. Šo zivju peldspuru dzelkšņu garums var kalpot kā labākais īpatņu relatīvā vecuma indikators.
4. Zivju mazuļos atrastie, domājams, hitīna kāsiši, spriežot pēc to morfoloģijas un lokalizācijas vietām, kā arī, salīdzinot tos ar mūsdienu dzīvnieku pasaulē esošajiem, ir atliekas no seniem, iepriekš nezināmiem parazītiskiem tārpiem.

Darba aprobācija. Pētījumu rezultāti ir prezentēti 16 zinātniskajās publikācijās, no kurām 6 ir publicētas starptautiski citējamos žurnālos un rakstu krājumos un ir pieejamas starptautisko publikāciju datubāzēs, kā arī 10 publikācijas citos zinātniskajos izdevumos (7 – angļu valodā, 3 – latviešu valodā). Galvenie pētījumu rezultāti ir aprobēti un diskutēti, uzstājoties ar referātiem 17 starptautiskajās zinātniskajās konferencēs, simpozijos un kongresos un 11 zinātniskajās konferencēs Latvijā, kur kopumā ir nolasīti 30 ziņojumi un publicētas konferenču tēzes.

1. Lodes svītas ģeoloģiskā uzbūve un biostratigrāfija

Lodes svīta veido augšdevona Gaujas reģionālā stāva augšējo daļu un ir raksturīga ar savdabīgām noslīdeņu izraisītām nogulumu deformācijām upju deltu zemūdens nogāzēs. Lodes svīta pārsvarā sastāv no aleirolītiem, reizēm ar sīkdispersu mālu lēcām. Īpatnēji, ka šīs lēcas vietām aizpilda noslīdeņu rezultātā radušās ieplakas, kuras savukārt izveidojušās nestabilos zemūdens deltu apstākļos Sietiņu svītas smilšaino nogulumu virsmā (Kuršs, 1975, 1992a). Noslīdeņu ieplakās nereti tika apglabātas zivju un citu organismu atliekas (Kuršs, Lyarskaya, 1973). Nogulu straujā izgulsnēšanās pasargāja organismu atliekas no straujas dezintegrācijas un veicināja ideālus apstākļus to fosilizācijai. Lodes svītas nogulumi izplatīti gar Eiramerikas paleokontinenta nogāzi un stiepjas DR-ZA virzienā 160 km garumā aptuveni no Cēsīm Latvijā līdz Pečoriem Krievijas ZR daļā (Kuršs, 1992b). Lodes svītas stratotips atrodas Liepas (Lodes) mālu karjerā. Lodes svīta atbilst biostratigrāfiskai *Asterolepis ornata* zonai.

Lodes svītas mālajos nogulumos atsevišķi autori interpretē kā uzkrājušos plūdmaiņu līdzenuma ezeros vai līdzīgos apstākļos, bet deformācijas Lodes svītas nogulumos pat ar tektonisku izcelsmi (Pontén, Plink-Björklund, 2007). Promocijas darba autore pieturas pie prof. V. Kurša viedokļa par Lodes svītas nogulumu veidošanos zemūdens deltu apstākļos.

Lodes svītas organismu saraksts ietver gandrīz visas devona periodam raksturīgās galvenās mugurkaulnieku grupas: bezžokleņus, bruņuzivis, akantodes, daivspurzivis, starspurzivis. Lodes svītā ir zināmi 16 zivju un bezžokleņu taksoni, kas pārstāv vismaz 15 sugas un 13 ģintis (Upeniece, 2001b). Tai skaitā pētījuma gaitā ir konstatētas piecas zinātnei jaunas zivju sugas un viena jauna zivju ģintis. Dažādu zivju mazuļu atradumi pārstāv daudzveidīgas zivju grupas: bruņuzivis, akantodes, daivspurzivis, un, iespējams, arī starspurzivis. Lodes svītas organismu sarakstā ietilpst gan augu makro- un mikroatliekas, gan arī vismaz piecas bezmugurkaulnieku grupas, tajā skaitā zivju parazīti, dažādi sīki vēžveidīgie, vēžskorpioni.

Promocijas darbā tika veikts Gaujas reģionālā stāva mugurkaulnieku taksonu salīdzinājums ar Galvenā Devona lauka (augšējās Živetas/apakšējās Franas), Migušašas (apakšējās/vidējās Franas), Skotijas un Timāna (augšējās Živetas/apakšējās Franas) mugurkaulnieku taksoniem saistībā ar Galvenā Devona lauka zonējumu pēc bruņuzivīm (Upeniece, 2001b, Table 2). Pētījumu rezultātā tika konstatēts, ka Gaujas reģionālā stāva mugurkaulnieku taksoni vairāk līdzinās augstāk minēto reģionu agrās Franas ihtiofaunas kompleksiem nekā vēlās Živetas ihtiofaunas sastāvam. Domājams, Gaujas reģionālais stāvs ietilpst Franas stāva apakšējā daļā, lai gan joprojām pastāv dažādi viedokļi par vidusdevona un augšdevona robežu Baltijā (Esin *et al.*, 2000; Marschal *et al.*, 2008).

2. Materiāls un metodes

Promocijas darbs pamatojas uz daudzveidīga fosilā materiāla kolekcijas, ko autore ievākusi ilglaicīgu izrakumu rezultātā (1988.-1998., 2001. g.) Liepas (Lodes) mālu karjerā Latvijā. Lauka darbu laikā tika iegūti organismu atlieku tafonomiskie dati, sastādīts t.s. „zivju mazuļu” mālu lēcas 12 m griezuma detalizēts apraksts ar dažādu organismu atlieku piesaisti. Papildus tika lietots rokas urbis, lai sasniegtu smilšainos Sietiņu svītas nogulumus zem mālu lēcas. Pētītais fosilais materiāls galvenokārt ietver mugurkaulnieku un bezmugurkaulnieku paraugus.

Mugurkaulnieki. Fosilo zivju kolekcijā ietilpst apmēram 300 bruņuzivju *Asterolepis ornata* mazuļu skeleti vai to daļas, kas pārstāv dažādus bruņuzivju agrīnās attīstības posmus. Bruņuzivju mazuļu skeletu izmēri variē 1-4 cm robežās: sākot no pavisam maza juvenīlā īpatņa, kam tik tikko sākusies skeleta elementu pārkaulošanās, līdz īpatnim ar pilnīgi attīstītām (labi pārkaulotām) bruņām un zvīņām. Pētījumiem noderīgāki bija nedaudz dezintegrējušies skeleti, kā arī atsevišķas bruņu plātnes, kas sekmēja gan bruņuzivju mazuļu rekonstrukciju izveidi, gan ļāva detalizēti izpētīt šuvju morfoloģiju un bruņu plātņu pārklājumu zonas. Kolekcija glabājas Latvijas Dabas muzejā, kolekcijas Nr. LDM 260.

Latvijas Dabas muzejā tika veikts mazuļu skeleta elementu morfoloģijas salīdzinājums ar pieaugušo bruņuzivju *Asterolepis ornata* atliekām (kolekcijas Nr. LDM 43 un LDM 55), kā arī ar citām bruņuzivīm Zviedrijas Dabas vēstures muzejā Stokholmā, Ķīnas ZA Mugurkaulnieku Paleontoloģijas un paleoantropoloģijas institūtā Pekinā, Amerikas Dabas vēstures muzejā Ņujorkā un Dabas vēstures muzejā Čikāgā, ASV.

Akantožu *Lodeacanthus gaujicus* kolekcijā ietilpst 60 dažādās saglabātības pakāpēs esoši zivju skeleti vai to fragmenti; kolekcijas Nr. LDM 270. Atrastās akantodes ir bijušas dažādās attīstības stadijās; īpatņu izmēri mainās no 0,8 līdz 4 cm. Lielākās zivis varētu būt jau pieauguši īpatņi. Veikts to morfoloģisks salīdzinājums ar radniecīgu ģinšu *Mesacanthus* un *Triazeugacanthus* pārstāvjiem Zviedrijas Dabas vēstures muzejā Stokholmā, Amerikas Dabas vēstures muzejā Ņujorkā un Dabas vēstures muzejā Čikāgā, ASV.

Bezmugurkaulnieku kolekciju veido dažādu taksonu pārstāvji: neskaitāmi labi saglabājušies šķeltkājvēži un lapkājvēži, ievērojami mazāk gliemeņvēžu un vēžskorpionu. Īpaši nozīmīgi ir iepriekš nezināmu parazitisko tārpu atlieku atradumi (kopskaitā 77) 16 bruņuzivju mazuļu un 27 akantožu skeletos.

Morfoloģisko pētījumu metodes

Fosilo zivju preparēšana norisinājās binokulārā mikroskopā ar asu adatu palīdzību. Fosilais materiāls ir ļoti trausls, kas sarežģī preparēšanu un ievērojami paildzina tās laiku. Bruņuzivju mazuļu mērījumi veikti pēc V. Karatajūtes-Talimaa (1963) viedotās sistēmas, to papildinot ar Verdelina un Longa (Werdelin, Long, 1986) piedāvātiem mērījumiem saistībā ar bruņuzivju mazuļu juvenīlajām iezīmēm. Alometrijas pētījumiem tika izskaitļotas bruņu plātņu un ķermeņa daļu proporcijas. Bruņuzivju mazuļiem veikto mērījumu precizitāte ir līdz 0,05 mm (lietojot binokulāra lineālu), pieaugušiem īpatņiem – līdz 0,5 mm (lietojot mērcirkuli). Akantožu mērījumi veikti pēc J. Zideka (1976) viedotās sistēmas. Akantožu skeletu garumi ir vērtējami kā aptuveni, jo ķermeņa zvīņojums fosilizācijas gaitā, domājams, ir deformējies.

Terminoloģija. Bruņuzivīm izmantota Ē. Stenše (Stensiö, 1948) veidotā terminoloģija ar R. Mailsa (Miles, 1968) un citu pētnieku (Young (1983, 1984 b, 1988; Young, Gourter, 1981; Janvier, 1996) papildinājumiem. Iepriekš neaprašītiem bruņuzivju mazuļu skeleta elementiem tika ieviesti vairāki jauni apzīmējumi: papildus valnīši uz galvas vairoga, sānu un vēdera sienām, kas izskaidroti promocijas darbā. Akantodēm izmantota Vatsona (Watson, 1937), R. Denisona (Denison, 1976) un J. Zideka (Zidek, 1976) veidotā terminoloģija.

Tika veikti bruņuzivju *Asterolepis ornata* iepriekš nezināmu mazuļu un *Lodeacanthus gaujicus* akantožu dažādās vecuma stadijās detalizēti **morfoloģiskie pētījumi**. Tika izstrādāta šo zivju agrīnās ontogēzes un attīstības stadiju pētījumu metodoloģija. Katras agrīnās augšanas stadijas nodalīšanai tika izvērtētas zivju mazuļu morfoloģiskās īpašības un to izmaiņas. Visas morfoloģiskās izmaiņas tika iedalītas kvalitatīvo un kvantitatīvo īpašību grupās. Kvalitatīvo īpašību izmaiņas mazuļu morfoloģijā notikušas diezgan strauji vai pat lēcienvēidīgi, samērā īsā laika periodā. Kvalitatīvās īpašības kvantitatīvi nav izmērāmas. Kvantitatīvo īpašību izmaiņas notikušas lēni, pakāpeniski un parasti visā augšanas laikā, tās ir kvantitatīvi izmērāmas. Katra ontogēnētiskā augšanas stadija raksturota ar konkrētu kvalitatīvo īpašību izmaiņām uz kvantitatīvo īpašību izmaiņu fona (kvalitatīvo un kvantitatīvo īpašību izmaiņu kopums). Vēlākās attīstības stadijās šī metodoloģija vairs nav pielietojama, jo kvalitatīvas skeleta izmaiņas turpmākajā ontogēzē vairs neseko.

Tika veikti akantožu zvīņu morfoloģiskie pētījumi, kuru rezultātā nodalītas sešas zvīņojuma zonas ar morfoloģiski atšķirīgiem zvīņu veidiem (Upeniece, Beznosov, 2002) katrā zonā.

Tafonomisko un paleoekoloģisko pētījumu metodes

Tafonomiskie pētījumi ļauj novērtēt organismu atlieku saglabāšanās stāvokli un veidu, izvietošanu, orientāciju u.c. Lai varētu izdalīt tafocenožu tipus, tika izmantota saistība starp organismu atlieku saglabāšanās pakāpi un tās iekļaujošo iežu tipiem. Zivju skeletu dezintegrācijas secības pētījums ļāva izprast apglabāšanās apstākļus devona deltu reģionos. Lai izvērtētu fosiliju dažādo saglabāšanās pakāpi tafocenozē, tika pielietotas aktuopaleontoloģisko pētījumu metodes.

Organismu atlieku morfofunkcionālās analīzes rezultātā, pētot mutes un žokļu morfoloģiskās īpatnības, ķermeņa izmērus un formu, tika noteikts organismu barošanās veids un nodalītas šādas ekoloģiskās grupas: plēsēji, augēdāji, bentofāgi, plankton- un detritēdāji. Šo informāciju papildināja arī bruņuzivju mazuļu kuņģu fosilizētā satura pētījumi. Lai izveidotu Lodes laikposma paleobiocenozes trofisko piramīdu (barošanās līmeņus un barības ķēdes), tika pielietota aktuopaleontoloģiskā pētījumu metode, izdalot producentu un konsumentu grupas.

3. Lodes fosiliju atrodnes paleoekoloģija un zivju atlieku tafonomija

3.1. Fosiliju izplatība „zivju mazuļu” lēcā

Vienā no Lodes (Liepas) mālu atradnes pelēko sīkdisperso mālu lēcām, kas aizņem 66 m platu iegrauzumu Sietiņu svītas smilšakmeņos, izrakumu laikā tika atrasti unikāli dažādu zivju mazuļu veseli skeleti, kā arī daudzveidīgas bezmugurkaulnieku un augu atliekas (Upeniece, Upenieks, 1992; Upeniece, 1995, 1996, 1999, 2001b). „Zivju mazuļu” mālu lēcu veido tumši pelēka māla lamināti, kas bagāts ar organiskajām vielām. Šī mālu lēca pēc autores ieteikuma (Latvijas Universitāte, 1991) ir ņemta valsts aizsardzībā Ģeoloģisko un Ģeomorfoloģisko dabas pieminekļu kategorijā (Stinkulis, 2003).

IHTIOFAUNA

Ihtiofaunu šajā mālu lēcā pārstāv pārsvarā maza izmēra (0,8-4 cm) zivis un to mazuļi dažādās attīstības stadijās. Īpaši labi saglabājušies četru ģinšu pārstāvju mazuļu skeleti: bruņuzivju *Asterolepis ornata*, akantožu *Lodeacanthus gaujicus*, daivspurzivju *Strunius* sp. nov. un *Latvius* sp. nov. skeleti. Starp retiem, fragmentāriem atradumiem ir starspurzivis *Cheirolepis* sp. un nenoteiktās daivspurzivis Osteolepididae gen. et sp. indet., kā arī Coelacanthidae gen. et sp. indet. Atsevišķos gadījumos ir konstatēti arī veselu pieaugušu bruņuzivju *Asterolepis ornata* skeleti (garums bez astes 30-35 cm) un vienā gadījumā arī veselas daivspurzivis *Laccognathus panderi* atradums (garums 1,65 m).

Bez minētajām zivju atliekām ir atrasts plašs, pie dažādiem taksoniem piederošu zivju zvīņu klāsts. To starpā ir arī neidentificētu zivju zvīņas.

BEZMUGURKAULNIEKI

Parazītiskie plakantārpi. Pētot bruņuzivju un akantožu mazuļu morfoloģiju, tajos tika konstatēti zivīm nepiederoši elementi - savdabīgas, mikroskopisku (domājams, hitīna) kāsišu grupas. Kāsišu izmēri ir ļoti mazi, 0,02-0,4 mm. Kopumā atrastas 77 fosilo parazītu atliekas vai to grupas 16 bruņuzivju mazuļu skeletos un 27 akantožu skeletos, kā arī vienā šķeltkājvēzītī. Kāsišu specifiskās lokalizācijas vietas akantodēs norāda gan uz to piederību parazītiskiem organismiem, gan arī uz to iespējamo dzīves veidu. Peldspuru un žaunu vietās konstatētie kāsiši, jādoma, piederējuši ektoparazītiem, savukārt vēdera dobumā bijušo iekšējo orgānu vietā atrastie – endoparazītiem (Upeniece, 1999 a,b,c). Bruņuzivju mazuļos atrastie kāsiši tik pārlicinošu informāciju par lokalizācijas vietām nesniedz.

Kāsišu radiālais izvietojums un izskats ir līdzīgs mūsdienu plakantārpu tipa (Platyhelminthes) Cercomeromorphae virsklases pārstāvju kāšiem kāpura stadijā, bet ir ievērojami lielāka izmēra. Atsevišķas kāsišu grupas atgādina arī dzelkšņgalvju Acanthocephala piestiprināšanās orgānus. Tomēr visvairāk fosilie kāsiši līdzinās Monogenea klases pārstāvju kāpuru kāsišiem. Monogenejiem tie ir izvietoti ķermeņa aizmugurējā galā un veic piestiprināšanās funkcijas pie saimniekorganisma. Parazītiskie plakantārpi pārsvarā lokalizējas uz zivju žaunām, zvīņojuma, ķermeņa dobumā un asinsrites sistēmā.

Fosilo parazītisko organismu atlieku identificēšanu apgrūtina diagnosticējamo mīksto ķermeņa daļu trūkums. Fosilā veidā saglabājušies ir tikai kāši. Šīs parazītisko tārpu atliekas varētu pārstāvēt plakantārpu Monogenea senčus, kas atbilst parazitologa Levelīna (Llewellyn,

1982) izteiktajai hipotēzei par parazitisko plakantārpu filoģenēzi senajās zivīs. Par to liecina arī kāsišu maksimālais skaits – 16, kāds ir raksturīgs tieši primitīvajiem monogeneju tārpiem (Boeger, Kritsky, 1993).

Atrastie fosilie kāsiši ir vissenākās līdz šim zināmās zivju parazītu atliekas paleontoloģiskajā hronikā (Poinar, 2003). Citi zināmie zivju parazītu atradumi attiecas uz jaunākiem nogulumiem, - pa vienam paleozojā un mezozojā. Karbona perioda haizivī *Cobelodus aculeatus* ir atrasti elipsoidālas formas sakopojumi (Zangerl, Case, 1976), kas tiek interpretēti kā parazitisko tārpu oļiņas. Brazīlijā, krīta perioda kaulzivju *Cladocyclus gardneri* žaunu dobumos tika atrasti parazitiski vēžveidīgie – airkājvēži (Copepoda: Cressey, Patterson, 1973).

Vēžveidīgie. „Zivju mazuļu” mālu lēcā vairākos slāņos konstatēti augstāko vēžveidīgo **šķeltkājvēžu** (Mysidacea) saskalojumi. Devona perioda augstākie vēžveidīgie ir zināmi vismaz septiņās atrodnēs Eiramerikas paleokontinentā, no tām piecas ir Eiropā (Shram, 1977), taču šķeltkājvēži līdz šim devona nogulumos nebija zināmi. Devona augstāko vēžveidīgo atliekas ir retas un parasti ir slikti saglabājušās (Shram, 1980). Liepas (Lodes) mālu karjerā ir lielākā augstāko vēžveidīgo atrodne devonā.

Lodē konstatētajiem šķeltkājvēžiem ir raksturīga augsta saglabāšanās pakāpe: labi saglabājušās antenas, acis, krūšu un vēdera ekstremitātes. Nereti ir sastopams arī gremošanas orgānu fosilizējis saturs (Upenieks, 1990). Šķeltkājvēži dažos slāņos ir ar biezu hitīna apvalku, savukārt dažos sānos tie ir ar plānu, tikko ataugušu apvalku. Vēžiņu izmērs ir apmēram 1 cm. Domājams, ka tie kalpoja par sīko zivju barības bāzi.

Lapkājvēži (Conchostraca) pārsvarā saskaloti vienā slānītī kopā ar augu atliekām. Tos pārstāv vairāki taksoni, no kuriem noteikta tikai viena ģints *Pseudestheria*. Šie vēžveidīgie ir ar plānām, caurspīdīgām hitīna čauliņām. Pieaugušie īpatņi ir ap 1 cm gari, bet atrasti arī mazāki (līdz 0,5 cm gari) nepieauguši īpatņi. Čauliņas vāciņi parasti ir saglabājušies kopā, kas liecina, ka šie organismi nav bijuši pakļauti nozīmīgai straumju darbībai.

Gliemeņvēži (Ostracoda) ir saglabājušies tikai nospiedumu veidā, to čaulu izmēri sasniedz vien 0,3-1,3 mm. Šiem vēžveidīgiem ir ovālas formas čaulas ar gludu virsmu bez specifiskām morfoloģiskām iezīmēm. To karbonātiskās čauliņas, domājams, ir bijušas ļoti plānas un fosilizācijas laikā ir izšķīdušas. Atsevišķiem eksemplāriem čauliņu nospiedumi ir saglabājušies atvērtā veidā, ar pavērtiem vāciņiem.

Šajā lēcā ir atrastas arī citu vēžveidīgo atliekas, kuras pagaidām nav identificējamās.

Vēžskorpioni. Vēžskorpionu atliekas ir pārstāvētas ar retiem, atsevišķiem fragmentiem, kas viegli identificējami to īpatnējā pusapļu ornamentējuma dēļ. Šo dzīvnieku apvalku karbonātiskā daļa ir izšķīdusi, un saglabājusies ir tikai plāna hitīna kārtiņa. Teorētiski pieaugušo īpatņu garums varētu sasniegt pat 1 m. Atrasts arī vēžskorpiona mazuļa fragments. Pēc izmēriem šie vēžskorpioni ir bijuši lielāki nekā Pļaviņu un Salaspils reģionālajos stāvos zināmie.

PROBLEMĀTISKAS ORGANISMU ATLIEKAS

Samērā bieži ir sastopamas neidentificējamas **problemātiskas organismu atliekas**. Pie tām pieskaitāmas sīki, apaļas formas nospiedumi, kas sakopoti nelielās apaļas formas grupās (nospiedumu skaits grupā līdz 17). Iespējams, tās varētu būt bijušas nezināmu bezmugurkaulnieku oļiņas (Upeniece, 2001b, Pl. 2, Fig. 2-5).

Domājamo **bezskeleta organismu** esamību varētu atpazīt pēc māla „burbuļiem”, kas izveidojušies šo organismu atlieku pūšanas rezultātā. Šādi pūšanas gāzu veidoti „burbuļi” ir konstatēti arī ap koprolītiem un pie atsevišķu bruņuzivju atliekām. Māla „burbuļi” veido koncentriskas ieapaļas mālu kārtiņas virs un zem trūdēšanai pakļautā organisma vai koprolīta (Upeniece, 2001b, Pl.3, Fig. 4).

KOPROFOSILIJAS

Koprolīti sastopami „zivju mazuļu” mālu lēcā samērā vienmērīgi. Tie ir dažādi un atšķiras pēc izmēriem, formas, struktūras, ieslēgumiem. Pārsvārā tie ir zivju koprolīti, - gan no plēsējām zivīm, gan arī no aug- un detritēdājām zivīm. Sīkāki koprolīti, domājams, varētu būt bijuši bezmugurkaulnieku dzīves norišu galaprodukti. Savīti garenī koprolīti veidojušies zivīm ar spirālisko vārstuli. Tādi bieži vien satur akantožu zvīņas un dzelkšņus, retāk pat veselas akantodes, kā arī sīkus kauliņus un sīkas daivspurzivju zvīņas (*Latvius* sp. nov., *Strunius* sp. nov.).

Lielai daļai koprolītu nav spirāliskas struktūras, tāpēc visdrīzāk tie radušies zivīm bez spirāliskā vārstuļa. Tajos ir mazāk zivju atlieku un vairāk augu pārņojošās daļas. Tiem raksturīga neregulāra forma.

Reizēm koprolīti ir izvietoti plānā slānī. Daļa no tiem varētu pārstāvēt zivju atriņas.

AUGU ATLIEKAS

Augu atliekas „zivju mazuļu” mālu lēcā ir pārstāvētas galvenokārt ar ieskatām pirmatnējo kailsēkļu *Archaeopteris fissilis* Schmalhausen un pirmatnējo paparžveidīgo *Svalbardia polymorpha* Høeg sauszemes augu atliekām. Šīs atliekas satur sīkus zariņus, lapiņas, megasporas un reizēm arī sporangijus. Ūdens augus pārstāv nedaudzi aļģu taksoni. Tās varētu būt *Platyphyllum* sp. atliekas, kā arī mieturaļģu Charophyta un *Trochiliscus* sp. augļķermeņi. Aļģes *Trochiliscus* sp. augļķermenis tika atrasts bruņuzivs mazuļa fosilizētajā kuņģa saturā, izgatavojot tā plānslīpējumu.

3.2. Zivju atlieku tafonomija

Zivju tafonomisko pētījumu rezultātā tika iegūta informācija par zivju skeletu nogulsnešanās un saglabāšanās apstākļiem, bojāejas iespējamajiem cēloņiem u.c. Samērā plašais bruņuzivju mazuļu un pieaugušo īpatņu fosilais materiāls ļāva izpētīt ķermeņu dezintegrācijas secību un, piesaistot iegulas sedimentoloģisko un tafonomisko īpatnību pētījumu datus, izprast paleoekoloģisko faktoru ietekmi uz tafocenožu tipu veidošanos (Upeniece, 1991; Kuršs u.c., 1999).

Tika noteikta secība, kādā bruņuzivju skeleti sedimentācijas gaitā dezintegrējās no pilnīgi veselīgiem skeletiem līdz atsevišķām bruņu plātnēm un to fragmentiem. Pētītā pieaugušo indivīdu bruņuzivju tanatocenoze ietvēra gan veselus ķermeņus, kuri nogrima, neizejot uzpeldēšanas stadiju (ar atdalītām AMD bruņu plātnēm), gan arī jau iepriekš sadalījušos ķermeņus pēc to uzpeldēšanas trūdģāzu izdalīšanās rezultātā (Upeniece, 1999d). Vājās piegultnes straumes ietekmēja bruņu plātņu un zvīņojuma dezintegrāciju un orientēja skeletus paralēli valdošo straumju virzienam (aptuveni Z-D virziens).

Diskusija

Agrākā hipotēze par pieaugušo bruņuzivju masveida bojāeju skābekļa trūkuma apstākļos pamatojās uz skeletu sakopojumu izvietojuma sedimentācijas ritmu augšējās mālainajās daļās (Kuršs, Lyarskaya, 1973; Lyarskaya, 1981), kas radīja priekšstatu, ka bruņuzivju mirstību ir ietekmējusi ūdens baseina strauja regresija. Vēlāk šis viedoklis tika pārvērtēts un zivju skeletu sakopojumu cēloņi tika attiecināti uz sedimentācijas hidrodinamisko vidi (Kuršs, 1986, 1992b, fig. 3): deltu nogāžu ieplaku dziļākajās vietās ķermeņi ir tikuši ieskaloti vāju straumju rezultātā. Savukārt virzienā uz ieplaku malām zivju atliekas kļūst aizvien fragmentārākas. Tafonomiskie pētījumi “zivju mazuļu” mālu lēcā par bruņuzivju mazuļu skeletu dezintegrācijas pakāpi apliecina augstāk minēto V. Kurša viedokli par to, ka arī šīs zivju atliekas ir bijušas ieskalotas ieplakās un sašķīrotas pēc to izmēriem (Upeniece, Upenieks, 1992).

Analizējot Ļarskas (1981, 11. att.) publicētos zivju skeletu sakopojumu attēlus, tika konstatēta likumsakarība, ka bruņuzivju skeleti straumju darbības rezultātā tikuši orientēti aptuvenā Z-D virzienā, savukārt lielie daivspurzivju ķermeņi attiecīgi R-A virzienā. Šāda orientācija, domājams, varēja izveidoties tāpēc, ka bruņuzivju ķermeņi ir vieglāki un mazāki, un tika orientēti paralēli straumju virzienam. Savukārt, smagākie un garākie daivspurzivju ķermeņi tikuši velti pa gultni un orientēti perpendikulāri straumju virzienam (Upeniece, 2001 b).

3.3. Zivju atlieku tafocenožu tipi

Zivju atlieku tafonomiskie pētījumi Liepas (Lodes) mālu atradnē ļāva izdalīt vismaz septiņus tafocenožu tipus atkarībā no iežu tipiem un organismu atlieku saglabāšanās pakāpes. Ņemot vērā, ka iežu tipi atšķiras ne tikai pēc granulometriskā sastāva, bet arī pēc tekstūras, tad šos tafocenožu tipus varētu uzskatīt par litofācijām.

3.4. Lodes laikposma paleobiocenozes barības ķēdes

Iepriekšējos pētījumus par devona organismu barības ķēdēm veikuši E. Mark-Kurika (Mark-Kurik, 1995) par Eifeļa laikmetu, O. Lebedjevs (Lebedev, 1992) un E. Lukševičs (1992) par Famēnas laikmetu. Savukārt Lodes laikposma organismu izcilā saglabāšanās pakāpe un to daudzveidība deva iespēju izveidot pilnīgāku priekšstatu par barības ķēdēm devonā. Promocijas darbā pirmo reizi tika izveidota iespējamā trofiskā piramīda devona deltu zemūdens rajoniem.

Devona perioda jūras Baltijas reģionā bija epikontinentālas un salīdzinoši seklas (Kuršs, 1992 b). Iespējamās barības ķēdes Lodes organismu paleobiocenoze (1. att.) balstās uz

pieņēmumu par autohtonu organismu atlieku apglabāšanos, jo to augstā saglabāšanās pakāpe norāda uz relatīvi nelielu transportēšanas attālumu. Lodes svītas nogulumos ir konstatēti gandrīz visi galvenie devona mugurkaulnieku taksoni: bezžokleņi, bruņuzivis, akantodes, daivspurzivis, starspurzivis. Par organismu barošanās veidu liecina mutes un žokļu morfoloģiskās īpatnības, ķermeņa izmērs un forma. Pēc barošanās veida zivis var iedalīt bentosa- un planktonēdājās, detrīt- un augēdājās, un plēsējzivīs. Sīko vēžveidīgo bagātīgais klāsts veidoja barības ķēdes posmu starp fitoplanktonu un zivīm.

Zivju mazuļi pārstāvēja dažādu ekoloģisko nišu taksonus (bruņuzivis - bentofāgi, akantodes - planktonēdāji, daivspurzivis - plēsējzivis). To skaitliskās attiecības attiecīgi ir 50:7:1, kas varētu raksturot to reāli dabā pastāvošo proporciju, jo to nav izmainījusi straumju radītā fracionēšana pēc zivju izmēriem. Lodes atrodnē plēsējzivis pārstāv deviņas sugas. Tā kā daivspuru plēsējzivis ieņem trofiskās piramīdas augšgalu, tad attiecīgi to mazuļi ir krietni mazāk sastopami. Raksturīgs ir gandrīz pilnīgs lielo plēsējzivju mazuļu trūkums.

Lodes paleoekosistēmu veidoja vairāku trofisko līmeņu organismi: producenti, primārie un sekundārie konsumentu, bet terciārie konsumentu ir ceturto un piekto līmeni pārstāvošās plēsējzivis. Trofiskās piramīdas pamatu veido producenti – autotrofie organismi (makroskopiskās aļģes un fitoplanktons), kā arī organiskais detrīts. Primāros konsumentus pārstāv bentiskās formas (detrīt-, un augēdāji), kā arī zooplanktons un sīkās nektona formas (akantodes). Sekundāros konsumentus pārstāv bentosa un zooplanktona ēdāji. Terciāros konsumentus pārstāv divu līmeņu plēsējas: mazās un lielās plēsējzivis. Ja pieņem, ka zivju parazitārie parazitēja arī lielajās plēsējzivīs, tad tos varētu uzskatīt par trofiskās piramīdas noslēdzošo posmu. Pagaidām gan zivju parazitāru atliekas konstatētas tikai primārajos konsumentos.

Deltu rajonos no upēm tika ieskalots liels organisko vielu daudzums, kas kalpoja par barības bāzi visai paleoekosistēmai. Šo sanesto organisko vielu pamatā bija gan no sauszemes ieskaloto augu atliekas (pirmatnējo kailsēkļu *Archaeopteris* un pirmatnējo paparžveidīgo *Svalbardia*), gan arī ūdenī augošās aļģes (mieturaļģes Charophyta, *Trochiliscus*, un ?aļģes *Platyphyllum*) un organiskais detrīts. Kopā ar fitoplanktonu tas veidoja trofiskās piramīdas pirmo līmeni jeb producentus.

Ieskalotais organiskais materiāls kalpoja par barības bāzi tādiem primārajiem konsumentiem kā sīkiem bentiskiem organismiem (gliemeņvēžiem, lapkājvēžiem un citiem nenosakāmiem vēžveidīgajiem, vēžskorpionu mazuļiem, dažādiem tārpiem un citiem mīkstmiešu bezmugurkaulniekiem), tā arī liela izmēra bentofāgiem (*Psammolepis* ģints bezžokleņiem). No producentiem pārtika arī bruņuzivju *Asterolepis ornata* mazuļi un, domājams, daļēji arī augstāko vēžveidīgo Mysidacea pārstāvji. Pie primārajiem konsumentiem varētu pieskaitīt arī akantodes *Lodeacanthus gaujicus*, kas, domājams, varēja pārtikt no fitoplanktona un sīka zooplanktona. No fitoplanktona varēja pārtikt arī minētie vēžveidīgie.

Nākošo trofisko līmeni barības piramīdā ieņem sekundārie konsumentu. Tādi varētu būt pieaugušie vēžskorpioni (garumā līdz 1 m), kas, domājams, pārtika no sīkiem bentiskajiem organismiem, tāpat arī pieaugušās bruņuzivis *Asterolepis ornata*, kas arī varētu barībā izmantot sīkus bentiskus organismus. No šiem bentiskajiem organismiem varēja pārtikt arī divējādi elpojošās zivis un sīkās daivspurzivis *Strunius*. Mazās daivspurzivis (līdz 5 cm garas), domājams, pārtikušas arī no tādiem zooplanktona pārstāvjiem kā šķeltkājvēžiem Mysidacea. Ar šo zooplanktonu varēja baroties arī sīkās starspures *Cheirolepis*.

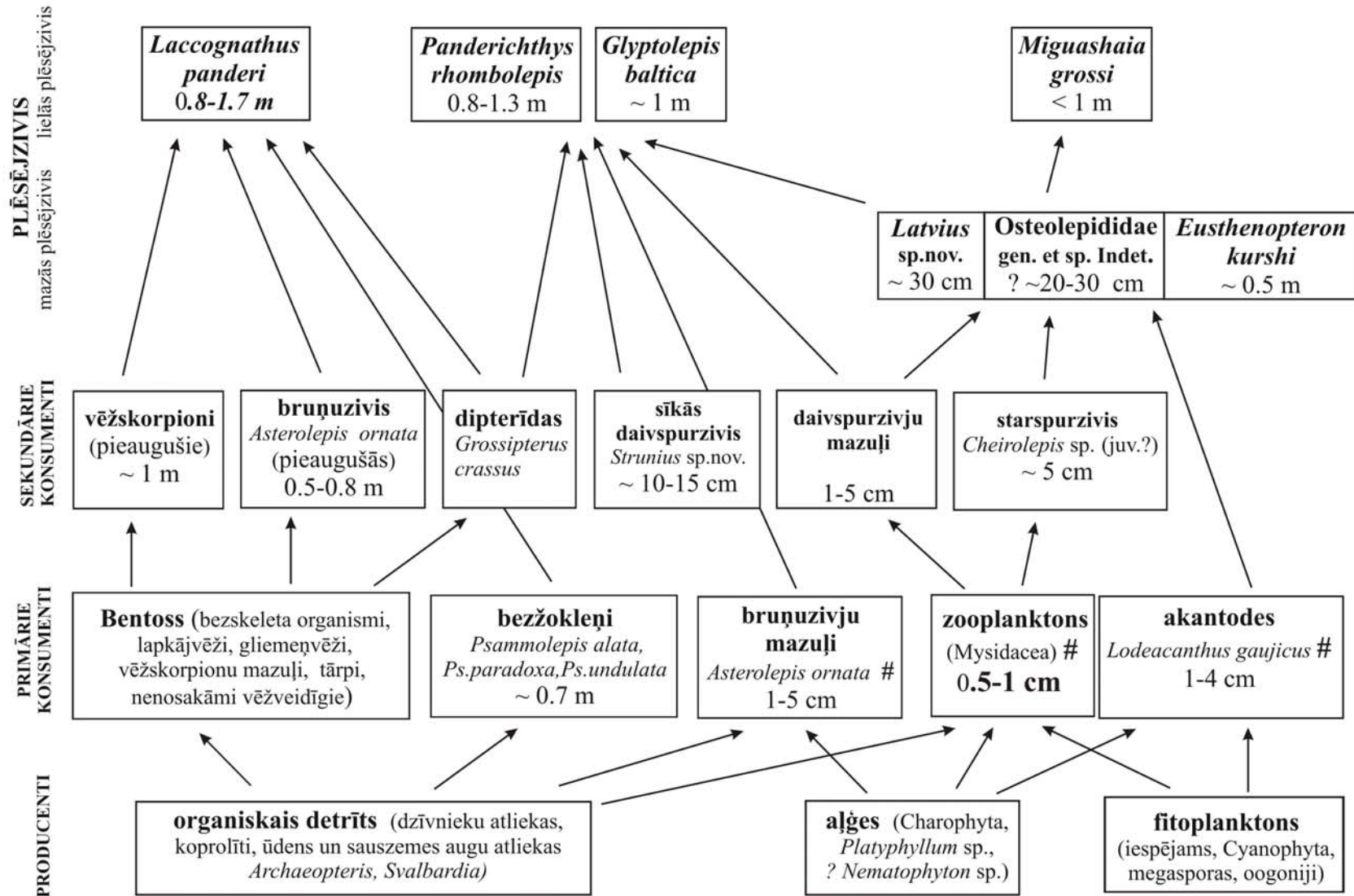
Nākošo trofisko līmeni veido sīkas plēsējzivis (20-50 cm). Tās, domājams, pārtika no daivspurzivju mazuļiem un starspurzivīm. Savā uzturā tās varēja izmantot arī tādus primāros

konsumentus kā akantodes. Šo grupu veido *Latvius*, *Eusthenopteron* un citas osteolepidīdu kārtas zivis.

Piramīdas augšgalā atradās lielās plēsējzivis (0,8-1,7 m): daivspurzivis *Laccognathus*, *Panderichthys*, *Glyptolepis*, *Miguashaia*. Šīs zivis pārtika gan no lielajiem primārajiem konsumentiem (bezžokleņiem *Psammolepis*), gan no sekundārajiem konsumentiem (lielie vēžskorpioni, pieaugušās bruņuzivis *Asterolepis*, divējādi elpojošās zivis *Grossipterus*, sīkas un juvenīlas daivspurzivis). Tāpat varēja izmantot pārtikā arī sīkas (20-30 cm garas) plēsējzivis *Latvius*, *Eusthenopteron* un citus osteolepidīdus.

Šo trofisko piramīdu papildina parazitisms, kas pagaidām konstatēts tikai uz primārajiem konsumentiem (bruņuzivju *Asterolepis* un akantožu *Lodeacanthus* mazuļos, augstākajos vēžveidīgajos Mysidacea).

1.att. Iespējamās barības ķēdes Lodes organismu paleobiocenozē (# - ar parazitū atliekām)



4. Bruņuzivju *Asterolepis ornata* Eichwald mazuļu morfoloģija un ontogēnēze

Bruņuzivis ir izmirušu zivju klase, kuras pārstāvjiem galva un rumpja priekšējā daļa bija klāta ar dermālām bruņu plātnēm. Bruņuzivju uzplaukuma laiks bija devona periods. Tās parasti labi saglabājas pārakmeņojumu veidā, lai gan veselu skeletu atradumi ir reti. Bruņuzivju *Asterolepis ornata* mazuļu labā saglabāšanās pakāpe deva iespēju izpētīt šo īpatnējo zivju augšanas īpatnības.

4.1. Morfoloģiskās uzbūves izmaiņas ontogēnēzē

Bruņuzivju *Asterolepis ornata* mazuļu dermālo kaulu (bruņu plātņu) izpēti laikā tika noteikti pieci secīgi agrīnā vecuma attīstības posmi. Mazuļu ķermeņa bruņu plātņu kopējais garums, ietverot galvas vairogu un rumpi, ir 1,0 - 3,8 cm. Katru attīstības posmu raksturo īpašas morfoloģiskās iezīmes, kas atspoguļo bruņu un zvīņu attīstību (2. tabula). Lielākie bruņuzivju mazuļi morfoloģiski jau līdzinās savas sugas pieaugušajiem īpatņiem. Pāreja no viena attīstības posma uz otru norisa pakāpeniski, līdz ar to atsevišķiem īpatņiem ir novērojamas īpašības, kas raksturīgas abiem secīgiem attīstības posmiem. Vairums atrasto bruņuzivju mazuļu (vairāk kā 90%) atbilst otrajam attīstības posmam, kad to garums sasniedz apmēram 1,5 cm.

Bruņuzivju mazuļu juvenīlās iezīmes. Bruņuzivju mazuļiem to attīstības gaitā ir konstatētas noteiktas morfoloģiskās īpatnības, kas atšķir tos no pieaugušajiem īpatņiem.

1. Bruņuzivju mazuļiem ir īpaša bruņu plātņu izturību pastiprinoša sazarota valnīšu sistēma, kas aptver visas bruņu plātnes. Lielākiem mazuļiem valnīšu sistēma kļūst arvien neizteiktāka, līdz pieaugušajiem īpatņiem no tās ir saglabājušies tikai vāji izteikti galvenie valnīši (*dmr*, *dlr*, *vlr*). Mazuļiem raksturīgie *otr* valnīši ir arī tiem radniecīgo antiarhu bruņuzivju *Bothriolepis canadensis* juvenīlā iezīme (Stensiö, 1948, p. 104).

2. Nozīmīgas ķermeņa daļu proporciju atšķirības agrīnās attīstības laikā.

3. Nepilnīgi attīstītas bruņu plātnes pašās agrīnākajās to veidošanās stadijās.

4. Pakāpeniska bruņu plātņu ornamentējuma maiņa indivīda augšanas laikā: sākot no gludas virsmas, bez ornamentējuma līdz tīklveida un šūnveida ornamentējumam, un tālāk līdz tuberkulāri-radiālam ornamentējumam.

5. Sānu sieniņas atvērums (*lateral fontanelle*) pašiem mazākajiem mazuļiem. Atvērums pakāpeniski samazinās un izzūd līdz ar blakus esošo ADL, AVL, PL un PVL bruņu plātņu palielināšanos.

6. Vēdera sieniņas atvērums (*ventral fontanelle*) starp AVL un PVL bruņu plātnēm, - MV plātnes nav jaunākajiem īpatņiem. Tā sāk pārkauloties tikai tad, kad blakus esošajām plātnēm jau ir izveidojusies kaula 3-slāņainā struktūra.

7. Atsevišķas PDL un PL bruņu plātnes, kas pieaugušiem īpatņiem saplūst vienā kopējā MxL plātnē.

8. Divi atsevišķi centrālie kauliņi krūšu peldspuras distālajā segmentā (Cd₃ un Cd₄); savukārt *Asterolepis* pieaugušiem īpatņiem tāds ir tikai viens. Cd₄ kauliņš ir saaudzis ar terminālo kaulu jau pusaugu stadijā, lai arī šuve nav redzama.

9. Bruņuzivju mazuļiem krūšu peldspuras distālajā segmentā ir arī papildus Ml₅ kauliņš; pieaugušiem īpatņiem tas ir saaudzis ar terminālo kaulu.

10. Nozīmīgas izmaiņas zvīņu morfoloģijā: mazuļu zvīņām ir pauguriņš uz ārējās virsmas; iekšējā virsmā ir attiecīgs iedobums. Pieaugušiem īpatņiem šāda iedobuma nav un ārējo virsmu sedz daudzskaitlīgi pauguriņi (vai arī tā ir gluda astes gala zvīņām).

11. Bruņuzivju mazuļiem nav saglabājušās sensorās līnijas. Sensoro līniju pirmās zināmās iezīmes parādās uz lielāko mazuļu pakauša kaula.

12. Vizuālas atšķirības šuvju uzbūvē: labi attīstītas zobiņveida šuves starp galvas vairoga kauliem endokrānija reģionā, kā arī starp krūšu peldspuras kauliņiem. Pieaugušiem īpatņiem ir saskatāmas nedaudzas šo zobiņveida šuvju atliekas, bet pārējā pārklājuma virsma ir slīpa un labi izteikta.

4.2. Bruņuzivju mazuļu ontogēnētiskās attīstības stadijas

Balstoties uz morfoloģisko īpašību izmaiņām agrīnās attīstības laikā, tika izdalītas 5 ontogēnētiskās augšanas stadijas. Visas morfoloģiskās izmaiņas tika iedalītas kvalitatīvo un kvantitatīvo īpašību grupās. Kvalitatīvo īpašību izmaiņas bruņuzivju mazuļu morfoloģijā notiek strauji vai lēcienvēidīgi, īsā laika periodā. Kvantitatīvo īpašību izmaiņas notiek lēni, pakāpeniski un parasti visā augšanas laikā. Tās ir kvantitatīvi izmērāmas.

Kvalitatīvo īpašību izmaiņas. 1) bruņu plātņu strukturālās izmaiņas: 3-slāņu kaulu veidošanās, valnīšu sistēma, šuvju attīstība, ornamentējums; 2) ķermeņa pārklāšanās ar bruņu plātnēm un zvīņojumu; 3) zvīņu morfoloģiskās izmaiņas; 4) sensoro līniju attīstība.

Kvantitatīvo īpašību izmaiņas. 1) ķermeņa garums; 2) ķermeņa daļu savstarpējās proporcijas; 3) bruņu plātņu biezums.

Katru ontogēnētiskās augšanas posmu (stadiju) raksturo konkrētas kvalitatīvo īpašību izmaiņas uz kvantitatīvo īpašību izmaiņu fona (kvalitatīvo un kvantitatīvo īpašību izmaiņu kopums). Kā iepriekš minēts, bruņuzivju mazuļiem kvalitatīvo īpašību izmaiņu lielākā daļa norisinājās noteiktā vecumā (attīstības posmā), līdz zivs ķermenis bija sasniedzis aptuveni 4 cm garumu (neskaitot astes daļu). Vienīgi PDL un PL kaulu saaugšana vienotā MxL kaulā, kā arī krūšu peldspuras distālā segmenta kauliņu Cd₄ un MI₅ saaugšana ar terminālo plātņi notika vecākiem īpatņiem jau pēc 5. ontogēnētiskās attīstības posma. Kopumā varētu secināt, ka šo bruņuzivju bruņu plātņu veidošanās process notika samērā strauji, ķermeņa garumam pieaugot tikai par 3 cm.

Ontogēnēzes laikā noritējušas secīgas, pakāpeniskas izmaiņas bruņu plātņu ornamentējumā. Paralēli notika arī citas izmaiņas bruņu plātņu struktūrā. Agrīnās attīstības periodā bruņu plātņu ornamentējums mainījās sekojošā secībā: gluda virsma, neregulārs smalks tīklojums, neregulārs šūnveida tīklojums, radiāli orientēts šūnveida tīklojums, radiāli izkārtoti sīki pauguriņi, sīks pauguriņu ornamentējums. Pieaugušām bruņuzivīm ornamentējumu veido lieli, lēzeni pauguriņi.

Pirmajā ontogēnētiskās attīstības stadijā bruņu plātnes ir plānas, caurspīdīgas un to veido tikai kaula bazālais slānis. Ārējā virsma ir gluda, bez ornamentējuma. Nedaudz lielākiem mazuļiem (starp 1. un 2. attīstības posmu) gar bruņu plātņu valnīšiem jau sāk veidoties sākotnējais ornamentējums. Galvas bruņu plātņu šuvēm zobiņveida maliņa vēl nav novērojama.

Otrajā ontogēnētiskās attīstības stadijā bruņu plātnes ir nedaudz biezākas un uz tām jau ir izveidojies neregulārs smalks telpisks tīklveida ornamentējums. Bez ornamentējuma paliek tikai ķermeņa bruņu plātņu ārējās pārklājumu malas. Gar bruņu plātņu valnīšiem

iekšpusē sāk veidoties kaula trīsoslāņu struktūra. Ap galvas bruņu centrālo plātņu malām izveidojas izteiktas zāģveida šuves. Tādas pat šuves ir izveidojušās arī peldspuru kauliņiem.

Trešajā ontoģenētiskās attīstības stadijā bruņu plātnēm ir jau pieaugušajiem indivīdiem raksturīgā trīsoslāņu kaula struktūra, ko veido bazālais, porainais un virsējais slānis. Bruņu plātnes sedz telpisks šūnveida ornamentējums. Pakauša kaula un AMD plātņu centrālajā daļā sāk veidoties atšķirīgs - radiāli tuberkulārs ornamentējums no sīkiem pauguriņiem. Galvas un peldspuru bruņu plātņu zāģveida šuves kļūst telpiskas (trīsdimensionālas). Gar ķermeņa bruņu plātņu ārējām malām izveidojas izteiktas šuvju savienojumu malas.

Ceturtajā ontoģenētiskās attīstības stadijā bruņu plātnes kļūst biežākas, ornamentējums uz galvas vairoga, AMD un ADL bruņu plātnēm iegūst radiālu orientāciju. Sākotnējais tīklveida ornamentējums ir aizvietojies ar šūnveida un tuberkulāru ornamentējumu. Pakāpeniski radiālais ornamentējums sāk izzust, saglabājoties tikai gar bruņu plātņu ārējām malām, līdzīgi kā tas ir vērojams *Asterolepis radiata* (Karatajute-Talimaa, 1963, Pl. XIV, figs. 3,4; Pl. XV) pieaugušajiem indivīdiem. Uz pakauša kaula un AMD kaula centrālās daļas sāk veidoties radiāli paugurains ornamentējums.

Piektajā ontoģenētiskās attīstības stadijā bruņu plātnēm ir neizteiksmīgs radiāls ornamentējums, savukārt pauguriņi kļūst lielāki un plataki, iegūstot pusaugu īpatņiem līdzīgo smalki tuberkulāro ornamentējumu. Šajā attīstības posmā bruņuzivju mazuļa morfoloģiskā uzbūve līdzinās savas sugas pieaugušajiem indivīdiem. Valnīšu sistēma kļūst vāji izteikta.

Bruņuzivju mazuļu bruņu plātņu ornamentējuma attīstības gaitā izdalāmas divas galvenās iezīmes:

1. Bruņu plātņu pārkaulošanās iesākas gar ķermeņa valnīšu sistēmu. Pārējo plātnes daļu klāj vecuma posmam raksturīgais ornamentējums.
2. Bruņu plātņu ornamentējums un strukturālās izmaiņas visstraujāk attīstījušās ķermeņa muguras pusē, savukārt vēderpusē tas tajā pašā laikā bija attīstījies daudz lēnāk un attiecīgi ornamentējums atspoguļo atbilstoši agrāku attīstības stadiju.

4.3. Diskusija

Vairākas bruņuzivju mazuļu juvenilās iezīmes, kādas nav zināmas to pieaugušajiem īpatņiem *Asterolepis ornata*, tika novērotas citu ģinšu bruņuzivju (antiarhu) pieaugušajām formām. Iespējams, ka daļa no zemāk minētajām juvenilajām iezīmēm varētu atspoguļot antiarhu filogēnētisko radniecību.

1. Zvīņojums. Bruņuzivju *Asterolepis* mazuļiem ir morfoloģiski atšķirīgas astes zvīņas. Mazuļiem uz zvīņām ir izteikts pauguriņš, kuram ventrālajā pusē atbilst iedobums. Dažādās pakāpēs līdzīgi pauguriņi uz zvīņām ir novērojami arī citu antiarhu pārstāvju pieaugušajiem īpatņiem:

- a) apakšdevona junnanolepīdam, aprakstītam kā *Asterosteidae* (Wang J., 1991);
- b) apakšdevona junnanolepīdam *Liujiangolepis suni* (Wang S., 1987) no Ķīnas, kas ir senākais zināmais antiarhs ar saglabājušos astes zvīņojumu;
- c) apakšdevona junnanolepīdam *Parayunnanolepis xitunensis* (Zhang et al., 2001) no Ķīnas;
- d) apakšdevona asterolepidoīdam no Austrālijas (Young, 1984b);
- e) vidusdevona *Pterichthyodes* (Hemmings, 1978) no Skotijas;
- f) augšdevona *Bothriolepis gippslandiensis* (Long, Werdelin, 1986).

Zvīņas ar šādu morfoloģisko uzbūvi ir visnenākā iezīme, kas novērojama *Asterolepis* mazuļiem. Līdzīga veida zvīņas ir zināmas arī primitīvākām bruņuzivīm *Stensioella heintzi*, un pat varētu vilkt paralēles ar atsevišķu bezzokleņu, piemēram, *Gampsolepis insueta* zvīņu uzbūvi (Karatajūte-Talimaa, 1978).

2. Valnīšu sistēma. Bruņuzivju *Asterolepis* mazuļiem bija izveidojusies bruņu plātņu izturību pastiprinoša valnīšu sistēma, kura pieaugušajiem īpatņiem ar laiku gandrīz izzudusi. Tomēr ir antiarhi, kuriem līdzīga valnīšu sistēma saglabājusies arī pieaugušajām formām. Parasti tās ir maza izmēra bruņuzivis (*Minicrania*, *Microbrachius*). Lielāka izmēra bruņuzivīm, tādām kā *Pterichthyodes* un *Bothriolepis* pieaugušām formām, valnīšu sistēma ir saglabājusies tikai daļēji. Valnīšu sistēma apakšdevona *Minicrania* ģints pārstāvjiem liecina par to, ka šī īpašība, kas piemīt *Asterolepis* mazuļiem, ir samērā sena.

3. Ventrālais atvērums. Vismazākajiem atrastajiem bruņuzivju mazuļiem MV bruņu plātne vēl nav bijusi pārkaulojusies un vēdera atvērums, jādoma, segusi tikai āda. Arī *Bothriolepis* sp. mazuļiem agrīnajās attīstības stadijās ir konstatēts ventrālais atvērums bez pārkaulotas MV plātnes (Criswell *et al.*, 2007). Līdzīga īpašība ir novērojama Ķīnas un Austrālijas agrā un vidējā devona sinolepīdu pieaugušajiem īpatņiem (Ritchie *et al.*, 1992). Sinolepīdiem raksturīgi, ka šis neaizaugušais ventrālais atvērums ir ļoti liels. Visdrīzāk MV plātnes nebija vispār un atvērums sedza tikai bieza āda.

Bruņuzivju *Asterolepis* mazuļiem MV bruņu plātne pārkaulojusies pati pēdējā. MV plātne citiem antiarhiem ir dažāda relatīvā izmēra. Piemēram, *Heteroyunnanolespis* ģintij tā aizņem ventrālās sienas lielāko daļu (Zhu, 1996). Parasti antiarhiem MV plātne ir relatīvi mazāka. Savukārt *Asperaspis* ģints pārstāvjiem MV plātne vispār nav izveidojusies, bet vēdera centrālo daļu nosegušas blakus esošās AVL un PVL bruņu plātnes (Panteleyev, 1993).

Domājams, ka MV bruņu plātne augšanas gaitā dažādiem antiarhiem sākusi veidoties atšķirīgos vecuma posmos vai pat nav izveidojusies vispār.

4. Atsevišķu bruņu plātņu saaugšana. Bruņuzivju *Asterolepis* mazuļiem agrīnajās attīstības stadijās ir bijis vairāk bruņu plātņu nekā pieaugušiem īpatņiem. Pieaugušiem īpatņiem vairākas mazuļiem raksturīgās atsevišķās plātnes ir pilnībā saaugušas. Tas ir novērojams sekojošos gadījumos.

PDL, PL un MxL bruņu plātnes. Bruņuzivju mazuļiem ir atsevišķas PDL un PL bruņu plātnes, kas pieaugušiem īpatņiem saaug kopā, veidojot vienu MxL bruņu plātņi. Visiem vidus- un augšdevona *Asterolepis* ģints pieaugušajiem īpatņiem ir MxL plātne.

Visiem apakšdevona antiarhiem ir atsevišķas PDL un PL bruņu plātnes, kamēr vidus- un augšdevonā ir zināmas antiarhu ģintis gan ar atsevišķām PDL un PL, gan arī ar vienotu MxL plātņi. Lielākajai vidusdevona antiarhu daļai ir bijusi MxL plātne. Domājams, ka tā izveidojusies agrā devona beigās vai vidusdevona sākumā. Šī īpašība varēja parādīties katrai ģintij neatkarīgi. Piemēram, *Asterolepis* ģints tuvākajiem radniekiem augšdevona ģintīm *Pambulaspis* un *Remigolepis* pārstāvjiem ir atsevišķas PDL un PL plātnes. Līdz ar to šī īpašība *Asterolepis* ģintī bija izveidojusies salīdzinoši vēlu.

Krūšu peldspuras distālais segments. Bruņuzivju mazuļiem krūšu spuru distālā segmentā ir divi centrālie kauliņi (Cd₃ un Cd₄), kā arī papildus Ml₅ kauliņš. Pieaugušiem eksemplāriem distālajā segmentā ir tikai viens centrālais kauliņš, bet Cd₄ un Ml₅ ir saauguši ar terminālo kaulu. *Asterolepis* mazuļu peldspura pēc visu to veidojošo kauliņu skaita un izvietojuma pilnībā atbilst vidusdevona antiarhu *Pterichthyodes* vai *Byssacanthus* peldspurām, nevis *Asterolepis ornata* pieaugušo īpatņu spurām. Visdrīzāk, ka *Asterolepis* ģints senčiem Cd₄ un Ml₅ kauliņi nebija saauguši ar terminālo plātņi. Šo kauliņu saaugšana,

domājams, notikusi filoģenētiski samērā vēlu, iespējams, pat *Asterolepis* ģints ietvaros. Uz to norāda arī fakts, ka *Asterolepis* sp. pārstāvjiem no Beļģijas šie kauli nav saauguši ar terminālo kaulu arī pieaugušajām formām (Gross, 1965). Pagaidām *Asterolepis* ģints ir vienīgā zināmā antiarhu ģints, kurā pieaugušajām formām distālā segmentā ir tikai viens centrālais kauliņš.

5. Ķermeņa un bruņu plātņu proporcijas.

Krūšu peldspuras bruņuzivju mazuļiem sasniedz ķermeņa bruņu aizmugurējo malu, līdzīgi kā ģints *Bothriolepis* pieaugušajiem īpatņiem (Stensiö, 1948). Savukārt *Asterolepis* pieaugušajiem īpatņiem peldspuras garums sasniedz tikai 2/3 no rumpja garuma (Lyarskaya, 1981).

AVL bruņu plātne. Bruņuzivju mazuļiem AVL plātnes laterālā sieniņa augstākā ir pie *foramen axillaris*, kā tas ir ģints *Bothriolepis* pārstāvjiem. Savukārt *Asterolepis* pieaugušajiem īpatņiem augstākā vieta ir laterālās sieniņas aizmugurējā daļā. Iespējams, tas izskaidro, kādēļ *Asterolepis* pārstāvjiem rumpis ir relatīvi lielāks kā *Bothriolepis* ģints pārstāvjiem.

AMD bruņu plātne. Bruņuzivju mazuļiem AMD plātnei ir plata priekšējā mala tāpat kā tas ir vidus- un augšdevona ģinšu *Bothriolepis*, *Pterichthyodes*, *Microbrachius*, *Kirgisolepis* pieaugušajiem īpatņiem. Arī radniecīgajai *Pambulaspis* ģintij AMD plātnes priekšējā mala ir nedaudz platāka nekā *Asterolepis* pieaugušajiem īpatņiem, un ir daudz līdzīgāka *Bothriolepis* ģintij. Iespējams, ka asterolepīdu un botriolepīdu sencim AMD plātne bijusi ar platu priekšējo malu.

Apakšdevona antiarhiem (Yunnanolepididae) AMD lielākoties ir ar smailu priekšējo malu, izņemot *Liujiangolepis* (Wang S., 1987). Iespējams, ka AMD bruņu plātnes platā priekšējā mala radusies vidusdevonā. Augstāk minētās proporciju īpašības norāda uz *Asterolepis* un *Bothriolepis* ģinšu radniecību.

6. Ornamentējums. Bruņuzivju *Asterolepis* mazuļu bruņu plātņu juvenīlais ornamentējums ir izsekojams arī citu antiarhu pieaugušajiem īpatņiem. Piemēram, otrās ontoģenētiskās stadijas tīklveida ornamentējums vietām līdzinās *Bothriolepis portalensis* ornamentējumam (Young, 1988); trešās ontoģenētiskās stadijas šūnveida ornamentējums vietām līdzinās *Bothriolepis prima*, *B. obrutschewi* (Karatajūte-Talimaa, 1966) u.c. botriolepīdu ornamentējumam, bet ceturtās un piektās ontoģenētiskās stadijas radiāli paugurainais ornamentējums vietām līdzinās *Asterolepis radiata* (Karatajūte-Talimaa, 1963) ornamentējumam.

Senākajiem zināmajiem antiarhiem (Yunnanolepididae) ir tuberkulārs ornamentējums, bet Bothriolepididae pārstāvjiem pārsvarā ir šūnveida ornamentējums. Domājams, ka šūnveida ornamentējums izveidojies vēlāk nekā paugurainais (tuberkulārais). Iespējams, *Asterolepis* mazuļu un *Bothriolepis* pieaugušo īpatņu ornamentējuma līdzība varētu norādīt uz to, ka *Asterolepis* senčiem bijis botriolepīdiem līdzīgs šūnveida ornamentējums, kurš asterolepīdiem vēlāk atkal pārveidojās tuberkulārajā ornamentējumā.

No augstākminētajiem punktiem varētu secināt, ka *Asterolepis* mazuļiem ir raksturīgas vairākas botriolepidoīdu īpašības, kas nav novērojamas *Asterolepis* pieaugušajām formām. Domājams, ka asterolepīdiem un botriolepīdiem ir bijis kopīgs sencis ar iepriekš minētajām botriolepidoīdu īpašībām. Jāatzīmē, ka *Dianolepis* ģints pārstāvjiem un Dianolepididae kopumā ir gan asterolepīdu, gan botriolepīdu īpašības (Chang, 1965). Šī antiarhu grupa varētu pretendēt uz hipotētiskā asterolepīdu un botriolepīdu kopīgā senča statusu.

2. tabula. Bruņuzivju *Asterolepis ornata* mazuļu agrīnās augšanas stadijas un morfoloģisko pazīmju attīstība

Ontoģenētiskās stadijas	Bruņu kārbas kopējais garums, cm	Bruņu plātņu ornamentējums	Kaulu struktūra	Valnīšu sistēma	Zvīņas	Sensorā līnija	Ventrālais atvērums / MV plātne	Laterālais atvērums	MxL plātne
1	1.1	Bez ornamentējuma, bet sīki tīklots uz valnīšiem	Attīstīts tikai bazālais slānis	Labi attīstīta	Nav pārkaulojušās	Nav datu	Liels ventrālais atvērums, MV nav izveidojusies	Ir	Nav
2	1.4-1.6	Neregulārs sīki tīklots	Bazālais slānis, sāk veidoties trīsslāņu struktūra	-“-	Ar iedobumu ventrālajā pusē un atbilstošu pauguriņu dorsālajā pusē	Nav datu	Ventrālais atvērums vai MV sākuma attīstības stadijā	Ir / nav	Nav
3	1.8-2.3	Šūnveida	trīsslāņu struktūra	-“-	Nav iedobumu ventrālajā pusē	Nav datu	Labi attīstīta MV plātne	Nav	Nav
4	2.6 (teorēt.)	Šūnveida un radiāls; tuberkulārs	-“-	Ievērojami reducēta	Nav zināmas	Zināma uz Nu, Pn plātnēm	-“-	Nav	Nav zināms
5	3.8 (teorēt.)	-“-	-“-	-“-	Ar gludu virsmu	-“-	-“-	Nav	Nav zināms
6 (pusaudzis)	Nav zināms	Sīki tuberkulārs	-“-	Gandrīz izzudusi	Nav zināmas	Nav zināms	-“-	Nav	Ir
Pieaudzis īpatnis	25.0-35.0	Tuberkulārs	-“-	Vietām vāji saskatāma	Rombiskas vai ieapaļas, ornamentētas	Visā ķermeņa garumā	-“-	No	Ir

5. Akantožu *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece morfoloģija un ontogēnēze

5.1. Morfoloģiskā uzbūve

Akantodes ir izmirušu zivju klase. Tās ir senākās zināmās zivis ar žokļiem. Katru spuru, izņemot astes spuru, balsta ass dzelksnis. Akantodes kā nektona pārstāves ir sastopamas visu kontinentu nogulumos, sākot no augšējā ordovika līdz apakšējam permam. To zvīņas un dzelkšņi tiek izmantoti biostratigrāfijā. Tomēr akantodes ir maz pētītas, jo veseli skeleti ir reti atrodami.

Liepas (Lodes) mālu karjerā atrastās veselās akantodes pieder Mesacanthidae dzimtai un ir autores aprakstīta ģints *Lodeacanthus* un suga *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece, 1996, kuru pārstāv gan pieaugušie indivīdi, gan arī mazuļi. Pētīto akantožu izmēri sasniedz 0,8 - 4 cm. Apmēram ¼ daļa ir mazuļi ar nepilnīgi attīstītu ķermeņa zvīņojumu, vai arī vispār bez zvīņojuma. Pagaidām šīs akantodes ir vienīgās no devona akantodēm, kurām ir zināma ontogēniskās attīstības secība.

Sistemātika

Klase Acanthodii Owen, 1846
Kārta Acanthodiformes Berg, 1940
Dzimta Mesacanthidae Moy-Thomas, 1939

Ģints un sugas diagnoze

Ģints *Lodeacanthus* Upeniece, 1996

Diagnoze. Sīkas, slaidas mezakantīdas. Katrs žoklis pārkaulojas no viena centra. Augšējais žoklis ar atvērumu, apakšējais žoklis bez mandibulārā kaula; mandibulārais savienojums – vienkāršā tipa. Palielināti dermālie kauli vaigu un nazālajos reģionos; pāra nazālie kauli ir pusloka formas. Hioīdo žaunu vāku balsta daudzi gari branhiostegālie stari, kas pilnībā nesniedzas līdz žaunu reģiona aizmugurējai malai. Nav papildus žaunu vāku.

Spuru dzelkšņi slaidi, taisni vai nedaudz ieliekti, no katras puses ornamentēti ar dziļu garenisku rievu gar priekšējo malu, aiz kuras seko vairākas paralēlas smalkas, mazāk izteiktas rievas. Krūšu, dorsālie un anālie spuru dzelkšņi ir aptuveni vienāda garuma, vēdera spuru dzelkšņi aptuveni par 1/3 īsāki. Dorsālais dzelksnis izvietots nedaudz aiz anālā, tam ir sekls iestiprinājums. Viens pāris īsu starpspuru dzelkšņu, tie ir aptuveni divreiz īsāki par vēdera spuru dzelkšņiem. Astes spura gara, hipohordālā daiva sīka un trīsstūrveida; ir epikaudālā daiva, bet ļoti maza. Zvīņas neornamentētas.

Suga *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece, 1996

Diagnoze. Kā ģintij.

Promocijas darbā veikts detalizēts sugas morfoloģisks apraksts, kas ietver: 1) galvu un viscerālo skeletu (žokļu kauli, cirkumorbitālie kauli, nazālie kauli, branhiostegālie stari, žaunu loki, vaigu kauli, lāpstiņas kauls, kā arī smadzeņu kapsulas fragmentu atliekas); 2) spuru dzelkšņus un astes spuru; 3) zvīņas un zvīņojumu zonas.

***Lodeacanthus* ģints salīdzinājums ar radniecīgām ģintīm**

Lodeacanthus ir mezakantīdu pārstāvji, kuriem ir raksturīgs starpdzelkšņu pāris. Spuru dzelkšņi nav iestiprināti muskulatūrā. Zvīņas sedz visu ķermeni. *Lodeacanthus* ģints pārstāvji ir tuvāk radniecīgi ģints *Triazeugacanthus* nekā *Mesacanthus* ģints pārstāvjiem. Dažas īpašības ir līdzīgas *Triazeugacanthus* (apakšējais žoklis bez mandibulārā kaula, dzelkšņu garumu proporcijas), dažas *Mesacanthus* (dzelkšņu ornamentējums, ir sīka epihordālā daiva), bet branhiostegālie stari ir garāki un daudzskaitlīgāki nekā ģintij *Triazeugacanthus*, bet ir īsāki nekā ģintij *Mesacanthus*. Ģints *Lodeacanthus* pārstāvjiem ir salīdzinoši mazākas ķermeņa zvīņas nekā ģintij *Triazeugacanthus*, bet savukārt ievērojami lielākas nekā ģints *Mesacanthus* pārstāvjiem. Uz augšējā žokļa aizmugurējās malas *Lodeacanthus* pārstāvjiem ir neidentificētu sīku kauliņu rinda.

***Lodeacanthus* atšķirības no *Triazeugacanthus*:**

- Ir pāra nazālie kauli (ģintij *Triazeugacanthus* – nepāra kauls; ģintij *Mesacanthus* – nav zināms).
- Cirkumorbitālo kaulu ornamentējums (*Lodeacanthus* – koncentriski sīki valnīši, *Triazeugacanthus* – gluda virsma ar sīkām bedrītēm).
- Dzelkšņu ornamentējums un tā šķērsriezuma forma.
- Epihordālā daiva uz astes dorsālās puses.
- Zvīņām ir koniskas pamatnes (ģintij *Triazeugacanthus* – plakanas).
- Starpdzelkšņi ir divas reizes garāki nekā ģints *Triazeugacanthus* pārstāvjiem.

***Lodeacanthus* atšķirības no *Mesacanthus*:**

- *Lodeacanthus* ģintij katrs žoklis pārkaulojas no viena centra (*Mesacanthus* ģintij pārkaulojas no diviem centriem, *Triazeugacanthus* ģintij – nav zināms).
- *Lodeacanthus* ģintij nav mandibulārā kaula.
- *Lodeacanthus* ģintij nav papildus žaunu vāku.
- *Lodeacanthus* ģintij augšējais žoklis ir ar atvērumu (*Triazeugacanthus* ģintij – nav zināms).

Lodeacanthus ģints atšķiras no abām radniecīgajām ģintīm *Triazeugacanthus* un *Mesacanthus* pēc dermālo kaulu rindas klātbūtnes vaigu reģionā, pēc pāra nazāliem kauliem, kā arī zvīņojuma uz krūšu spuras pamatnes.

5.2. *Lodeacanthus gaujicus* ontogēnētiskā attīstība

Zvīņojuma attīstība

Ir zināmas visas *Lodeacanthus gaujicus* ontogēnētiskās attīstības stadijas, sākot ar tādiem eksemplāriem, kuriem zvīņojums vēl nav bijis sācis veidoties vispār, līdz tādiem, kuru ķermeņi jau ir pilnīgi bijuši klāti ar zvīņojumu. No visām atrastajām akantodēm aptuveni viena ceturtdaļa ir bijušas juvenīlās formas ar dažādās stadijās nepilnīgi attīstītu zvīņojumu vai arī vispār bez zvīņojuma (Upeniece, 2001b, 2011). Zvīņojuma nesegtās daļas juvenīlajām formām ir bijušas klātas ar ādu, kuras pigmentējums ir saglabājies fosilā veidā. Akantožu mazuļiem vietām tika konstatēts juvenīlais zvīņojums, kas morfoloģiski atšķirīgs no pieaugušo īpatņu zvīņojuma. To veido zvīņas ar izteikti ieliektu pamatni. Tādas nav zināmas nevienai citai akantodei.

Zvīņojuma attīstība, tāpat kā citām zināmajām akantodēm, notiek virzienā no astes uz galvu. Muguras pusē zvīņojums attīstījies nedaudz ātrāk. Pieaugušām akantodēm ar pilnīgi attīstītu zvīņojumu tika nodalītas sešas zvīņojuma zonas.

Saistībā ar zvīņojuma attīstības gaitu tika izdalītas trīs ontogēnētiskās attīstības stadijas.

1. stadija – bez zvīņojuma seguma

Ķermeņi segusi tikai āda; galvu iezīmē tikai acu pigmentējums, kā arī daži branhiostegālie stari. Visi dzelkšņi un lāpstiņas kauls ir labi pārkaulojušies. Teorētiski ķermeņa garums varēja sasniegt aptuveni 8 mm.

2. stadija – nepilnīgi attīstīts zvīņojums

Šim attīstības posmam ir izdalītas 3 apakšstadijas.

- a) Sākotnējais zvīņojums sasniedzis dorsālo un anālo dzelksni; zvīņojums sedz 37% no visa ķermeņa garuma. Šajā stadijā pārkaulojušies vairāki galvas kauli: četri vienāda garuma cirkumorbitālie kauli, pāra nazālie kauli, daži vaigu kauli, kā arī fosilizējušies smadzeņu kapsulas fragmenti. Aprēķinātais ķermeņa garums ir 13,6 mm.
- b) Zvīņojums izvietots uz sāniem diagonāli, mugurpusē tas sasniedzis vēdera spuras dzelkšņa līmeni, vēdera pusē paliekot anālā dzelkšņa līmenī. Zvīņojums sedz 54% no visa ķermeņa garuma. Šajā apakšstadijā parādās sensorās sānu līnijas pazīmes. Teorētisko ķermeņa garumu nav iespējams novērtēt.
- c) Zvīņojums izvietots uz sāniem diagonāli, mugurpusē tas sasniedzis krūšu spuras dzelkšņa līmeni. Zvīņojums sedz 80-84% no visa ķermeņa garuma. Uz galvas gar sensoro līniju izveidojas divas specifisku zvīņu rindas. Starp acu kauliem attīstījies tesēru klājums. Abās galvas pusēs ir izveidojusies sīku vaigu kauliņu rinda. Cirkumorbitālo kaulu skaits palielinājies līdz pieciem. Aiz vēdera spuras dzelkšņa ir saglabājies ar zvīņojumu nenosēgts rajons. Ķermeņa garums ir robežās no 20,6 līdz 23,0 mm.

3. stadija – ar pilnīgi attīstītu zvīņojumu

Zvīņojums nosedzis visu akantodes ķermeņi, notikusi žokļu kaulu un žaunu loku pārkaulošanās. Šo stadiju tiek piedāvāts nosacīti uzskatīt vai nu par pusaugu vai arī par pieaugušo īpatņu stadiju, kaut arī akantožu augšana vēl varējusi turpināties. Vaigu reģionu klāj palielināta izmēra zvīņas. Cirkumorbitālo kaulu skaits, domājams, palielinājies līdz sešiem kauliem. Uz krūšu spuras pamatnes izveidojies sīks zvīņojums. Ķermeņa garums ir robežās no 25,0 līdz aptuveni 48,2 mm (teorētiski).

Citu akantožu mazuļi ir zināmi tikai no jaunākiem, - karbona un perma nogulumiem: *Acanthodes gracilis* (Zajic, 2005), *A. bronni*, (Heidtke, 1990), *A. bridgei*, *Howittacanthus kentoni* (Zidek, 1988) un *A. lopatini* (Obruchew, 1955; Beznosov, 2009).

Tāpat kā ģintij *Lodeacanthus*, zvīņojums ģints *Acanthodes* pārstāvjiem attīstījies virzienā no astes uz galvu, taču ne diagonāli, bet gar jūtīgo sānu līniju (Upeniece, 2011a,b). Līdzīgi kā *Acanthodes bridgei* (Zidek, 1976), *Lodeacanthus* ģints pārstāvjiem galvas zvīņojums attīstījies tikai gar infraorbitālo sensoro līniju.

Skeleta elementu pārkaulošanās secība

Ontoģenētisko stadiju pētījumu gaitā bija iespējams izsekot kaulu pārkaulošanās secību. Pirmie pārkaulojušies skeleta elementi ir bijuši: endoskeleta lāpstiņas kauls, ekzoskeleta spuru dzelkšņi un branhiostegālie stari (1. ontoģenētiskā stadija). Tad pārkaulojusies endoskeleta smadzeņu kapsula un ekzoskeleta galvas kauli: cirkumorbitālie, nazālie un vaigu kauli (2.a ontoģenētiskā apakšstadija). Pēc tam pārkaulojušās ekzoskeleta tesēras (2.c ontoģenētiskā apakšstadija). Kā pēdējie ir pārkaulojušies endoskeleta žokļu kauli un žaunu loki (3. ontoģenētiskā stadija).

Secinājumi

Šis promocijas darbs ir būtisks ieguldījums tādu agrīno mugurkaulnieku, kā akantožu un bruņuzivju morfoloģijas, ontogēnēzes, paleoekoloģijas, tafonomijas un parazitoloģijas pētījumos. Pamatojoties uz autores ilglaicīgu izrakumu rezultātā Lodes mālu atradnē iegūto fosilo materiālu un jaunizveidoto ontogēnētiskās attīstības izpētes metodiku, tika noteikti bruņuzivju *Asterolepis ornata* un akantožu *Lodeacanthus gaujicus* agrīnie ontogēnētiskās attīstības posmi. Tik agrīna vecuma zivis morfoloģiski ir būtiski atšķirīgas no attiecīgas sugas pieaugušajiem īpatņiem. Vēlākajās attīstības stadijās tik kardinālas izmaiņas morfoloģijā vairs nav notikušas. Agrīnās attīstības posmu izpēte ļauj identificēt īpatņu piederību konkrētam taksonam jebkurā vecuma stadijā. Bez šāda pētījuma vienas sugas dažāda vecuma īpatņus varētu kļūdaini aprakstīt kā jaunas sugas, ģints vai pat jaunas dzimtas pārstāvjus.

Lodes karjerā iegūtā fosilā materiāla tafonomiskā analīze ļāva papildināt līdzšinējos priekšstatus par sedimentācijas vidi un par organismu apglabāšanās apstākļiem devona deltu zonā Lodes laikposmā. Pētījumu laikā tika būtiski papildināts Lodes svītas faunas un floras taksonomiskais sastāvs, kas ļāva rekonstruēt Lodes laikposma barības ķēdes visos paleoekosistēmas trofiskajos līmeņos, un līdz ar to pirmo reizi paleoekoloģijā tika izveidota devona zemūdens deltu zonas organismu trofiskā piramīda. Tai skaitā tika aprakstīts senākais zināmais zivju-plakantārpu parazitisko attiecību gadījums paleontoloģiskajā hronikā.

Šo pētījumu gaitā iegūtie rezultāti liecina, ka promocijas darba mērķis un uzdevumi ir izpildīti. Pētījumu rezultātā iegūtie secinājumi ir tematiski iedalīti 4 grupās.

A. Zivju atlieku tafonomiskie pētījumi Lodes mālu atradnē ļāva izdalīt vismaz septiņus tafocenožu tipus saistībā ar iežu litoloģiskajiem tipiem un organismu atlieku saglabāšanās pakāpi. Atkārtoti izvērtējot iepriekš publicētos datus par zivju skeletu dažādo orientāciju (Lyarskaya, 1981), kā arī veicot jaunus šāda veida pētījumus, L. Ļarskas hipotēze par pieaugušo bruņuzivju masveida bojāeju skābekļa trūkuma apstākļos netika apstiprināta. Savukārt tika apstiprināta hipotēze (Kuršs, 1986), saskaņā ar kuru zivju skeleti tikuši saskaloti deltu nogāžu ieplakās strauņu darbības rezultātā. Tafonomiskie pētījumi zivju mazuļu oriktocenoze liecina, ka arī šīs zivju atliekas ir bijušas ieskalotas zemūdens deltu ieplakās.

Pamatojoties uz plašu un daudzveidīgu zivju un bezmugurkaulnieku fosilo materiālu, pirmo reizi tika rekonstruēta devona deltu zonas paleobiocenozes iespējamā trofiskā struktūra. Organismu barošanās veids tika noteikts morfofunkcionālās analīzes rezultātā, izpētot to skeletu morfoloģiju, formu, izmērus, kā arī, veicot bruņuzivju mazuļu fosilizētā kuņģa satura pētījumus. Pētījumu rezultātā Lodes laikposma paleobiocenoze tika noteikti galvenie zivju barošanās veidi: plēsēji, augēdāji, bentofāgi, plankton- un detritēdāji.

Lodes laikposma barības ķēžu piramīdā tika nodalīti pieci galvenie trofiskie līmeņi, kurus pārstāv dažādi organismi un barības vielas: 1. Producenti – augu atliekas, aļģes, organiskais detrits un fitoplanktons. 2. Primārie konsumentu – bentiskie organismi, bentofāgi un zooplanktons. 3. Sekundārie konsumentu – medījamās zivis. 4. Sīkās plēsējzivis. 5. Lielās plēsējzivis.

Šo trofisko piramīdu papildina parazitisms, kas konstatēts gan tikai uz primārajiem konsumentiem, bet, domājams, ka parazīti bija izplatīti arī sekundārajos konsumentos, kā arī sīkajās un lielajās plēsējzivīs. Tādā gadījumā trofiskā piramīda noslēdzas ar zivju parazītiem.

Deltu zona, domājams, bijusi ideāla nārstošanas vieta. To noteica upju sanestais detritiskais un augu materiāls, kas nodrošināja barības bāzi sīkiem bezmugurkaulniekiem, kas, savukārt, kalpoja par barību zivju mazuļiem. Attiecīgi zivju mazuļu klātbūtne šajos rajonos

pievilināja dažādas plēsējzivis. Bet zivju samērā lielais blīvums radīja ideālus apstākļus zivju parazītiem.

B. Bruņuzivju mazuļu morfoloģiskie pētījumi liecina, ka tie atšķiras no pieaugušajām zivīm ne tikai pēc izmēriem un ķermeņa daļu proporcijām, bet arī pēc atsevišķu bruņu plātņu formas, to proporcijām, histoloģiskās struktūras, zvīņu uzbūves, ornamentējuma, kā arī pēc lielāka bruņu plātņu skaita, kas pieaugušiem īpatņiem ir savā starpā saaugušas. Dažādu attīstības stadiju mazuļu detalizēts salīdzinājums ar pieaugušajiem īpatņiem pierāda, ka, neskatoties uz iepriekš minētajām būtiskajām morfoloģiskajām atšķirībām, mazuļi pieder pie tās pašas *Asterolepis ornata* sugas.

Pētījumu gaitā tika noskaidrotas tikai mazuļiem raksturīgās īpašības, kas ļāva izsekot ķermeņa bruņu attīstības secību. Tika izdalītas piecas agrīnās ontogēnētiskās attīstības stadijas. Katru no tām raksturo savs kvantitatīvo un kvalitatīvo īpašību kopums, sākot ar mazuļiem, kuriem ķermeņa bruņu plātnes un zvīņojums tikko ir sākuši veidoties un atsevišķas ķermeņa daļas ar bruņu plātnēm vēl nav bijušas klātas, līdz lielākiem bruņuzivju mazuļiem, kuri morfoloģiski jau līdzinās pieaugušiem īpatņiem. Spriežot pēc jaunu kvalitatīvu īpašību parādīšanās ķermeņa augšanas īsā periodā, tika konstatēts, ka ķermeņa bruņu plātņu attīstības ātrums bijis īpaši straujš tieši agrīnajās attīstības stadijās.

Visas ķermeņa attīstības stadijas uzrāda nozīmīgu alometrisku augšanu agrīnās ontogēnēzes laikā. Bruņu plātņu ornamentējums pakāpeniski nomainās indivīda augšanas laikā šādā secībā: gluda virsma, neregulārs smalks tīklojums, neregulārs šūnveida tīklojums, šūnveida tīklojums ar radiāliem valnīšiem, radiāli izkārtoti sīki pauguriņi, sīks pauguriņu (tuberkulārs) ornamentējums. Vispirms ornamentējums attīstījās uz galvas centrālās daļas kauliem un rumpja plātņu dorsālās puses. Juvenīlo ornamentējumu konstatācija dažādās bruņu plātņu attīstības stadijās dod iespēju nākotnē izvairīties no jaunu taksonu piedēvēšanas zivju atlieku fragmentiem ar minēto juvenīliem īpatņiem raksturīgo ornamentējumu.

Bruņuzivju mazuļu agrīnajām attīstības stadijām ir raksturīga labi attīstīta valnīšu sistēma uz ķermeņa bruņu plātnēm. Ornamentējums sākotnēji sācis attīstīties uz valnīšiem, pēc tam izplešoties uz pārējās bruņu plātnes virsmas. Lielākajiem mazuļiem, attīstoties bruņu plātņu trīsšķāņu struktūrai, valnīšu sistēma pakāpeniski izzūd.

Bruņuzivju mazuļiem un pieaugušiem indivīdiem ir būtiskas atšķirības bruņu plātņu šuvju (kaulu savienojumu) veidā. Zobiņveida šuve ir viena no būtiskākajām juvenīlajām pazīmēm *Asterolepis* mazuļiem un, iespējams, arī radniecīgām antiarhu ģintīm. Pētot pieaugušo bruņuzivju ķermeņa sadalīšanās secību, tika konstatēts, ka šāda veida šuve ir izturīgāka par pārklājošo šuvi. Mazuļiem ir nedaudz atšķirīga skeletu sadalīšanās secība. Domājams, ka to noteikušas tādas augšanas īpatnības agrīnajās attīstības stadijās kā ar bruņu plātnēm nenosegtie laukumi vēdera un sānu sienās.

Bruņuzivju mazuļu morfoloģijā tika novērotas dažas to senčiem raksturīgās īpašības. Piemēram, mazuļu zvīņas morfoloģiski līdzinās dažu primitīvo bruņuzivju un pat bezžokleņu zvīņu uzbūvei. Uz mazuļa zvīņu primitīvo uzbūvi norāda pulpārais atvērums zvīņas iekšpusē. Mazuļiem tika konstatētas atsevišķas bruņu plātnes (PDL un PL, Cd₄ un Ml₅), kas pieaugušajiem un pusaugu īpatņiem ir saaugušas kopā (MxL, T). Tas norāda, ka šo zivju senčiem minētās plātnes bijušas savrupas un to saaugšana notikusi filoģenēzes gaitā.

C. Akantodes *Lodeacanthus gaujicus* ir vislabāk patreiz zināmās devona akantodes. *Lodeacanthus* ģints (Mesacanthidae) pāstāvji ir neliela izmēra zivis, kuru lielākie indivīdi, domājams, ir bijuši jau pieauguši īpatņi. Pētot šīs ģints ontogēnētiskās attīstības secību, promocijas darbā ir izdalīti pieci attīstības posmi. Akantodēs agrīnajā attīstības stadijā tika

konstatētas zvīņas ar ieliektu pamatnīti. Šāda veida zvīņas citām akantodēm nav zināmas, jo tik maza izmēra akantodes līdz šim netika atrastas. Pieaugušo akantožu zvīņojumā tika nodalītas sešas zonas ar atšķirīgiem zvīņu veidiem, kas nākotnē ļautu izvairoties no atšķirīgu zvīņu veidu piedēvēšanas dažādiem jauniem taksoniem.

Lodeacanthus ir tuvu radniecīgs *Triazeugacanthus* ģintij. Šis ģintis atšķiras ar to, ka *Lodeacanthus* pārstāvjiem ir pāra deguna kauli, daudzas sīkas dermālās vaigu plātnītes, garāki un daudzskaitlīgāki branhiostegālie stari, ir atšķirības cirkumorbitālo kaulu un spuru dzelkšņu ornamentācijā, kā arī atšķirīga astes spuras morfoloģija.

Tādas *Lodeacanthus* ģints īpašības kā dermālās vaigu plātnītes, pāra deguna kauli un tas, ka krūšu spuras pamatni klāj zvīņojums, ir raksturīgas tikai šai ģintij. Radniecīgajām ģintīm *Triazeugacanthus* un *Mesacanthus* šādu īpašību nav.

Lodeacanthus gaujicus mazuļi morfoloģiski atšķiras no pieaugušajiem īpatņiem. Šajā pētījumā noskaidrotas šādas atšķirības un izmaiņas: 1) zvīņu morfoloģijā un zvīņojuma attīstībā; 2) deguna kaulu formā; 3) cirkumorbitālo kaulu pieaugošajā skaitā; 4) acu izmēru proporcijā pret galvas izmēriem; 5) galvas proporcijas izmaiņās attiecībā pret ķermeņa kopgarumu; 6) spuru dzelkšņu savstarpējās proporcijās; 7) izmaiņas dzelkšņu morfoloģijā; 8) dzelkšņu šķērsriezumu izmaiņās; 9) lāpstiņas kaula proporciju izmaiņās; 10) hipohordālās daivas formas izmaiņās.

Lodeacanthus ģints pārstāvjiem zvīņojuma attīstības ātrums ir lielāks nekā citām zināmajām akantodēm. Zvīņojuma attīstība ir nedaudz atšķirīga, salīdzinot ar karbona un perma akantodēm *Acanthodidae* (*Acanthodes*). Savukārt, kaulu pārkaulošanās secība visumā ir līdzīga kā *Acanthodes* ģints pārstāvjiem: vispirms pārkaulojas endoskeleta lāpstiņas kauls un ekzoskeleta branhiostegālie stari, tad seko endokrānija un galvas ekzoskeleta cirkumorbitālo, deguna un vaigu reģiona kaulu pārkaulošanās. Žokļu kauli un žaunu loki pārkaulojas tikai pēc tam, kad ķermeņa zvīņojums jau ir izveidojies visā pilnībā.

Spuru dzelkšņu garums ir zivs relatīvā vecuma vislabāk raksturojošais lielums, salīdzinot ar ķermeņa kopgarumu, kuru vairāk ietekmējuši sedimentācijas un fosilizācijas apstākļi.

D. Bruņuzivju mazuļos un akantodēs atrastie tiem morfoloģiski nepiederoši, domājams, hitīna elementi tika identificēti kā parazitisku organismu atliekas. Šos elementus veido dažāda izmēra un formas sīku kāšīšu grupas, kas izkārtotas radiāli vai paralēli. Tika veikts šo fosilo atlieku morfoloģisks salīdzinājums ar mūsdienu parazitisko tārpu hitīna elementiem un konstatēts, ka tie līdzinās divu atšķirīgu tārpu tipu – plakantārpu *Platyhelminthes* un dzelkšņgalvju *Acanthocephala* pārstāvju piestiprināšanās orgāniem. Saskaņā ar parazitologa Levelīna hipotēzi par parazitisko plakantārpu filoģenēzi senajās zivīs, šīs parazitisko tārpu atliekas varētu pārstāvēt plakantārpu *Monogenea* grupas senčus, ko apstiprina arī kāšīšu maksimālais skaits – 16, kas raksturīgs primitīvajiem monogeneju tārpiem (Boeger, Kritsky, 1993).

Specifiskās kāšīšu lokalizācijas vietas bruņuzivju un akantožu mazuļos norāda uz parazitisko tārpu iespējamo dzīves veidu, – tie varētu būt bijuši gan ekto-parazīti, gan endo-parazīti. Tika konstatēts, ka maza izmēra akantodēs ir maza izmēra kāšīši, bet lielāko izmēru akantodēs – lielākie kāšīši. Tas varētu liecināt, ka parazīti pārsvarā attīstījās vienā saimniekā. Savukārt parazitisko tārpu pieaugušo formu atradumi vēžveidīgo *Mysidacea* pārstāvjos liek domāt, ka šķeltnāvēzīši kalpojuši kā parazitisko tārpu pārnēsātāji.

Ņemot vērā, ka gandrīz puse no visām atrastajām akantodēm bijušas inficētas ar parazitiskajiem tārpiem, tas liek domāt, ka Lodes laikposma deltas rajonā parazitisms jau bijis plaši izplatīts. Bruņuzivju mazuļos un akantodēs aprakstītās parazitisko tārpu fosilās atliekas ir

senākie līdz šim zināmie zivju parazītu atradumi paleontoloģiskajā hronikā, kas ir arī senākā zināmā saimnieku-parazītu organismu asociācija mugurkaulniekos, kas ir zināma pēc īstajām fosilijām.

Pateicības



Autore pateicas promocijas darba vadītājam prof. E. Lukševičam par promocijas darba manuskripta rediģēšanu un noderīgām diskusijām, prof. V. Kuršam par lielo ieinteresētību fosiliju izrakumu un pētījumu gaitā. Autore izsaka lielu pateicību Jānim Upeniekam par ilggadīgo ieguldījumu fosiliju izrakumos, fosiliju preparēšanā, fotografēšanā un sadarbību pirmā zinātniskā raksta tapšanā, Velgai Līcei par nozīmīgu palīdzību fosiliju izrakumos. Paldies P. Beznosovam (Ģeoloģijas institūts, Siktivkara) par akantožu zvīņu plānslīpējumiem un M.Sc. V. Mikli (Tallinas Universitāte) par elektronmikroskopijas fotogrāfijām.

Pētījums veikts ar LZP grantu (Nr. 842; Nr. 01.0089; Nr. 02.0871; Nr. 05.1506) un ar ESF projekta “Atbalsts doktora studijām Latvijas Universitātē” (Nr. 2009/0138/1DP/1.1.2.1.2/09/ IPIA/VIAA/004) finansiālu atbalstu 2010./2011. akad.gadā.

Promocijas darba rezultātus atspoguļojošo zinātnisko publikāciju saraksts

Starptautiski citētos izdevumos:

1. Upeniece, I. 1995. New species of *Strunius* (Sarcopterygii, Onychodontida) from Latvia, Lode Quarry (Upper Devonian). In Lelievre H., Wenz S., Blicek A., Cloutier R. (eds). Premier vertebres et vertebres inferieurs. *Geobios Memoire Special*, M.S. 19, 281-284. Paris.
2. Upeniece, I. 1996. *Lodeacanthus gaujicus* n.g. et sp. (Acanthodii: Mesacanthidae) from the Late Devonian of Latvia. *Modern Geology*, vol. 20, n. 3-4, 383-398. Amsterdam.
3. Upeniece, I. 2001. The unique fossil assemblage from the Lode Quarry (Upper Devonian, Latvia). - *Mitteilungen aus dem Museum fur Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftliche Reihe*, 4, 101-119.
4. Upeniece, I., Upenieks J. 1992. Young Upper Devonian antiarch (*Asterolepis*) individuals from the Lode quarry, Latvia. In E.Mark-Kurik (ed.) *Fossil fishes as living animals*. Academia, 1, 167-176. Tallinn.
5. Upeniece I., Beznosov P. 2002. The squamation of mesacanthid *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece. *Proceedings of the International Symposium "Geology of the Devonian System"*, 122-124. Syktyvkar.
6. Ivanov, A., Lukševičs, E., Upeniece, I. 1996. Squamous part of an asterolepid body. *Modern Geology*, vol.20, n. 3-4, 399-409. Amsterdam.

Citos zinātniskos izdevumos:

7. Upeniece, I. 1998. The first finds of fossil parasitic flatworms (Platyhelminthes). In Ginter M., Wilson M. (eds). Circum-Arctic Faunas and Facies. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 4, 53-55. Warsaw.
8. Upeniece, I. 1999. The sequence of disintegration of the body of *Asterolepis ornata* (Antiarchi) and associated taphocoenoses. In Lukševičs E., Stinkulis G., Wilson M. (eds). Lower-Middle Palaeozoic Events Across the Circum-Arctic. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 5, 48-50. Riga.
9. Upeniece, I. 1999. Pirmie parazītisko plakantārpu atradumi fosīlā veidā. *Latvijas Ģeoloģijas Vēstis*, Nr. 7, 36.lpp. Rīga .
10. Upeniece, I. 2000. The unique fauna of Lode quarry (Devonian, Latvia). - Antoshkina A., Malysheva, E., Wilson M. (eds). Pan-Arctic Palaeozoic Tectonics, Evolution of Basins and Faunas. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 6, 127-133. Syktyvkar.
11. Upeniece, I. 2003. Distribution and biostratigraphy of the genus *Strunius* (Struniiiformes, Sarcopterygii). In Schultze H.P., Lukševičs E., Unwin D. (eds). The Gross Symposium 2: Advances in Palaeoichthyology. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 7, p. 50. Riga.
12. Upeniece, I. 2005. Ontogenetic stages of the acanthodian *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece. In Hairapetian V., Ginter M. (eds). Devonian Vertebrates of the Continental Margins. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 8, 24-25. Yerevan.
13. Upeniece, I. 2005. Types of sutural connections in juveniles and adults of the placoderm *Asterolepis ornata*. In Ivanov A., Young G. (eds). Middle Palaeozoic Vertebrates of Laurussia: Relationships with Siberia, Kazakhstan, Asia and Gondwana. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 9, 37-41. St.Petersburg.

14. Upeniece, I. 2007. Retention of juvenile stages of placoderm *Asterolepis ornata* in adults of other placoderms. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 10, 91-92. Uppsala.
15. Kuršs, V., Lukševičs, E., Upeniece, I., Zupiņš, I. 1998. Augšdevona klastiskie nogulumi un zivju atliekas Lodes mālu karjerā Latvijā (I daļa). *Latvijas Ģeoloģijas Vēstis*, Nr.5, 7.-19. lpp. Rīga.
16. Kuršs, V., Lukševičs, E., Upeniece, I., Zupiņš, I. 1999. Augšdevona klastiskie nogulumi un zivju atliekas Lodes mālu karjerā Latvijā (II daļa). *Latvijas Ģeoloģijas Vēstis*, Nr. 6, 10.-17. lpp. Rīga.

Promocijas darba rezultātu aprobācija zinātniskās konferencēs (publicētās tēzes)

Starptautiskās konferences un kongresi:

1. Upeniece I., Upenieks J., 1989. Young Upper Devonian antiarch (*Asterolepis*) individuals from the Lode quarry, Latvia. *The 2nd International Colloquium on the Middle Palaeozoic Fishes*. Tallinn.
2. Upeniece I., 1991. Types of fossil fish taphocoenoses of the Lode Formation in Latvia. *The 1st Geological Conference of the Baltic Sea States*. Bulletin of the Geological Survey of Estonia. 1/1: p.13. Tallinn.
3. Upeniece I., 1993. New acanthodians (Acanthodiformes) from the Upper Devonian of Latvia. *The Gross Symposium of fossil fishes*, Göttingen, Germany.
4. Ivanov A., Lukševičs E., Upeniece I., 1993. Squamous part of asterolepid body and placoderm squamation. *The Gross Symposium of fossil fishes*, Göttingen, Germany.
5. Upeniece I., 1995. New species of *Strunius* (Sarcopterygii, Onychodontida) from Latvia, Lode Quarry (Upper Devonian). *8th International Meeting on Early Vertebrates/Lower Vertebrates*, Geobios Memoire Special, M.S. 19: 281-284. Paris.
6. Upeniece I., 1998. The first finds of fossil parasitic flatworms (Platyhelminthes). IGCP 406 meeting *Circum-Arctic Palaeozoic Faunas and Facies*. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 4: 53-55. Warsaw.
7. Upeniece I., 1999. Fossil record of parasitic helminths in fishes. *5th International Symposium on Fish Parasites*. Česke Budejovice.
8. Upeniece I., 1999. The sequence of disintegration of the body of *Asterolepis ornata* (Antiarchi) and associated taphocoenoses. IGCP 406 meeting *Lower-Middle Palaeozoic Events Across the Circum-Arctic*. Jūrmala/Rīga. *Ichthyolith Issues Spec. Publ.*, 5: 48-50.
9. Upeniece I., 2000. The unique fauna of Lode quarry (Devonian, Latvia). IGCP 406 meeting *Pan-Arctic Palaeozoic Tectonics, Evolution of Basins and Faunas*. Syktyvkar, Russia. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 6: 127-133. Syktyvkar.
10. Upeniece I., 2001. Tropical relations of Lode organism assemblage, Lower Frasnian, Latvia. *Obruchev Symposium: Evolutionary palaeoichthyology*. Abstracts. Moscow. p. 45.
11. Upeniece I., Beznosov P., 2002. The squamation of mesacanthid *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece. *International Symposium "Geology of the Devonian System"*. Syktyvkar.
12. Upeniece I., 2002. *Asterolepis* (Placodermi): biogeography, biostratigraphy and habitat. *5th Baltic Stratigraphic Conference "Basin stratigraphy - modern methods and problems"*. Vilnius.

13. Beznosov P., Upeniece I., 2002. Acanthodiformes from the Gauja Regional Stage. *5th Baltic Stratigraphic Conference "Basin stratigraphy - modern methods and problems"*. Vilnius.
14. Upeniece I., 2003. Distribution and biostratigraphy of the genus *Strunius* (Struniiformes, Sarcopterygii). *The Gross Symposium 2: Advances in Palaeoichthyology*. Riga. Ichthyolith Issues Special Publication, 7: 50. Riga.
15. Upeniece I., 2005. Ontogenetic stages of acanthodian *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece. IGCP 491 meeting *Devonian vertebrates of the continental margins*. Ichthyolith Issues Special Publication, 8: 24-25. Yerevan.
16. Upeniece I., 2005. Types of sutural connections in juveniles and adults of placoderm *Asterolepis ornata*. IGCP 491 meeting *Middle Palaeozoic Vertebrates of Laurussia: Relationships with Siberia, Kazakhstan, Asia and Gondwana*. Ichthyolith Issues Special Publication, 9: 37-41. St.Petersburg.
17. Upeniece I., 2006. Development of exoskeleton of placoderm *Asterolepis ornata* (Frasnian, Latvia). *2nd International Palaeontological Congress. Ancient life and modern approaches*. p. 340-341. Beijing, China.
18. Upeniece I., 2007. Retention of juvenile stages of placoderm *Asterolepis ornata* in adults of other placoderms. *40th Anniversary Symposium on Early Vertebrates/Lower Vertebrates*. Ichthyolith Issues Special Publication, 10: 91-92. Uppsala, Sweden.
19. Upeniece I. 2011. Development of mesacanthid *Lodeacanthus gaujicus* and comparison with other Acanthodiformes. *2nd International Symposium on Early and Lower Vertebrates*. Ichthyolith Issues Special Publication, 12: 50-51. Dallas, USA.

Latvijas Universitātes Zinātniskās konferences:

1. Upeniece I., 1990. Jaunākie paleontoloģiskie atradumi Lodes karjerā. *LU 49.zin.konf.* Rīga.
2. Upeniece I., Upenieks J., 1991. Lodes svītas organismu atliekas. *LU 50. zin.konf.* Rīga.
3. Ivanovs A., Lukševičs E., Upeniece I., 1993. Asterolepīdu zvīņojums. *LU 52.zin.konf.* Rīga.
4. Upeniece I., 1995. Jauna devona fosīlo zivju ģints *Lodeacanthus* un tās ontogēnētiskās attīstības stadijas. *LU 54. zin.konf.* 59.-60.lpp. Rīga.
5. Upeniece I., 1996. Jauna devona bārkšspuru zivju suga *Strunius kurshi* sp.nov. *LU 55.zin.konf.* 49.-50.lpp. Rīga.
6. Upeniece I., 1999. Pirmie parazītisko plakantārpu (Platyhelminthes) atradumi fosīlā veidā. *LU 57.zin.konf.* Zeme. Daba. Cilvēks. 140.-143.lpp. Rīga.
7. Upeniece I., 2002. Devona bruņuzivju (ģints *Asterolepis*) pārstāvju paleoģeogrāfiskā izplatība un stratigrāfiskā nozīme. *LU 60. zin.konf.* 186.-187.lpp. Rīga.
8. Upeniece I., 2005. Devona paleoekosistēmas trofiskā struktūra deltu zonā. *LU 63.zin.konf.* Ģeogrāfija. Ģeoloģija. Vides zinātne. 159.-160.lpp. Rīga.
9. Upeniece I., 2009. Devona bruņuzivju *Asterolepis ornata* mazuļi un to attīstības stadijas. *LU 67.zin.konf.* Ģeogrāfija. Ģeoloģija. Vides zinātne. 256.-258.lpp. Rīga.
10. Upeniece I., 2010. Latvijas vidējā un vēlā devona akantodes. *LU 68. zin.konf.* Ģeogrāfija. Ģeoloģija. Vides zinātne. 380.-383.lpp. Rīga.
11. Upeniece I., 2011. Akantožu (Mesacanthidae) ontogēnēze. *LU 69. zin.konf.* Ģeogrāfija. Ģeoloģija. Vides zinātne. 389.-391.lpp. Rīga.

Curriculum Vitae (CV)

IEVA UPENIECE

Izglītība: 1981 - 1988 Latvijas Valsts Universitāte, Ģeogrāfijas fakultāte
1994 - 1995 Latvijas Universitāte, Ģeoloģijas maģistrantūra
1995 - 1999 Latvijas Universitāte, Ģeoloģijas doktorantūra

Darba pieredze:

1981 - 1986 Kompleksās Ģeoloģiskās izpētes ekspedīcija, tehniķe-ģeoloģe.
1987 - 1988 Vissavienības Jūras ģeoloģijas un ģeofizikas institūts,
Latvijas Ģeoloģijas nodaļa, inženiere
1989 - 2008 LU Ģeoloģijas institūts, zin. asistente
2008 – 2009 LU ĢZZF, Ģeoloģijas nodaļa, zin. asistente

Zinātniskā darbība un publikācijas

Zinātniskās pētniecības virzieni: paleontoloģija, tafonomija, paleoekoloģija

Zinātniskās publikācijas: 16 (t.sk. 5 – ar līdzautoriem)

Konferenču tēzes: 30

Citas publikācijas: 4

Pedalīšanās ar referātiem (19) starptautiskajās zinātniskajās konferencēs: 17

Pedalīšanās ar referātu zinātniskajās konferencēs Latvijā: 11

Pētniecības projekti

Starptautiskie zinātniski-pētnieciskie projekti:

1. Starptautiskās Ģeologu Savienības (IUGC) Starptautiskās Ģeoloģisko korelāciju programmas (IGCP) 328. darba projekts “Paleozoja mugurkaulnieku mikropalieku biohronoloģija un jūras - kontinentālo nogulumu globalā korelācija” (1991.-1996.g., dalībniece)
2. Starptautiskās Ģeoloģisko korelāciju programmas (IGCP) 406.darba projekts “Apakšējā-vidus paleozoja Arktikas mugurkaulnieku paleontoloģija un biostratigrāfija” (1996.-2000.g., dalībniece).
3. Starptautiskās Ģeoloģisko korelāciju programmas (IGCP) 491.darba projekts “Vidus paleozoja mugurkaulnieku bioģeogrāfija, paleoģeogrāfija un klimats” (2003.-2007., dalībniece).

Vietējie zinātniski-pētnieciskie projekti:

1. “Latvijas augšdevona nogulumu korelācija ar starptautisko stratigrāfisko standartu” (1993.-1995.g., LZP grants, zin.asistente).
2. “Latvijas paleozoja nozīmīgāko faunas grupu taksonomiskā un stratigrāfiskā revīzija” (1996.-1998.g., LZP grants Nr. 831, zin.asistente)
3. “Galvenā devona lauka vēlē Živetas - agrā Franas laikmeta biotas rekonstrukcija” (1999.-2001.g., LZP grants 01.0089, zin.asistente).
4. “Baltijas devona mugurkaulnieku izpēte un agrīno četrkāju evolūcijas paleoģeogrāfiskie un paleoekoloģiskie aspekti” (2002.-2004.g., LZP grants 02.0871, zin.asistente).
5. “Paleoģeogrāfiskie apstākļi un vides izmaiņas Baltijas paleobasēnā viduspaleozojā” (2005.-2008.g., LZP grants 05.1506, zin.asistente).

6. "Vēlā devona jūras līmeņa svārstības, klimats un notikumi Latvijā" (2009.g., LZP grants 09.1032, zin.asistente).

Akadēmiskā darbība

Piedalīšanās akadēmisko kursu docēšanā:

- ģeoloģijas maģistra studiju programmas kursi "Latvijas reģionālā ģeoloģija un ģeomorfoloģija", "Derīgo izrakteņu ģeoloģija";
- kursa uzskates materiālu gatavošana kursam "Paleontoloģija un stratigrāfija".

Recenzēti 2 bakalaura un 2 maģistra darbi.

Organizatoriskais darbs

Starptautisku konferenču orgkomiteju locekle

- Lower-Middle Palaeozoic Events Across the Circum-Arctic. A joint Baltic Stratigraphical Association / IGCP 406 Project meeting. Jūrmala, 1999.g. 27.sept.–2.okt.
- The Gross Symposium 2: Advances in Palaeoichthyology, in conjunction with the IGCP 491 project "Middle Palaeozoic Vertebrate Biogeography, Palaeography, and Climate". Rīga, 2003.g. 8.–14.sept.
- 8th Baltic Stratigraphical Conference. Rīga, 2011.g. 28.aug.-1.sept.

Dalība profesionālajās organizācijās

- Baltijas Stratigrāfijas komisija
- Latvijas ģeologu savienība

DISERTATIONES GEOLOGICAE UNIVERSITAS LATVIENSIS
Nr. 21



IEVA UPENIECE

**PALAEOECOLOGY and JUVENILE INDIVIDUALS
of the DEVONIAN PLACODERM
and ACANTHODIAN FISHES
from LODE site, LATVIA**

SUMMARY OF DOCTORAL THESIS

In Partial Fulfillment of the Requirements
of the Doctor Degree in Geology
Subdiscipline of Bedrock Geology

RIGA 2011

The doctoral thesis was carried out:

Chair of Bedrock Geology, Department of Geology, University of Latvia, 1995-2011. This work has been supported by the European Social Fund within the project "Support for Doctoral Studies at University of Latvia" (2010/2011 acad.year).

Supervisor:

Ervīns Lukševičs, Professor, Dr. geol. (University of Latvia)

Reviewers:

Ivars Zupiņš, Dr. geol.

Elga Kurika, PhD, Institute of Geology, Tallinn University of Technology,

Aleksandrs Ivanovs, Cand. geol.-min. sci, University of St-Petersburg

Doctoral Committee:

Vitālijs Zelčs, Professor, Dr. geol. – chairman

Ervīns Lukševičs, Professor, Dr. geol. – deputy chairman

Aija Dēliņa, Dr. geol.

Laimdota Kalniņa, Associate Professor, Dr. geog.

Valdis Segliņš, Professor, Dr. geol.

Ivars Zupiņš, Dr. geol.

Secretary:

Ģirts Stinkulis, Associate Professor, Dr. geol.

This thesis is accepted for the commencement of the degree of Doctor of Geology (in Bedrock Geology) on May, 19 by the Doctoral Committee of Geology, University of Latvia.

The thesis will be defended at the public session of the Doctoral Committee of Geology University of Latvia, on September, 2, 2011, Alberta Street 10, Jāņa un Elfrīdas Rutku auditorium (Room 313).

The thesis is available at the Scientific Library of the University of Latvia Kalpaka Blvd. 4, Rīga, and Academic Library of Latvia, Lielvārdes Street 4, Rīga.

Address for submitting of comments:

Dr. Ģirts Stinkulis, Department of Geology, University of Latvia, Rainis bulvāris 19, LV-1586, Rīga. Fax: +371 733 2704, e-mail: Girts.Stinkulis@lu.lv

© Ieva Upeniece, 2011
Latvijas Universitāte

ISBN 978-9984-45-384-2

www.lu.lv

Contents

Introduction	38
Topicality and scientific novelty of the study	38
The aim and main tasks	39
The main theses	39
Approbation of the results	40
1. Geological background and biostratigraphy of the Lode Formation	40
2. Material and methods	41
3. Palaeoecology and fish taphonomy of the Lode fossil site	44
3.1. Distribution of fossils in the “juvenile fish” lens	44
3.2. Fish taphonomy	46
3.3. Types of fossil fish taphocoenoses	47
3.4. Trophic relations of Lode faunal and floral assemblage	47
4. Morphology and ontogeny of juveniles of placoderm <i>Asterolepis ornata</i> Eichwald	50
4.1. Morphology of juveniles of <i>Asterolepis ornata</i>	50
4.2. Changes of characters in <i>Asterolepis ornata</i> during the early growth	51
4.3. Discussion	54
5. Morphology and ontogeny of acanthodian <i>Lodeacanthus gaujicus</i> Upeniece	57
5.1. Morphology of <i>Lodeacanthus gaujicus</i>	57
5.2. Ontogeny of <i>Lodeacanthus gaujicus</i>	59
Conclusions	61
Acknowledgements	64
References	65
List of publications related to the doctoral thesis	69
Conference abstracts and proceedings	70
Curriculum Vitae (CV)	73

Introduction

This study is based on the extensive collection of various fossils, collected by the author during long-term excavations (1988-1998, 2001) in the Lode clay quarry, Latvia. Outstanding preservation, diversity and abundance of fossils, and the presence of representatives of different trophic levels make the Lode clay quarry an outstanding fossil site among the other famous Devonian vertebrate bearing localities in the world (Cloutier, Lelievre, 1998). Particularly unique are finds of juvenile fishes and their parasitic helminthes, which were not known previously in the fossil record.

Excellent preservation of both adult and juvenile fish individuals representing two extinct classes Placodermi (armoured fishes) and Acanthodii (spiny fishes) are of particular importance providing possibilities to determine the developmental patterns and sequence of certain growth stages. Tiny fishes from Lode site represent the first record of juveniles of placoderm fish genus *Asterolepis* (Upeniece, Upenieks, 1992), and are among the smallest and the best preserved antiarch (Vertebrata, Placodermi, Euantiarcha) juvenile individuals ever recorded in the fossil record. A full sequence of growth stages, ranging from the smallest fishes with just ossified dermal armour to advanced juveniles with well ossified bones is presented in the sampled material.

The comparison of *Asterolepis* young individuals with the adult ones was possible based on long-term investigations of morphology of adult *Asterolepis ornata* (Eichwald, 1840a,b; Pander, 1857; Stensiö, 1931; Gross, 1931, 1933; Karatajūte-Talimaa, 1957, 1958b, 1963). A new stage of investigations started when the well-known Latvian geologist, prof. V. Kuršs discovered the whole-bodied adult individuals of *Asterolepis ornata* in Lode quarry in 1970 (Kuršs, Lyarskaya, 1973; Lyarskaya, 1977, 1981; Ivanov, Lukševičs, Upeniece, 1996; Lukševičs, 2001). *Asterolepis* has also been intensively studied for correlation and assessing the age of rock sequences in E-European platform (Gross, 1942; Karatajūte, 1958a, 1963) and in E-Greenland (Marshall, Astin, 1996).

The ontogeny of antiarchs has been studied insufficiently. Stensiö (1948) presented and described some developmental characters of advanced juveniles and subadult individuals of *Bothriolepis canadensis*. Werdelin and Long (1986) described allometric patterns of growth and relationships of various characters for *B. canadensis*. The lack of studies concerning this problem can be explained chiefly by the great scarcity of the material with very low potential to be fossilized.

The growth series of Devonian acanthodians are represented by the mesacanthid *Lodeacanthus gaujicus* (Upeniece, 1996). The other described acanthodian juvenile individuals come from the younger, Carboniferous and Permian deposits (Obruchew, 1955; Zidek, 1988; Heidtke, 1990; Zajic, 2005; Beznosov, 2009).

Topicality and scientific novelty of the study

Lode fossil assemblage contains the remains of organisms representing different trophic levels within the palaeoecosystem of the past, what allowed reconstructing food chains in all trophic levels of the respective palaeobiocenosis. Trophic relations within the food chains characteristic for the deltaic region in the Devonian were traced for the first time. The result of this study demonstrate that the Lode taphocoenosis reflects more diversified food chains in the Devonian in comparison with those which were reported previously (for the Eifelian: Mark-Kurik, 1995; for the Famennian: Lebedev, 1992; Lukševičs, 1992).

Outstanding preservation of both juvenile and adult fish individuals of antiarch placoderms and acanthodians is of particular importance allowing ascertaining the developmental patterns and sequence of the ontogenetic stages. Several ontogenetic stages have been described for the placoderm *Asterolepis ornata* Eichwald sensu Agassiz and acanthodian *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece for the first time. Clear distinction and complete description of several growth stages provided during this study are especially significant to avoid misinterpretation of particular specimens belonging to the certain growth stage or different scales of acanthodians as the new taxa in the future.

The discovery of the Devonian parasitic worm remains within the young fish bodies for the first time in the fossil record (Upeniec, 1998, 2001; Poinar, 2003) confirmed the hypothesis (Llewellyn, 1982) on phylogeny of parasitic flatworms in fishes. Such palaeontological evidences as hook systems in placoderm and acanthodian fish young bodies, which have been discovered and tentatively described in the course of this study, proof it. The remains belong to the eldest known fish parasites, as well as represent the eldest vertebrate host-parasitic associations known so far.

The aim of the research is to study palaeoecological conditions in the submarine part of the Devonian delta and to carry out the detailed investigation of the early stages of ontogenetic development of placoderm fish *Asterolepis ornata* and acanthodian fish *Lodeacanthus gaujicus*.

The following **main tasks** have been set for achieving the aim:

- 1) Taphonomical research of the Lode fossil assemblage to establish the palaeoenvironment of burial of the organism remains.
- 2) Reconstructing the feeding chains and the trophic pyramid within the palaeobiocoenosis of the Lode time.
- 3) Study of the morphology of juvenile individuals of antiarch placoderms *Asterolepis ornata* and of juveniles and adults of acanthodians *Lodeacanthus gaujicus* in details.
- 4) Developing the research methodology of developmental stages in early ontogeny of the antiarch placoderms and acanthodians; implementation of these research methods to elaborate the sequence of ontogenetic stages and developmental patterns of antiarch placoderms and acanthodians.
- 5) Study of the parasitic helminth remains from placoderm and acanthodian fishes.

The main theses

1. Morphological and functional analysis of various taxa of animals and plants allow reconstruction of the possible food chains and different trophic levels of the palaeobiocenosis existed in the area of the Devonian delta during the Lode time.
2. Based on the morphological study of the placoderm juvenile fishes from Lode, analyzing changes of the shape, proportions, histological structure and ornamentation of plates of the head-shield, trunk armour and pectoral fins, as well as squamation, it is possible to clarify the “juvenile” features, as well as to confirm the belonging of juvenile fishes to antiarch *Asterolepis ornata* Eichwald sensu Agassiz. Special characters of immaturity are defined for each of the five early growth stages, based on the distinction of the “juvenile” features.

3. Study of the scale morphology, extent of the scale covering, shape and proportions of various bones and parts of the body, and sequence of ossification allow to establish the sequence of ontogenetic growth stages of acanthodian *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece. The length of the fin spines may serve as the best indicator of the age of the adult acanthodian *Lodeacanthus*.
4. The studied hooks and hook systems found within the juvenile fish bodies, judging from the morphology and location, as well as comparing with recent animals possessing similar structures, are remains of ancient parasitic helminthes.

Approbation of the results. The results of the research have been reflected in 16 scientific publications (13 in English, 3 in Latvian), published in the scientifically cited issues. The main results of the research have been approbated in 30 presentations at 17 international scientific conferences, symposia and congresses, and at 11 local scientific conferences at the University of Latvia.

1. Geological background and biostratigraphy of the Lode Formation

The Lode Formation corresponds to the upper part of the Gauja Regional Stage and is characteristic for peculiar slump and dislocation structures on the submarine delta slopes. The Lode Formation mainly consists of siltstones, as well as with large lenses of finely dispersed clays. Clayey mud has accumulated in the slump and local bottom depressions on the submarine delta slopes within the marine-deltaic sandstones of the Sietiņi Formation (Kuršs, 1975, 1992a). These depressions served as local basins for 'fish sedimentation' (Kuršs, Lyarskaya, 1973). Rapid entombment in the fine mud protected the delicate organisms from decay and disintegration, and in turn, the finely grained sediments resulted to a high-extent of fossilization. The deposits of the Lode Formation are preserved for a distance of 160 km along the palaeoslope of the Euroamerican Devonian continent (Kuršs, 1992b) extending from the Northern part of Latvia (Cēsis town) to the S-E part of Estonia, and disappear to the West of the Pskov District in Russia. Lode (Liepa) quarry is the type locality of the Lode Formation.

The genesis of the Gauja Regional stage was discussed in Pontén, Plink-Björklund (2007) as well: deposition occurred in a subaqueous to sub-aerial tide-influenced delta plain and front. Deformations are interpreted even of tectonic origin. The author of the promotion work accede with point of view of Prof. V.Kuršs (1992a).

The faunal and floral list of the Lode Formation now includes almost all major taxa of vertebrates lived during the Devonian: agnathans, placoderms, acanthodians, sarcopterygians and actinopterygians, with at least 15 species and 13 genera. Six new fish taxa (5 species and 1 genus) have been discovered during the last years (Upeniece, 2001b). Fish juveniles represent placoderms, acanthodians, sarcopterygians and, possibly, actinopterygians as well. In addition there are at least five major invertebrate groups, including fish parasites, crustaceans, merostomates, as well as several taxa of plant macro- and microremains.

Comparison of the Gauja Regional Stage vertebrates with those from the Upper Givetian and lowermost Frasnian formations of the Main Devonian Field, lowermost/Middle Frasnian of Miguasha and the Upper Givetian/lower Frasnian of Scotland and Timan correspondingly to the placoderm zonation of the Main Devonian Field was made. The fish fauna of the Gauja RS is more similar to the Frasnian faunal assemblages of the Main Devonian Field, Timan, Scotland, and of Miguasha, than to faunas of the late Givetian age.

Presumably, the Gauja RS is of lower Frasnian age. Nevertheless, the Middle/Late Devonian boundary problem exists for the whole Baltic region. It has been proposed to assign the Gauja RS to the upper Middle Devonian (Ivanov, 1993; Mark-Kurik *et al.* 1999; Esin *et al.* 2000; Pontén, Plink-Björklund, 2007; Marschall *et al.*, 2008).

2. Material and methods

This study is based upon collection of fossils during the long-term excavations of the field seasons of 1988-1998 and 2001, elaborated by the author in the Lode clay pit at Liepa in the Northern Latvia, where the Upper Devonian, Lower Frasnian Lode Formation is accessible for studies. During the fieldwork the taphonomical data were obtained and an extensive collection of fossil remains belonging to various taxa of animals and plants has been gathered. The detailed, 12 m high geologic section of the Lode Formation including the 'juvenile fish' clay bed was constructed and supplemented for all taxa which have been found during several years. Additionally hand-drilling method was used to reach the deposits of the Sietiņi Fm. below the 'juvenile fish' bed.

Examined fish and invertebrate material

The material examined includes an extensive collection of number of specimens of various taxa. The majority of fossil material comes from the 66 m wide so-called 'juvenile fish' clay lens interbedded within the medium-coarse sandstones. The Lode fossil assemblage consists of the well-preserved vertebrate, invertebrate and plant remains representing organisms from different habitats.

The *vertebrate collection* includes various and almost all major Devonian fish taxa: placoderms, acanthodians, sarcopterygians, and actinopterygians. Most finds represent fish of small size and young individuals of the both extinct fish classes: placoderms and acanthodians.

The collection of more than 300 specimens of articulated and disarticulated young individuals of excellently preserved **placoderm** antiarch *Asterolepis ornata* Eichwald sensu Agassiz, 1840 represents the individuals at varying stages of growth, ranging from recently ossified dermal armour to advanced juveniles; the collection No LDM 260 (Natural History Museum of Latvia, Riga). All specimens are of small size and supposedly belong to juveniles with the length of the dermal armour comprising about 1 to 4 cm. Disarticulated individuals, scattered skeletal parts and separate plates are more useful for investigations, due to the obscured overlapping areas of the plates in articulated individuals. Over than 200 separate armour plates were also collected; most of them are well preserved and complete enough to be measured with sufficient accuracy. Almost all the dermal bones presented in the antiarch skeleton have been found among the material.

Adult individuals of *Asterolepis ornata* are well represented by many articulated specimens from the Lode quarry, collected by L. Lyarskaya in 1970-ies, but disarticulated complete armour plates, necessary for comparison with juveniles, were rarely collected there. Extensive material of articulated adult individuals stored in the Natural History Museum of Latvia (collections No LDM 43 and LDM 55) was examined and measured for comparison purposes.

The collection No LDM 270 consisting of more than 60 individuals of excellently preserved **acanthodians** *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece, 1996 from the Lode quarry represents articulated and disarticulated juvenile and adult individuals of small size, comprising about 0.8 - 4 cm in total length. The longest individual presumably represents the adult form.

The comparative studies on the related antiarch placoderm or acanthodian material, respectively, have been done at the Swedish Museum of Natural History in Stockholm; at the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing; at the American Museum of Natural History in New York and at the Field Museum of Natural History in Chicago.

The **invertebrate collection** includes countless representatives of various taxa of the well-preserved crustaceans: mysidaceans and conchostracans, as well as small amount of ostracods. Eurypterids occur only as fragmental material. Particularly significant are 77 specimens of parasitic helminth remains within the 43 juvenile fish bodies of the above mentioned placoderms and acanthodians.

Methods of morphological research

Preparation of fish fossils has been limited only to mechanical work with very sharp steel needle under the binocular microscope due to softness of clay and fragility of the bone. **Measurements** of the dermal armour plates of the head shield, trunk armour and pectoral fins of placoderm juvenile individuals were made in accordance with the system offered by Karatajūte-Talimaa (1963), modified by Werdelin, Long (1986) with some additions for juvenile characters of individuals. Ratios were calculated for studies of allometry. Measurements of placoderm juveniles were taken to the nearest 0.05 mm using the ruler of binocular, of adults - with Vernier caliper to the nearest 0.5 mm.

The measurements of body parts and fin spines of acanthodians were made in accordance with the system, proposed by Zidek (1976). All dimensions regarding the length of the acanthodian body are estimated due to that the scale covering must have been easily undergone deformation.

Terminology used herein for placoderms follows Stensiö (1948) with some slight alterations suggested by Miles (1968), and some additions by Young (1983, 1988), Young, Gorter (1981) and Janvier (1996). It also adopts homologies proposed by Young (1984 b) for cheek and jaw plates. Several new terms are introduced for structures not previously described in antiarchs: additional ridges on the head-shield, lateral and ventral wall armour plates (latter in: Upeniece, Upenieks, 1992, fig. 3.A); they are explained in the text and figures. Terminology used for acanthodians follows Watson (1937), Denison (1976) and Zidek (1976).

Morphological research of previously unknown juvenile individuals of antiarch placoderms *Asterolepis ornata*, as well as juvenile and adult individuals of acanthodian *Lodeacanthus gaujicus* has been done. The development of armour plates and squamation was studied in details.

The methodology of research of the early ontogeny was developed. Quantitatively and qualitatively changeable features characterizing the ontogenetic development of fishes were determined. The determination of the qualitatively changeable characters is based on the quantitatively changeable characters. Consequently the developmental stages of the juveniles of placoderms and acanthodians were proposed. Morphological features characterizing each

developmental stage are reliable characters for distinguishing the developmental sequence of the dermal armour or the squamation of the same species, thus preventing the description of new taxa based on each ontogenetic stage or other misinterpretations in the future.

The qualitatively changing characters developed remarkably rapidly to compare with the quantitatively changing characters: individuals belonging to the subsequent ontogenetic stages exhibit very weak differences in their total length. Such methodology is not useable in the later stages of the ontogenetic development due to no more appearance of the qualitatively changing characters.

Different zones of the scale covering have been described for acanthodians. Acanthodian scales were measured, drawn and described as it is accepted for morphological studies of these fishes (Upeniec, Beznosov, 2002).

Methods of taphonomical research and palaeoecological reconstructions

Taphonomical studies included evaluation of preservation state, modes of preservation, spatial distribution, orientation and disarticulation of organism remains. Besides, the correlation between the state of preservation and lithologic type of the sediments was established, thus several types of taphocoenoses were determined and distinguished. The research of the sequence of disintegration of fish bodies significantly added for understanding of the palaeoenvironment of burial in the Devonian deltaic region. Actuopalaeontological method was used for comprehending the different preservation state of fossils in the same taphocoenoses.

Morphofunctional analysis of the organisms from the Lode assemblage indicates the lifestyle and habitat of various taxa, allowing reconstruction of the food chains existed during the Lode time. The actuopalaeontological method was used also establishing the food web and trophic levels in ecosystems of the Lode time: producers, primary and secondary consumers, and predators were determined substantiated on the comparison to those in modern trophic pyramids. The habitats of extinct fishes such as placoderms were additionally determined based on the investigations of the thin sections of the stomach content. The quantitative analysis of the exact number of fish individuals from various taxa confirmed their designation to different trophic levels. Number of fishes infested by parasitic helminthes belonging to the two yet undescribed taxa has been counted to evaluate the degree of invasion.

3. Palaeoecology and fish taphonomy of the Lode fossil site

3.1. Distribution of fossils in the "juvenile fish" lens

The "juvenile fish" clay lens of the Lode (Liepa) clay pit represents a clay-filled 66 m wide slump depression, which has yielded unique fossil assemblage containing complete skeletons of juvenile fish individuals, as well as diverse invertebrates and plants (Upeniece, Upenieks, 1992; Upeniece, 1995, 1996, 1999, 2000, 2001b). The lens consists of dense, finely dispersed, dark grey clay laminites rich in organic matter. This lens now is under protection as one of the Geological and Geomorphological Nature Monuments of Latvia (MK, 2001; Stinkulis, 2003), suggested by the author (Latvijas Universitāte, 1991).

VERTEBRATES

Vertebrates are represented in this lens by juvenile and adult fish mostly of small size (0.8 - 4 cm). Extremely well-preserved complete skeletons of juvenile individuals of four taxa occur in the lens: *Asterolepis ornata*, *Lodeacanthus gaujicus*, *Strunius* sp. nov., and *Latvius* sp. nov. (Upeniece, 1996). The undisturbed scale-cover is preserved in many cases. Seldom fragmentary remains of *Cheirolepis* sp. and Coelacanthidae gen. et sp. indet. are observed. The good preservation of both adult and juvenile specimens of the first three mentioned species provides information on the sequence of certain growth stages.

Several adult specimens of *Asterolepis ornata* (without caudal parts) occur at some levels of this lens, but separately from the juvenile fish findings; the length of the dermal armour of adults comprise 30-35 cm. All are poorly preserved as three-dimensional carcasses of powdery composition due to almost complete leaching and low level of mineralization, although ornamentation of the bones is excellently preserved. An adult specimen of *Laccognathus panderi* with total length of the body at least 1.65 m was exposed in the lower part of the lens near the margin of the depression.

INVERTEBRATES

Parasitic worms. Parasitic platyhelminth remains recorded in the juvenile fish bodies from Lode, Latvia represent the oldest fossil record of fish parasites (Poinar, 2003, Table 1), as well as the oldest parasitic association ever found (Boucot 1990, Tables 4,6,7,9). Circlets of fossil hooks were found in 16 juveniles of *Asterolepis ornata* and in 27 specimens of *Lodeacanthus gaujicus* during study of morphology. The length of the hooks is 0.02-0.40 mm. They are located in the gill regions, near the fin spines, and in the abdominal region of acanthodians. The hooks must be remnants of parasitic organisms due to their specific location and occurrences in different fishes (Upeniece, 1999 a,b,c). That specific location indicates they presumably belonging to representatives of ectoparasites and endoparasites. Altogether the remains of 77 parasitic worms were found.

No fossilised soft body parts were found, except traces of the disc outline. Diagnostic soft parts of parasitic helminthes are absent. Recent parasites possessing such hooks are known within the two phyla Platyhelminthes and Acanthocephala; hooks are used as the attachment organ to the host. No fossil parasitic Platyhelminthes have ever been described (Conway, 1981; Grey, 1988).

The discovery of parasitic remains in Devonian fish fossils confirmed the hypothesis of Llewellyn (1982) on phylogeny of parasitic flatworms in fishes. These remains could have represented ancestors of flatworms Monogenea. The maximum number of the hooks 16 evidenced that. It is characteristic to primitive monogeneans (Boeger, Kritsky, 1993). The fossil record of fish parasites is rather poor, with one record in the Palaeozoic, and one in the Mesozoic.

Crustaceans. Thousands of well-preserved crustaceans belonging to the order **Mysidacea** (class Malacostraca, subclass Eumalacostraca, superorder Peracarida) were found in this lens, representing the richest accumulations of eumalacostracans in the Devonian. The Eumalacostraca are known from seven Devonian localities from Euramerica, five of them from Europe (Schram, 1977). Devonian malacostracan material is rare and usually poorly preserved (Schram, 1980).

Complete specimens with eyes, uropods and two pairs of antennae are preserved in the material from Lode (Upenieks, 1990; Upeniece, 2001, Pl. 2, Fig. 1). In some cases the stomach and intestine content occurs as a brown powdery mass with carbonised remains. Most mysidaceans are 1 cm long with well developed chitin carapaces. Two accumulation levels of mysidaceans exhibit the nearly translucent chitin. Presumably, it might have been the result of moulting. The mysidaceans must have served as fish food.

Conchostracans are common fossils found together with the alga *Platyphyllum* sp. Shells are translucent; usually both valves are preserved, and their length is up to 1cm. Some conchostracans are identified as *Pseudestheria* sp. by their concentric growth lines and characteristic reticular microornamentation between lines. At least three new taxa of conchostracans may be present in the material.

Ostracods are preserved only as moulds of 0.3-1.3 mm in length. They are oval and smooth and no specific morphological features can be observed. Commonly the moulds of both valves are present; sometimes they are in open position. Their shell might have been a very thin structure, therefore not preserved during the fossilization process.

Many crustacean remains are undeterminable.

Eurypterids. Eurypterids (Merostomata) occur only as fragmental material, but are readily identified by their specific semilunar ornamentation on the segments. The carbonate material is completely leached, and only chitin is preserved. These are the first finds of eurypterids in the Gauja Regional Stage, and they belong to a new taxon. Both adult and juvenile specimens are recorded. The adults are estimated to be about 1m in length, exceeding those found in the deposits of the Salaspils and Pļaviņas regional stages of the lower Frasnian, Latvia.

PROBLEMATIC REMAINS

Problematic soft-bodied and phosphatic remains are common. Unfortunately, it is not possible to identify their taxonomic position (Upeniece, 2001b, Pl. 1, Fig. 5). Several egg-like structures (ibid, Pl. 2, Fig. 2-5) could belong to invertebrates, judging by their small size. Separate “eggs” also are collected; they reveal the peculiar pit on the surface (blastula?).

Clay “bubbles” are abundant throughout the clay lens. They are interpreted to have originated due to decomposition gases enclosed in the sediment around decaying soft-bodied organisms. These resulted in concentric circles above and below the assumed organisms or their remains (Upeniece, 2001b, Pl.3, Fig. 4). Evidence supporting this is the fact that many bubbles contain coprolites of various sizes. As the organic part of the coprolite decayed, gas

was formed, and a bubble-like clay structure was produced. The linear-shaped coprolites produce clay “bubbles” of oval shape.

COPROFOSSILS

Coprolites. Coprolites are exceedingly abundant throughout the section. They vary in shape and in structure, and are derived from both carnivores and herbivores. Coprolites of herbivorous animals contain carbonised plant fragments. Several scroll coprolites (Upeniece, 2001, Pl. 3, Fig. 7, 8) contain bony material, acanthodian scales and spines, and small scales of sarcopterygians (*Latvius* sp. nov., *Strunius* sp. nov.). The material is present both on the surface and in the interior of the coprolites. Some coprolites contain twisted parts of acanthodian bodies.

PLANTS

Plants in the “juvenile fish” lens are well represented by inflowed fragmental material of terrestrial Progymnospermopsida: *Svalbardia polymorpha* Høeg and *Archaeopteris fissilis* Schmalhausen. *Svalbardia* and *Archaeopteris* could be synonyms (Meyen, 1987, p.136). Aquatic plants are represented by possible algae *Platyphyllum* sp. Two finds of Charophyta gen. et sp. indet. with left coil could belong to Charales (Upeniece, 2001, Pl. 4, Fig.6). An oogonium of the charophyte *Trochiliscus* sp. has been found in the stomach content of an *A. ornata* juvenile during the preparation of thin sections.

3.2. Fish taphonomy

Fish taphonomy may contribute information about the depositional environment, paleocommunity, mortality and preservation. Rather extensive material of placoderm *Asterolepis ornata* remains together with sedimentological and taphonomical features allows study of the sequence of body disintegration and understanding of the influence of palaeoecological factors on the formation of several types of taphocenoses (Upeniece, 1991, Kuršs *et al.* 1999).

There is an orderly sequence of decomposition degrees from essentially perfect articulation to total disarticulation, established during several excavations of *Asterolepis ornata* fish-bearing beds in the Lode clay quarry. The researched taphocenosis must have contained both: articulated, unfloated skeletons (indicated by removed AMD), and disarticulated, previously floated ones (Upeniece, 1999d). The displacement of plates and squamous parts might be influenced by weak bottom currents to give the *Asterolepis* skeletons a slight tendency toward a submeridional orientation. The rate of the loss of body parts from floating carcasses and the state of preservation depending on hydrodynamic activity correlate with the lithology of clastic sediments. The decomposition degree also correlates with the latter.

Discussion on fish taphonomy

The early hypothesis, that the Lode taphocoenosis was formed as a result of the catastrophic mass mortality event, was based on their occurrences in the upper parts of the rhythmic sequence of the sedimentation, in grey dispersed clay layers (Kuršs, Lyarskaya 1973; Lyarskaya 1981). It seemed that the mortality was caused by the change of the basin regime. Later the cause was re-evaluated and attributed to a dependence on the hydrodynamic conditions of sedimentation: in basin bottom deeps fish cadavers were accumulated as a result of sorting of organic remains by weak currents. Towards from the center to the borders of these depressions a great number of separate bones accumulated, which quickly decreased in areas with smaller depth (Kuršs, 1986, 1992 b, text-fig. 3).

The same conclusion was applied after the taphonomical research of juveniles of *Asterolepis ornata*, found in the "juvenile fish" lens (Upeniece, Upenieks 1992, text-fig. 1), as well as on their adults, studying the sequence of the disintegration stages, mentioned above. Obviously these fishes were not killed by one event, but represent accumulation of unfloated cadavers and floated ones, as described above. Fish were accumulated in a local depression (Kuršs 1992 a, fig. 34) with some influence of weak submeridional currents (Fig. 3.3.). The occurrence of fish juveniles together with large sarcopterygians scales might imply to similar hydrodynamic flow.

The orientation of the specimens is various, it tend to be submeridional for asterolepids, sublatitudinal for the lobe-finned fishes (Lyarskaya 1981, p.39; fig. 11). It seems that such orientation must have been determined by the different size and heaviness of the body in these distinct groups (Upeniece, 2001b): weak bottom currents rather easily transported the cadavers of asterolepids in contradistinction to the big and heavy sarcopterygians, which possibly were trundled over the bottom of the basin until buried and resulted in a sublatitudinal orientation. In early Frasnian the clastic supply directions in the East Baltic were submeridional.

3.3. Types of fossil fish taphocoenoses

The Devonian vertebrate localities of Latvia had been classified into four types by Lyarskaya (1972a). Five types of taphocoenoses are divided and analysed in correlation with lithological type of clastic sediments of the Lode Formation in the Lode quarry (Upeniece, 1991, 1999; Kuršs et al., 1998, 1999). The sixth and the seventh types of taphocoenoses in the Lode quarry correspond to the middle and coarse-grained sandstones of the Gauja Regional Stage.

3.4. Trophic relations within the Lode faunal and floral assemblage

Previously studies on trophic relations of the Devonian organisms were done by several authors: Mark-Kurik (1995) for the Eifelian, and Lebedev (1992) and Lukševičs (1992) for the Famennian. Lode faunal and floral assemblage reflects more various food chains due to excellent preservation of variety of organisms. The trophic pyramid typical for the Devonian palaeobiocenosis of the delta area is created for the first time.

The Devonian seas in the Baltic region were located on the continental shelf, thus being epicontinental, comparatively shallow, and supporting a rich fauna and flora (Kuršs, 1992b). Deltaic area was extremely favourable for coexisting of representatives of different

major taxa. Most Devonian taxa of vertebrates are present in Lode: heterostracan agnathans, placoderms, acanthodians, sarcopterygians, and actinopterygians. Both adult and juvenile individuals are presented by several species. The local abundance of mysidaceans and conchostracans makes an ideal link in the food chain between algal phytoplankton and carnivorous fish in the trophic levels of the Lode organism assemblage. The juvenile fish-assemblage combines forms from different habitats: including predaceous forms, plankton feeders and benthic forms. The ratio between them (asterolepids, acanthodians and sarcopterygians) comprises about 50:7:1 (Upeniec, 2001b).

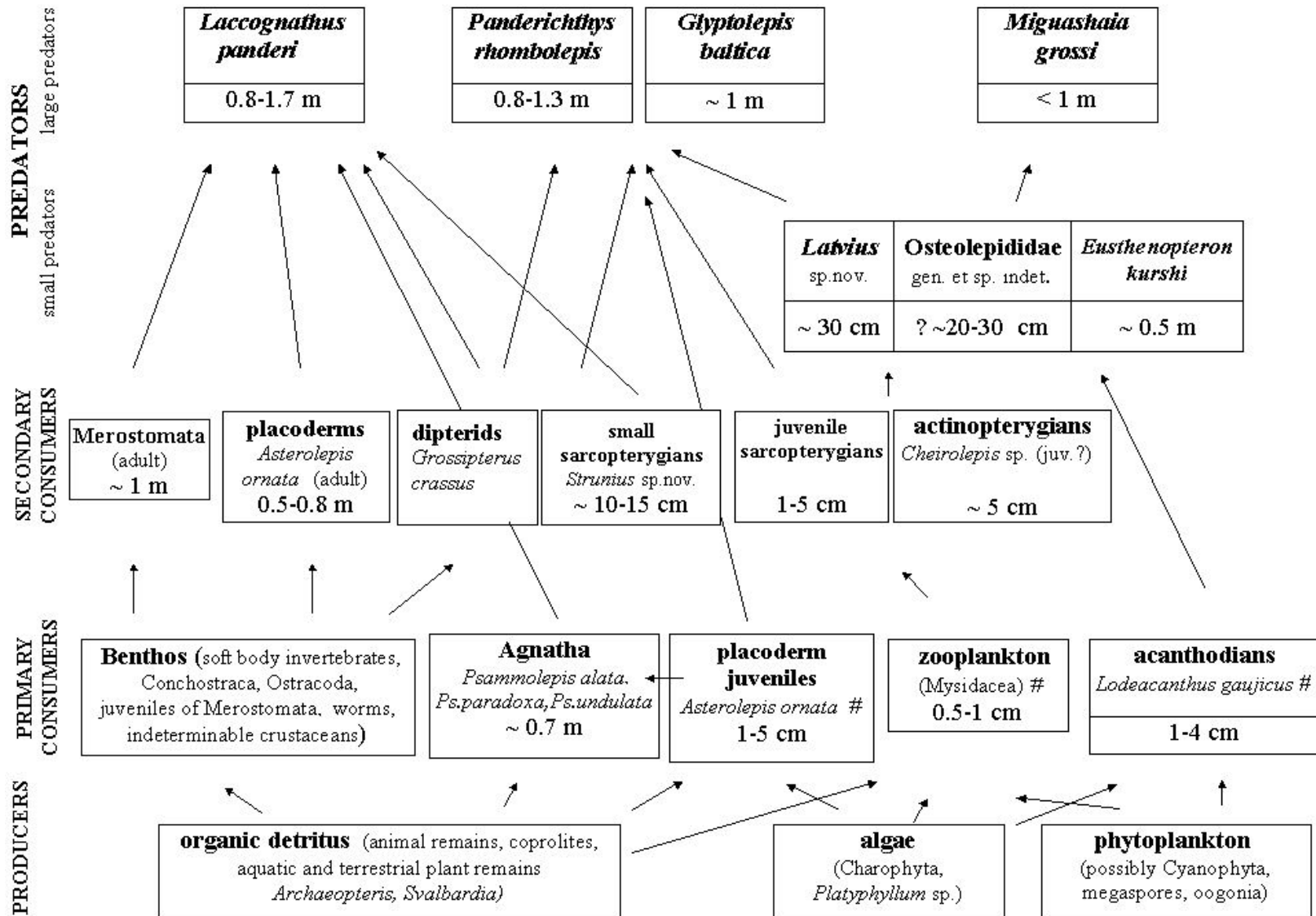
Trophic hierarchy of the Lode organism assemblage is proposed (Table 1) presuming the autochthonous character of burial. Almost complete absence of coarse-grained material in the Lode clays and perfect state of preservation of fish and invertebrates, as well as the remains of well-preserved inflow terrestrial plants *Archaeopteris fissilis* and *Svalbardia polymorpha* suggest, that this assemblage (taphocoenoses type 1) may reflect palaeobiological community (Upeniec, 2000).

Feeding relations are based on the structure of the mouth and jaw apparatuses, body form and size. All feeding modes of fish are represented: benthos- and zooplankton feeders, detritivores, herbivores and carnivores. Vertebrates were capable of feeding in different ways as the majority of the extant fishes do, that is, several species in the trophic level reconstruction represent both the primary and the secondary consumers (e.g. phyto- and zooplankton feeders).

The Lode organism assemblage is featured by variety of predatory fishes (9 species). Characteristic is the almost complete absence of juveniles of the greatest predators. The most abundant prey fishes in Lode are *Asterolepis ornata*, *Psammolepis alata*, *Lodeacanthus gaujicus*, as well as juveniles of sarcopterygians *Strunius* sp. nov., *Latvius* sp. nov. and actinopterygian *Cheirolepis* sp.

There are several trophic levels within the Lode palaeoecosystem: producers, primary consumers, secondary consumers; the predators form fourth and fifth levels. The base of the trophic hierarchy is composed of producers - autotrophic organisms (algae and phytoplankton) and organic detritus. The primary consumers include benthic forms: detritivores and herbivores; the secondary consumers are benthos- and zooplankton feeders. Two levels of predators represent the tertiary consumers: small predators and top predators (large ones). The fish parasites must have formed the final sublevel of predators, although they are found still only in the bodies of primary and secondary consumers.

Table 1. Proposed trophic relations of the Lode organism assemblage (# - infested by parasites)



4. Morphology and ontogeny of juveniles of placoderm

Asterolepis ornata Eichwald sensu Agassiz

Placoderms - extinct jawed fishes which almost entire evolutionary history was confined within a single geological period, the Devonian. Placoderms have elongate box-like body armour that is made up of two parts; it covers the head and the anterior part of the trunk. The placoderms are often well preserved due to their dermal armour, but articulated specimens are rarely found. The juveniles of *Asterolepis ornata* are excellently preserved, providing morphological details, unknown for the adults.

4.1. Morphological changes

The sequence of the earliest growth stages has been established studying the development of the dermal armour of *Asterolepis ornata*. The total length of the dermal armour including head and trunk shields in juveniles is ranging from about 1.0 to 3.8 cm. For study purposes all *Asterolepis ornata* juvenile specimens were divided into five groups representing theoretical growth stages. Each of the growth (ontogenetic) stage is characterized by several morphological features reflected the changes of the dermal armour (Table 2). The small individual in the last, the fifth stage with an estimated length of the dermal armour 3.8 cm morphologically already resembles an adult form. Since the transition from one early growth stage to another was gradual, some individuals demonstrate the 'transitional stages', representing mixture of features typical for the nearby stages. The majority of the recovered specimens (over 90%) correspond to the second growth stage with the total length of the body armour about 1.5 cm.

Special characters of immaturity:

1. Remarkable and well developed ridge system in the dermal armour. The ridge system gradually diminishes in the advanced juveniles of *Asterolepis ornata*. In adults only weak traces of the main ridges on the trunk armour are preserved (dmr, dlr, vlr). The paired low oblique transverse ridge (otr), characteristic for juveniles of *Asterolepis*, is noted as characters of immaturity in small individuals of *Bothriolepis canadensis* (Stensiö, 1948, p. 104).

2. Remarkable differences in the body proportions during the growth of the dermal armour.

3. Incompletely developed laminae of the trunk armour plates in the earliest growth stage.

4. Gradual changes of ornament of the dermal armour during the growth of individual:

a) Three-layered bone structure not developed in smaller juveniles: only basal layer is present, therefore the plates have smooth outer surface.

b) The reticular ornament appears on the surface when the three-layered bone structure starts to develop.

c) Tubercular-radial ornament on the central plates on the dorsal trunk armour appears.

d) Advanced juvenile individual has the same tubercular ornament as in adult ones, but tubercles are considerably smaller.

5. Lateral fontanel on the lateral wall between ADL, AVL, PL and PVL plates is present in the smallest juveniles. It gradually disappears with enlarging of the adjacent plates.

6. Ventral fontanel on the ventral wall between AVL and PVL plates: there is no median ventral plate in smaller juveniles. MV starts to ossify when the three-layered bone structure has been developed in the adjacent ventral plates.

7. Separate PDL and PL plates characteristic for juveniles have been fused into the MxL plate in subadults and adults.

8. Two separate central plates (Cd₃ and Cd₄) in the distal segment of the pectoral fin; it is only one central plate in adults. In the subadult growth stage the second central plate (Cd₄) fuses with the terminal plate, but no sutural connection is visible.

9. There is an additional Ml₅ plate in the distal segment in juveniles as well. In adults it has been fused with the terminal plate.

10. Changes in the scale morphology: in juveniles scales bear one external tubercle on the dorsal surface, corresponding to a pit on the inner surface. In adults the pit disappears and external surface is covered with an ornament consisting of roundish tubercles.

11. Sensory lines are not imprinted in juveniles. First sensory line initially appears on the nuchal plate in the advanced juveniles.

12. There are well-developed serratiform sutural connections between the head-shield plates in the endocranium region, as well as between the armour plates of the pectoral fin of juveniles. There are only few weakly pronounced traces of serratiform connections left in adults.

4.2. Ontogenetic development of exoskeleton

The sequence of ontogenetic stages of exoskeleton development provided possibility to evaluate previously unknown pattern of the early growth of antiarch placoderms. Five stages of early ontogeny (Table 2) are determined for premature fish *Asterolepis ornata*, based on such changeable and observable characters as the total length of the dermal armour, ornamentation and histological structure of the armour plates, presence of the ridge system, sensory lines, fontanels and MxL plate, as well as the appearance of scales. All these characters have been grouped into two groups of qualitatively and quantitatively changeable characters. **Qualitatively changing characters** includes: 1) morphological features of the armour plates such as ornament, development of sutural connections, structural changes of the armour plates (the 3-layered bone, ridge system); 2) spreading of the armour plates and scale covering; 3) morphological changes of scales; 4) development of the sensory line grooves. **Quantitatively changing characters** are: 1) body length; 2) the ratios between body parts; 3) thickness of the armour plates.

Exoskeleton of *Asterolepis ornata* undergoes extreme morphological change during the early ontogeny. As mentioned above, the advanced juveniles with an estimated length of the dermal armour nearly 4 cm morphologically already resembles an adult form: the qualitatively changing characters developed remarkably rapidly in. Only the fusion of separate bones (PDL+PL into MxL plate, Cd₄ and Ml₅ with terminal plate) must have been occurred in remarkably later stages of ontogenetic development. The rapid development of exoskeleton took place when dermal armour increased in total size only for 3 cm.

Development of the bone structure during the early ontogeny

The ornament of the dermal armour of *Asterolepis ornata* gradually changes during the early ontogeny. The sequence of the development of ornament is as following: smooth surface without ornament is changed into the smooth surface with initially developed fine-meshed network of weak ridges only along the ridges of the ridge system. Then the fine-meshed ornament covers the whole armour plate, gradually changing into the reticulate ornament and then into reticulate ornament with developed anastomosing ridges and elevations at their points of union. Reticular ornament with anastomosing ridges finally turns into the nearly tuberculate ornament typical for the most advanced juvenile individuals.

Fishes in the 1st stage of ontogeny demonstrate only translucent one-layered structure of the armour bones consisting of the basal layer. Respectively, armour plates are not ornamented at all, demonstrating the smooth surface of the bone. Laminae of the trunk armour plates are incompletely developed; plates do not overlap each other.

Little larger juveniles in a transition stage between the ontogenetic stages 1 and 2 have smooth surface of the armour plates with initially developed fine-meshed network along the ridge system.

The juveniles in the 2nd ontogenetic stage have an ornament of a fine-meshed network consisting of the irregularly distributed bony trabeculae located on the external surface of the whole lamina except a narrow belt of initially weakly marked overlapping areas. The three-layered bony structure initially appeared along the ridge system. The armour plates of the head shield and pectoral fin show serratiform sutural connections with numerous, irregular and flat tubercles.

The well-pronounced reticular ornament is typical for advanced juveniles belonging to the 3rd ontogenetic stage. The radially arranged tubercles occur on the central part of the Nu and AMD plates. The three-layered structure of the armour plates is well visible: basal, spongy and trabecular, similar as in adult individuals. The serratiform sutural connections of the head shield and pectoral fin become denticular in appearance and roundish in the section. Overlapping areas of the trunk armour plates are well developed and well marked.

In larger juveniles in ontogenetic stage 4th radially arranged ridges of reticulate ornament appear, e.g. on the AMD and ADL, as well as on the head shield. Then the radial ornamentation gradually disappears, except along the outer margins of the armour plates: somewhat suggestive to what is seen in adults of *Asterolepis radiata* (Karatajute-Talimaa, 1963, Pl. XIV, figs. 3, 4; Pl. XV). Initial development of the radially tuberculate ornament is noticed in the central regions of the AMD and Nu plates.

In the largest juvenile individual in 5th stage of ontogeny the radially arranged ridges are less marked, but tubercles became larger in diameter and flatter, similar to these of subadult individuals. In this stage, the juvenile already morphologically resemble an adult individual. In adults of *Asterolepis ornata* the ornament consists of irregularly situated coarse tubercles.

Therefore two major features can be distinguished for the developmental pattern of the ornament in juveniles:

1. Ossification develops faster along the head-shield and trunk ridges; therefore the more derived ornament is seen on and alongside the ridges, while the rest area of the armour plate is covered by the ornamentation typical for the respective developmental stage.

2. More advanced ornament develops first on the dorsal side of the head and trunk armour. The most complicated ornament can be observed on the posterior part of the head and on the median dorsal trunk plates, whereas it is least developed on the central part of the

Table 2. Ontogenetic stages of the early development of the dermal armour of juveniles of *Asterolepis ornata*

Stage of ontogeny	Total length of the dermal armour, cm	Ornamentation of the armour plates	Structural changes of the dermal bone	Ridge system	Scales	Sensory system	Presence of the ventral fontanel/ MV plate	Presence of the lateral fontanel	Presence of the MxL plate
1	1.1	No ornamentation (smooth), but fine-meshed along ridges	Only basal layer developed	Strongly developed	Not ossified	Not observed	Large ventral fontanel, MV not developed	Yes	No
2	1.4-1.6	Irregular fine-meshed network	Basal layer and initial development of 3-layered bone	-“-	With a pit on the ventral surface, and corresponding tubercle on the dorsal side	Not observed	Ventral fontanel or initial development of MV	Yes or no	No
3	1.8-2.3	Reticular	3-layered bone structure	-“-	No pits on the ventral surface	Not observed	Well developed MV plate	No	No
4	2.6 (estim.)	Reticular ornament of radially anastomosing ridges; and tubercular	-“-	Remarkably reduced	Not known	Known on the Nu, Pn plates	-“-	No	Not known
5	3.8 (estim.)	-“-	-“-	-“-	Smooth surface	-“-	-“-	No	Not known
6 (sub-adult)	Not known	Fine-tubercular	-“-	Weakly developed	Not known	Not known	-“-	No	Yes
adult	25.0-35.0	Tubercular	-“-	Weak traces of some trunk ridges	Rhomboidal or roundish shape, tubercular ornament	On the whole body	-“-	No	Yes

ventral wall of juveniles (e.g. in the MV and along the adjacent margins of the AVL and PVL plates).

4.3. Discussion

A number of peculiar characters have been marked during the studies of the morphology of juvenile individuals of *Asterolepis ornata*. Many juvenile characters of *A. ornata* listed below have similarities to these in adults of other antiarch placoderms, but not to adults of *A. ornata*. Presumably, several of them would exhibit some degree of phylogenetic relationships within antiarchs. Changes of juvenile characters of *A. ornata* during the early ontogeny would reflect (more or less) the phylogeny of antiarch placoderms.

1. Squamation. *Asterolepis* juveniles exhibit morphologically different flank scales on the caudal part. The scales of juvenile individuals bear a prominent tubercle on the dorsal surface, corresponding to a pit on the visceral surface. Some resemblance in structure between the prominent tubercle of the flank scales of the caudal part of *Asterolepis* juveniles and those of some adult antiarch placoderms can be marked:

- a) The tail fragment of the yunnanolepid described as Asterosteidae from the Lower Devonian, China (Wang J., 1991).
- b) The dorsal spinal scales of yunnanolepid antiarch *Liujiangolepis suni* (Wang S., 1987) from the Lower Devonian, China. It is the oldest known articulated antiarch with associated scales.
- c) The yunnanolepid antiarch *Parayunnanolepis xitunensis* from the Lower Devonian, China (Zhang *et al.*, 2001). Each flank scale exhibits a separate stout tubercle.
- d) Flank scales of the Early Devonian asterolepidoid antiarch from Australia possess a median crest as well, but with markedly pointed end directed caudally (Young, 1984).
- e) Flank scales of the Middle Devonian *Pterichthyodes milleri* possess a median crest (Hemmings, 1978). The above mentioned Early Devonian occurrences of separate tubercle on the each flank scale have more similarities with that of *Asterolepis* juveniles than those of Middle Devonian *Pterichthyodes*.
- f) Fin scales of the Late Devonian *Bothriolepis gippslandiensis* exhibit small body denticles (Long, Werdelin, 1986).

This is the most ancient character that can be traced in the *Asterolepis* juveniles. This type of the scale would be traced also in the Lower Devonian arthrodire placoderm *Stensioella heintzi*, which exhibit a slightly similar median tubercle as well, and possibly even within some agnathans, exhibiting resemblance in the shape of the inclined tubercle and the pulpar pit (Karatajūte-Talimaa, 1978).

2. Ridge system. Well pronounced ridge system on the head and trunk armour in *Asterolepis* juveniles serves as a framework for strength for the very thin armour plates in juvenile stages. In adults of *Asterolepis* the ridge system is nearly diminished. Well-developed ridge system is known in a small-sized adult antiarchs *Microbrachius* and *Minicrania*.

Other antiarchs, for example, *Pterichthyodes* and *Bothriolepis* exhibit only partly preserved trunk armour ridges. The presence of the ridges in such primitive antiarch as *Minicrania* points that the well pronounced ridge system in *Asterolepis* juveniles must be referred to the most ancient characters of the Lower Devonian antiarchs.

3. Ventral fontanel. The absence of the median ventral plate (MV) in the smallest *Asterolepis* juveniles is similar to what is known in juvenile individuals of *Bothriolepis* sp. (Criswell et al., 2007; Downs et al., in press).

Several Early and Middle Devonian adult sinolepid antiarchs from China and Australia exhibit no presence of the MV plate (Ritchie *et al.*, 1992). The area of the ventral fontanel in the mentioned species belonging to the family Sinolepidae is remarkably large. Possibly the MV plate had not developed there at all and fontanel was covered only by the skin.

The MV plate was developed in juveniles of *Asterolepis* as the last plate in the dermal trunk armour. The MV plate in other antiarchs exhibits different relative size. For example, the MV plate in *Heteroyunnanolepis* occupies the most part of the ventral wall (Zhu, 1996, Fig. 17B), but usually the relative size of the MV plate is remarkably smaller. In *Asperaspis* the ventral fontanel was overgrown by the adjacent AVL and PVL plates, without any traces of the MV plate (Panteleyev, 1993, Fig. 4C).

Presumably, the MV plate in antiarchs has been developed in different stages of ontogeny or has not been developed at all.

4. Fusion of separate plates. Juvenile individuals of *Asterolepis ornata* exhibit several non-fused bones during the early growth, which are completely fused in adults. It was observed in the following cases.

PDL, PL and MxL. Juveniles demonstrate separate posterior dorsal lateral (PDL) and posterior lateral (PL) plate. These plates merge together forming the mixilateral plate (MxL) in adults of *Asterolepis ornata*.

All up today known Lower Devonian antiarchs have separate PDL and PL plates, whereas antiarchs from the Middle and Upper Devonian exhibit either separate PDL and PL plates, or united MxL plate. Most of the Middle Devonian antiarchs possess the MxL plate. Both mentioned characters are distributed almost equally in antiarchs from the Upper Devonian deposits.

Obviously, the ancestor of *Asterolepis* possessed separate PDL and PL plates. The same condition in *Asterolepis* juveniles reflects phylogeny of antiarchs in the ontogeny of *A. ornata*. The nearest relatives of *Asterolepis*, namely *Pambulaspis* and *Remigolepis* exhibit separate PDL and PL plates as well. Presumably, the PDL and PL plates fused together in some antiarch during the Middle Devonian or even somewhat earlier and it might have appeared independently in each genus. Therefore such feature developed in the genus *Asterolepis* comparatively late.

Distal segment of pectoral fin. The distal segment of the pectoral fin bears two central plates in juveniles (Cd₃ and Cd₄) and the additional lateral marginal plate 5 (Ml₅). Contrary to that in adults of *Asterolepis* there is only one central bone (Cd₃) in the distal segment. Other antiarchs described until now exhibit two or three central plates in the distal segment.

In adults of *Asterolepis* the Ml₅ plate and Cd₄ plate fuse together with the terminal plate. Peculiarly, that the number of dermal plates in the pectoral fin in juveniles of *Asterolepis* coincides well with that of Middle Devonian antiarch *Pterichthyodes* or *Byssacanthus*, and not with that in adult of *Asterolepis ornata*. That could point to reflection of some characters of phylogeny of antiarchs in the ontogeny of *Asterolepis*. Presumably, the ancestor of *Asterolepis* might have possessed two central bones and Ml₅ in the distal segment. The fusion of these bones in one terminal plate might be took place only within the genus *Asterolepis*. The *Asterolepis* sp. from the Middle Devonian of Belgium exhibit

separate Cv_4 , Ml_5 in the distal segment of the pectoral fin (Gross, 1965) as well. For the time being the genus *Asterolepis* is only one who exhibits one central bone in the distal segment in the adult forms.

5. Proportions of the body and plates. Some proportions in *Asterolepis* juveniles exhibit similarities with these in adults of other antiarchs and not with that in adults of *Asterolepis*.

Pectoral fin. The length of the pectoral fins in *Asterolepis* juveniles exceeds the trunk armour similarly as in adults of *Bothriolepis* (Stensiö, 1948, fig. 116). In adults of *Asterolepis* the length of the pectoral fin comprises only two thirds of the trunk armour (Lyarskaya, 1981, fig. 74).

AVL plate. The lateral lamina of the AVL plate in juveniles is highest across the foramen axillaris, and declines in its posterior part, similar to that in *Bothriolepis*. Contrary, in adults of *Asterolepis* the lateral lamina is highest in its posterior part. Presumably, this explains why the trunk armour of *Asterolepis* is relatively larger than that in *Bothriolepis*.

AMD plate. A wide anterior margin of the AMD plate in *Asterolepis* juveniles is similar to that in adults of the Middle and Upper Devonian antiarch *Bothriolepis*, *Pterichthyodes* and *Microbrachius*, and the Upper Devonian *Kirgisolepis*. Related genus *Pambulaspis* exhibits a slightly wider anterior margin of the AMD plate than adults of *Asterolepis*, and is more similar to that in *Bothriolepis*. Presumably, the ancestor of asterolepids and bothriolepids could possess the wide anterior margin of the AMD plate.

The Lower Devonian antiarchs (Yunnanolepididae) mostly possess the AMD plate with the pointed anterior margin, except the *Liujiangolepis suni* (Wang S., 1987). Possibly, the wide anterior margin of the AMD plate appeared during the Middle Devonian. Possibly, the wide anterior margin of the AMD plate appeared during the Middle Devonian. The above mentioned characters of proportions may reflect some relations between the bothriolepids and juveniles of *Asterolepis*.

6. Ornamentation. The changing ornamentations in *Asterolepis* juveniles during the growth can be compared with the patterns of changes of ornamentation of some other antiarchs. For example, the fine-meshed ornamentation typical for the 2nd stage of the development in *Asterolepis* juveniles resembles that in adults of *Bothriolepis portalensis* (Young, 1988, Pl. 10, figs. 5,6); the reticular ornamentation of the 3rd stage of the development resembles that in adults of *Bothriolepis prima*, *B. obrutschewi* (Karatajüte-Talimaa, 1966), etc.; the radial ornamentation characteristic for the 4th stage of ontogeny resembles that in adults of *Asterolepis radiata* (Karatajüte-Talimaa, 1963).

The earliest known antiarchs (Yunnanolepididae) exhibit tubercular ornamentation, but Bothriolepididae mostly show the reticular ornamentation. Presumably, the reticular ornamentation emerged later. The similarities of the ornamentation between juveniles of *Asterolepis* and adults of *Bothriolepis* would point to that the ornamentation in the ancestor of *Asterolepis* was similar to that in bothriolepids. The development of the ornamentation in *Asterolepis ornata* juveniles during the growth could point that the ancestor of *Asterolepis* could have possessed the reticular ornamentation.

In conclusion it would be said that the juveniles of *Asterolepis* exhibit some bothriolepidoid characters, which are not observed in adults of *Asterolepis*. The ancestor of *Asterolepis* possibly might have possessed several the above mentioned bothriolepidoid characters. The *Asterolepis* and *Bothriolepis* might have a common ancestor with characters somewhat similar to the Middle Devonian antiarch *Dianolepis* (Chang, 1965) and other

Dianolepididae, which exhibit “mixture” of features typical both to *Asterolepis* and *Bothriolepis*.

5. Morphology and ontogeny of acanthodian

Lodeacanthus gaujicus Upeniece

5.1. Morphology of *Lodeacanthus gaujicus*

Acanthodians are a fossil group of the earliest gnathostomes characterized by the presence of large spines in front of all fins except the caudal fin, and by the particular scale type with a bulging base. Since they are nektonic fishes, most acanthodians have wide distribution areas, therefore their scales and spines are successfully used for biostratigraphical purposes. Acanthodians occur on all continents in rocks ranging from the Late Ordovician till the Early Permian, but they are a poorly known group due to the rarity of intact material.

Very peculiar and unique in the good preservation is representative of mesacanthids *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece, 1996, which has been described based on the whole-bodied specimens from the Lode (Liepa) pit. About one fourth of the specimens are clearly juveniles, judging from fish fry with an incomplete development of squamation or they demonstrate merely a film of the skin with fin spines and head elements, allowing the discernment of several aspects of its ontogenetic development (Upeniece, 2005b, 2011a,b). This represents the only known sequence of the development of Devonian acanthodians up to now.

Systematic palaeontology

Class Acanthodii Owen, 1846

Order Acanthodiformes Berg, 1940

Family Mesacanthidae Moy-Thomas, 1939

DIAGNOSES OF THE GENUS AND SPECIES

Genus *Lodeacanthus* Upeniece, 1996

Diagnosis. Small, slender-bodied mesacanthid. Both jaws ossified as single units; upper jaw fenestrated, lower jaw without mandibular splint; mandibular joint simple. Enlarged dermal bones present in cheek and nasal regions; nasal bones crescent-shaped and paired. Hyoid operculum supported by numerous long branchiostegal rays, does not quite reach posterior end of gill region. No accessory gill covers.

Fin spines slender, straight or only slightly curved, ornamented on each side with a deep anterior groove followed by several fine, less pronounced grooves. Pectoral, dorsal and anal spines of about the same length, pelvic spines about one-third shorter. Dorsal spine situated slightly behind anal and shallowly inserted. One pair of intermediate fin spines,

nearly half as long as pelvic spines. Caudal fin long, hypochordal lobe small and triangular; epicaudal lobe present, but very small. Scales unornamented.

Species *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece, 1996

Diagnosis. As for genus.

The detail morphological description of the following researched elements is given in the promotion work. 1) Head and visceral skeleton: palatoquadrate (upper jaw), lower jaw, circumorbital bones, nasal bones, branchiostegal rays, branchial arches, cheek bones, scapula, as well as fragments of neurocranium. 2) Caudal fin and fin spines: pectoral, dorsal, pelvic, anal and intermediate fin spines.

Comparison of *Lodeacanthus* with related genera

Lodeacanthus is a member of the Mesacanthidae retaining a pair of intermediate spines; fin spines are inserted superficially, and scales cover the entire body. *Lodeacanthus* is evidently more closely related to *Triazeugacanthus* than to *Mesacanthus*. Some features are similar to *Triazeugacanthus* (the ratio of fin spines), some to *Mesacanthus* (the same ornamentation of fin spines, the presence of a small epichordal lobe), some are 'between' these genera: the branchiostegal rays are longer and more numerous than in *Triazeugacanthus*, but are shorter than in *Mesacanthus*; *Lodeacanthus* has comparatively smaller body scales than in *Triazeugacanthus*, but considerably larger than in *Mesacanthus*. *Lodeacanthus* possess some unidentified small bones located on the posterior margin of the palatoquadrate.

***Lodeacanthus* differs from *Triazeugacanthus* in many aspects:**

- the presence of a pair of nasal bones in *Lodeacanthus* (in *Mesacanthus* it is unknown),
- the ornamentation of circumorbitals is concentric in *Lodeacanthus* and pitted in *Triazeugacanthus*,
- the ornamentation of fin spines and the shape of the section of fin spines,
- presence of the epichordal lobe,
- all the scales have conical bases (in *Triazeugacanthus* they have flat bases),
- intermediate spines are twice longer than in *Triazeugacanthus*.

Differences from *Mesacanthus* are:

- in *Lodeacanthus* the jaws are ossified as a single unit (in *Mesacanthus* the jaws are ossified from to units; in *Triazeugacanthus* it is unknown),
- in *Lodeacanthus* a mandibular splint is absent,
- in *Lodeacanthus* subsidiary gill covers are absent,
- in *Lodeacanthus* the palatoquadrate is fenestrated (in *Triazeugacanthus* it is unknown).

Lodeacanthus differs from both related genera *Triazeugacanthus* and *Mesacanthus* by the presence of dermal bones of the cheek region, a pair of nasal bones, and of scale covering on the base of the pectoral fins.

5.2. Ontogeny of *Lodeacanthus gaujicus*

Development of squamation

All developmental stages from juveniles without scale covering to fully scaled specimens are known. About one fourth of about sixty specimens are juveniles with an incomplete development of squamation or they represent merely a film of the skin with fin spines and head elements (Upeniec 1996, 2001 a, 2005 b). Juvenile individuals are covered partly by a film of skin and partly by scales. Scales of juveniles differ from those of adults in having bases with a deep pit as mentioned earlier.

The squamation develops more rapidly in the dorsal part of the body. The scale cover spreads diagonally forward from the tail, unlike to modern fishes. Fully scaled individuals reveal the presence of all six squamation zones of the body.

Three stages of the ontogenetic development are defined for the *Lodeacanthus gaujicus* in conjunction with development rate of the squamation:

1 stage. Without the squamation

The body is covered merely with a film of the skin; the head is indicated only by the presence of an eye stain, as well as by a few branchiostegal rays. Well developed fin spines and scapula are present. The estimated length of the body is about 8 mm, and it comprises the smallest whole-bodied acanthodian ever found in the fossil record.

2 stage. Incompletely developed squamation

Three substages are recognized:

a) Initial stage of the scale covering of the body reaches the dorsal and the anal fin spine; the squamation extent is about 37% of the total body length. This ontogenetic substage includes newly ossified four circumorbital bones of about similar length, a pair of nasal and cheek bones, as well as the remains of the endocranium. The estimated total length of the body is 13.6 mm.

b) Squamation reaches diagonally forward to the level of the pelvic fin spines on the dorsal side and to the anal fin spine on the ventral part. Squamation extent is 54% of the total body length. The main lateral line on the body appears in this substage. Specimens, representing this ontogenetic substage, are incompletely preserved to estimate the total length of the body.

c) Squamation reaches diagonally forward to the level of the pectoral fin spines; squamation extent reaches 80-84% of the total body length. Then the posterior part of the prepectoral region became squamated. The only scales of the head are represented by the two rows along the infraorbital sensory line, which must be marked as newly appeared skeletal element. Simultaneously the tesserae covering had been spread to between the orbits. A row of small cheek bones is present. Circumorbital bones have increased in number up to five

by adding of a small bone. Behind the pelvic fin spines the small unscaled region retains in the ventral area covered by the film of skin. The total length of the body in this ontogenetic substage ranges from 20.6 to 23.0 mm.

3 stage. Fully developed squamation

The Meckelian cartilage, palatoquadrate and branchial arches become ossified only after the scale covering of the trunk and the head is complete. From this ontogenetic stage the acanthodian individuals are considered to be adults although they continue growing. The cheek area is covered by enlarged scales. The circumorbital ring consists of presumably six elements, unlike what is observed in juvenile individuals. The small pectoral fin is marked by very minute scale covering. The total length of the body in that ontogenetic stage ranges from 25.0 to about 48.2 mm.

Other known ranges of acanthodian juveniles comes only from Carboniferous and Permian deposits: *Acanthodes gracilis* (Zajic, 2005), *A. bronni*, (Heidtke, 1990), *A. bridgei*, *Howittacanthus kentoni* (Zidek, 1988) and *A. lopatini* (Obruchew, 1955, Beznosov, 2009). In all known acanthodians the development of the squamation extent starts from the caudal part (Upeniece, 2011a,b). In Acanthodidae the squamation develops first along the main lateral sensory line, but in Mesacanthidae (*Lodeacanthus*) – bias to the body - along the diagonal located rows of the scales. Only in the head of *Lodeacanthus* the squamation develops along the infraorbital sensory line similar to that in *Acanthodes bridgei*.

Sequence of ossification of skeletal elements

The sequence of ossification has been reconstructed after the investigation of the ontogenetic stages of the *Lodeacanthus*. The first skeletal elements to ossify in the smallest juvenile individual with undeveloped squamation extent at all were endoskeletal scapula and exoskeletal branchiostegal rays, then followed by endocranium, and exoskeletal head bones: circumorbital, nasal and cheek bones in little larger juvenile with squamation extent of 37% of the total body length. Then tesserae became ossified at squamation extent of 84%. Jaws and branchial arches become ossified only after squamation extent is completely developed.

Conclusions

The results of this study essentially contribute to the morphology, ontogeny, parasitology, palaeoecology and taphonomy of such early vertebrates as placoderms and acanthodians. Based on the detailed studies of excellently preserved juvenile fish collected by the author during the long-term excavations in the Lode clay quarry, Latvia, the sequence of ontogenetic stages of placoderm *Asterolepis ornata* and acanthodian *Lodeacanthus gaujicus* has been established using the newly developed research methodology of the early ontogeny. The observed morphological features of each developmental stage are reliable characters for distinguishing the developmental sequence of the dermal armour of placoderm and squamation of acanthodian, avoiding the description of the new taxa for each ontogeny stage or other misinterpretations in the future.

Taphonomical studies and careful morphofunctional analysis of all fossil remains from the Lode quarry permitted to improve the existing hypotheses on the sedimentary environment within the deltaic area of the Devonian sea and burial conditions of vertebrates, to establish several taphocoenoses within the Lode clay deposit, as well as allowed reconstruction of trophic relations, food chains and web within the palaeobiocenosis of the Lode time. The results obtained during this study demonstrate that the main aim of the promotion work has been reached and the main tasks accomplished. The results led to several important conclusions, which are grouped thematically into four chapters.

A. Taphonomical studies of fish remains, which allowed distinguish at least seven types of taphocoenoses differing in accordance with the dominant lithology of the fossil-bearing rocks, and re-evaluation of previously published data on the different orientation of fish skeletons of various taxa confirmed the hypothesis that fish carcasses were accumulated in the clayey sediments infilling the depressions on the slope of the delta front as a result of sorting of organism remains by weak currents. Hence, the hypothesis that the Lode oryctocoenosis of adult placoderms was formed in a result of a catastrophic mass mortality caused by anoxia in a shallowing basin (Lyarskaya, 1981, p.43) has not been proved. Taphonomical studies of juvenile fish remains allows to propose the hypothesis that the Lode oryctocoenosis in “juvenile” fish lens would have been formed in a result of a catastrophic mass mortality caused by the slump processes on the submarine delta slope.

Reconstruction of trophic relations within the palaeobiocoenoses of the Lode time proposed here is suggested as typical for the deltaic zone of the Devonian palaeobasin. The food chains and web proposed here are based on the abundant fossils of various organisms from different habitats and different trophic levels and consist of benthic and planktonic producers and consumers, organic detritus and plant remains, prey and predatory fishes. The statistical analysis of the exact number of fish individuals from different trophic levels testified the relation between the small amounts of predators to the large number of consumers. Parasitic organisms have been included in the trophic pyramid for the first time as well. The fossilized remains of stomach content of *Asterolepis* young, described for the first time, confirms the bottom dwelling life style for young individuals.

B. Morphological study of young individuals of antiarch placoderm fish from Lode and detailed comparison with adult individuals of *Asterolepis ornata* has confirmed that they belong to the same species despite the profound changes of the size and proportions of the whole body, shape and proportions of individual bones, structure and ornamentation of plates and scales, merging of several plates during the growth.

A number of morphological characters of immaturity have been defined allowing reconstruction of the sequence of development of the dermal armour. Five stages of early ontogeny have been established based on the set of quantitative and qualitative features specific for each ontogenetic stage, starting with the tiny fish represented by a weakly defined film of lightly ossified bony plates and squamation, with large ventral and lateral fenestrae in the trunk armour, and followed by the largest juvenile individuals, which already morphologically resemble the adult ones. The rate of the dermal armour growth was remarkably rapid, judging from the rate of appearance of new qualitative characters in a short range of the changing body size.

A full set of developmental stages demonstrates the remarkable allometric growth of *Asterolepis* during early ontogeny. The sequence of gradual changing of ornament includes smooth surface, irregular fine-meshed ornament, reticular, reticular ornament with radially arranged anastomosing ridges, radially arranged anastomosing ridges with tubercles, and tubercular ornament; more advanced stages of the ornament first appear on the dorsal side of the trunk armour and on the head. The three dimensional ornamentation increased the strength of the thin dermal armour plates. The determination of the each kind of the juvenile ornament provides possibility avoiding the misinterpretation of separately find fragments with different ornament as belonging to the new taxa in the future.

Well-developed ridge system of juvenile individuals is characteristic for early growth stages. Very thin dermal armour plates in early juvenile stages required a pronounced head and trunk ridge system as a framework for strength. The ridge system started to disappear when the thicker 3-layered bone is fully formed in advanced juveniles. Dermal armour initially developed along the ridges of the armour plate.

Remarkable differences in sutural connections between bony plates are indicated for juvenile and adult individuals: serratifiform sutures are suggested to be one among the well marked characters of immaturity in *Asterolepis* and possibly in the related antiarch genera. The serratifiform sutures appear firmer than the overlapped type, evidenced in the sequence of disintegration of fish bodies. In juveniles the sequence of disintegration slightly differs from that in adults due to growth peculiarities, gaps on the lateral and ventral walls.

Some ancestral features partly appear in the course of development of scales with a pit similarly to that in some Agnatha, as well as merging of the unnecessary sutures in subadult and adult individuals due to the presumably immobility of the corresponding plates (PDL+PL, Cd₄+ Ml₅+T).

C. The investigated acanthodian fish *Lodeacanthus gaujicus* is the best-known Devonian acanthodian. *Lodeacanthus* represents a small genus of mesacanthid acanthodian and the largest individuals presumably are adults or at least nearly mature ones. The sequence of ontogenetic development is established and five stages of ontogenetic development are distinguished. Distinct scales with concave basements appear in *Lodeacanthus* in the early stages of ontogeny. Such scales are unknown in other acanthodians due to the absence of so small-size preserved juvenile individuals. Fully scaled individuals

reveal the presence of six squamation zones of the body, allowing avoiding the misinterpretation of separately find different scales as belonging to the new taxa in the future.

Lodeacanthus is closely related to *Triazeugacanthus* differing in having enlarged dermal bones in the cheek region and of a pair of nasal bones, longer and more numerous branchiostegal rays, the ornamentation of circumorbital bones and fin spines, and the morphology of the caudal fin. *Lodeacanthus* differs from both related genera *Triazeugacanthus* and *Mesacanthus* by the presence of dermal bones of the cheek region, a pair of nasal bones, and of scale covering on the base of the pectoral fins.

The morphology of acanthodian juveniles differs from adult individuals in several aspects. During the ontogenetic development the following changes are noticed: 1) in scale morphology and the extent of the scale covering; 2) in the shape of nasal bones; 3) in the increasing number of circumorbital bones; 4) in proportions of circumorbitals to prepectoral length; 5) in proportions of prepectoral length to total body length; 6) in proportions of fin spines; 7) in the gradual loss of the row of denticles on the anterior margins of the fin spines; 8) in the cross-section of the spines; 9) in the increasing relative height of the scapula; 10) in the shape of the hypochordal lobe.

Lodeacanthus exhibits a considerably faster rate of squamation development than other Acanthodiformes. The squamation development is slightly different to that in juveniles of Carboniferous and Permian Acanthodidae (*Acanthodes*). The established sequence of ossification of skeletal elements in *Lodeacanthus* in overall is similar to that in *Acanthodes*. The first to ossify are the endoskeletal scapula and exoskeletal branchiostegal rays, then followed endocranium and exoskeletal head bones: circumorbital, nasal and cheek bones. Jaws and branchial arches become ossified only after the squamation extent is completely developed. The fin spines occurred more useable for the determination of the agedness than the total body length due to deformation changes of the scale covering during the process of fossilization.

D. Circlets of fossil hooks were found in young fish skeletons during the research of their morphology. The radially or parallel located hooks were identified as remains of parasitic organisms. Studies on the morphology of parasitic remains indicated that they might have been represented ancestors of different phyla Platyhelminthes and Acanthocephala, where hooks are used as attachment organ to the host. The discovery of parasitic remains in Devonian fish fossils confirmed the hypothesis of Llewellyn (1982) on phylogeny of parasitic flatworms in fishes. These remains could have represented ancestors of flatworms Monogenea. The maximum number of the hooks 16 evidenced that. It is characteristic to primitive monogeneans (Boeger, Kritsky, 1993).

The specific location of parasitic remains in juvenile fish bodies indicates they presumable belonging to representatives of ectoparasites and endoparasites. Small sized acanthodians possessed small sized hook systems of parasitic helminthes; larger acanthodians exhibit the greatest in size hook systems. Hence, parasites might have spent all their life in a one host.

Altogether remains of 77 parasitic worms were found in 16 juveniles of placoderm and in 27 acanthodian skeletons, as well as two in one individual of crustacean. Almost half of the found acanthodians exhibit invasion of parasites. The Late Devonian shallow sea in deltaic regions in Early Frasnian time was largely inhabited and the presence of a great

number of infested fishes of at least two higher taxa of parasitic helminthes suggests of the high level of invasion.

The researched parasitic helminth remains in young fish bodies of placoderms and acanthodians are the oldest known fish parasites so far and represent the oldest host-parasitic associations ever found in the fossil record.

Acknowledgements



Research reported in the doctoral thesis was granted by Latvian Council of Science (Nr. 842; Nr. 01.0089; Nr. 02.0871; Nr. 05.1506) and supported by European Social Fund project “Support for Doctoral Studies at the University of Latvia” No 2009/0138/1DP/1.1.2.1.2/09/IPIA/VIAA/004 (2010/2011 academic year).

The author is grateful to scientific supervisor, Prof. E. Lukševičs for reviewing of the manuscript and fruitful discussions on the theme of this study, and to Prof. V. Kuršs for his great interest in my work. My large gratitude is to Mr. Jānis Upenieks for his long-term contribution to excavation of fossils, their preparation, photographing assistance and for joint effort in the first scientific publication, to Mrs. Velga Līce for contribution to excavation of fossils as well. I also wish to thank M.Sc. P. Beznosov (Institute of Geology, Komi SC, Syktyvkar) who made thin sections and photos of acanthodian scales and to M.Sc. V. Mikli (Tallinn University of Technology) for scanning electron microscope photos of fossil parasitic hooks and acanthodian scale covering.

Literatūras saraksts

References

- Beznosov, P.A. 2009. A redescription of the Early Carboniferous acanthodian *Acanthodes lopatini* Rohon, 1889. *Acta Zoologica*, 90 (Suppl.1):183-193. Stockholm.
- Boeger, W., Kritsky, D. 1993. Phylogeny and a revised classification of the Monogenoidea Bychowsky, 1937 (Platyhlminthes). *Systematic Parasitology*, 26: 1-32. Kluwer Academic Publishers.
- Boucot, A. 1990. *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo: p. 1-725.
- Chang, Kuo-Jui. 1965. New antiarchs from the Middle Devonian of Yunnan. *Vertebrata Palasiatica*, 9, 1, IX.
- Cloutier, R., Lelievre, H. 1998. Comparative Study of Devonian Fossiliferous Sites. 1-86. Paris.
- Conway, M.S. 1981. Parasites and the fossil record. *Parasitology*, 82, 489-509.
- Criswell, K., Downs, J., Daeschler, E.B. 2007. Mass mortality of juvenile placoderms (*Bothriolepis* sp.) from the Catskill Formation (Upper Devonian), Tioga County, Pennsylvania. Abstracts. Austin, Texas, USA.
- Denison, R. H. 1976. Acanthodii. In: H.-P. Schultze, ed., *Handbook of Paleichthyology*, 5, 1-62, Stuttgart - New York.
- Downs, J., Criswell, K., Daeschler, E.B. (in press). Mass mortality of juvenile antiarchs (*Bothriolepis* sp.) from the Catskill Formation (Upper Devonian, Famennian Stage), Tioga County, Pennsylvania. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*. USA.
- Eichwald, E. 1840 a. Die Tier- und Pflanzenreste des alten rothen Sandsteins und Bergkalks im Nowgorodschen Gouvernement. *Bull. Sci. Acad. Imper. Sci. St.Petersburg*, vol.7, N 6,7 p. 78-91.
- Eichwald, E. 1840 b. Geognostische Übersicht von Estland und den Nachbargegenden. *Neues Jahrb. Mineral., Geol., Paläontol.* S. 421-430.
- Esin, D., Ginter, M., Ivanov, A., Lebedev, O., Lukševičs, E., Avkhimovich, V., Golubtsov, V., Petukhova, L. 2000. Vertebrate correlation of the Upper Devonian and Lower Carboniferous on the East European Platform. *Corier Forschungsinstitut Senckenberg* 223, 341-359.
- Grey, J. 1988. Evolution of the freshwater ecosystem: the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 62 (1), 1-215.
- Gross, W. 1931. *Asterolepis ornata* Eichw. und das Antiarchi-Problem. *Paleontographica*, 75, 3-62.
- Gross, W. 1933. Die Fische des Baltischen Devons. *Palaeontographica*, 79 (A), 1-74.
- Gross, W., 1940. Acanthodier und Placodermen aus Heterostius-Schichten Estlands und Lettlands. *Ann.Soc.Reb.Univ.* 46, 1-88. Tartu.
- Gross, W., 1942. Fischfaunen des baltischen Devons und ihre biostratigraphische Bedeutung. *Korr.-Bl. Natuf.-Ver.* Riga, Bd.64, S. 373-436.
- Gross, W., 1965. Über die Placodermen-Gattungen *Asterolepis* und *Tiaraspis* aus dem Devon Belgiens und einen fraglichen Tiaraspis-Rest aus dem Devon Spitzbergens. *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, 16, 1-19.
- Heidtko, U. 1990. Studien über Acanthodes (Pisces: Acanthodii) aus dem saarpfalzischen Rotliegend (? Ober-Karbon - Unter-Perm, SW - Deutschland). *Pollichia-Buch*.19, 1-86.
- Hemmings, S.K. 1978. The Old Red sandstone antiarchs of Scotland: *Pterichthyodes* and *Microbrachius*. *Palaeontographical Society*, 131, 1-64, London.
- Ivanov, A. 1993. Frasnian vertebrate assemblages and zonation of the East European Platform. In Grigelis A., Jankauskas T.-R., Mertiniene R. (eds.) *Abstracts of the Second Baltic Stratigraphic Conference*. Vilnius, p. 27.
- Ivanov, A., Lukševičs, E., Upeniece, I. 1996. Squamous part of an asterolepid body. *Modern Geology*, .20 (3-4), 399-409. Amsterdam.
- Janvier, P. 1996. *Early Vertebrates*. Oxford. 1-393.

- Karatajūte, V.N. 1958a. Stratigraphicheskoye raspredelenije asterolepid Sovetskogo Soyuza. *Lietuvos TSR MA Darbai*, B, 4 (16), 143-150. Vilnius (Russian).
- Karatajūte, V.N. 1958b. Ob obraze zhizni predstaviteley sem. Asterolepididae (podkl. Pterichthyes). *Lietuvos TSR MA Geol. ir Geogr. Institutas, Geologija ir Geografija*, VIII, 258-270. Vilnius. (Russian with English summary.)
- Karatajūte-Talimaa, V.N. 1963. Rod *Asterolepis* iz devonskih otlozheniy Russkoj platformi. In: Grigelis A. & Karatajute-Talimaa V. (eds.) *The data of geology of Lithuania*, pp. 65-223. (Russian.)
- Karatajūte-Talimaa, V.N. 1966. Bothriolepids of Sventoji Regional Stage of the Baltics. In: Grigelis A. (ed.) *Palaeontology and stratigraphy of Baltics and Byelorussia*, Vilnius, pp. 191-279. (Russian.)
- Karatajūte-Talimaa, V.N. 1978. *Telodonti silura i devona SSSR i Shpitsbergenā*. Vilnius. 334 pp. (Russian.)
- Kuršs, V. 1975. *Lithologiya i polezniye iskopaemiye terrigenogo devona Glavnogo polya*. 216 pp. Zinātne, Rīga. (Russian with English summary.)
- Kuršs, V. 1986. Ryady facialnyh tipov osadkov i usloviya zahoroneniya rib v ranne-srednedevonskih basseinah Latvii. In *Biofacies and fauna of the Silurian and Devonian basins in the East Baltic*, pp. 61-72, Zinātne, Rīga. (Russian.)
- Kuršs, V. 1992a. Depositional environment and burial conditions of fish remains in Baltic Middle Devonian. In E.Mark-Kurik (ed.). *Fossil fishes as living animals*. Academia, 1, 251-260. Tallinn.
- Kuršs, V. 1992b. *Devonskoye terrigennoye osadkonakopleniye na Glavnom devonskom pole*. 208 pp. Rīga. (Russian.)
- Kuršs, V., Lyarskaya, L. 1973. *Tafonomiya ihtiofauni v glinah karjera Lode i nekotorije voprosi paleogeografiji Severnoj Latviyi v rannefranskoje vremja*. In: Problemi regionalnoij geologiji Pribaltiki i Belorussiji. C. 109-120. (Russian)
- Kuršs, V., Lukševičs E., Upeniece I., Zupiņš I. 1998. Upper Devonian clastics and associated fish remains in Lode clay quarry, Latvia (part I). *Latvijas Ģeoloģijas Vēstis*, 5, 7-19. Rīga (Latvian with English summary.)
- Kuršs, V., Lukševičs E., Upeniece I., Zupiņš I. 1999. Upper Devonian clastics and associated fish remains in Lode clay quarry, Latvia (part II). *Latvijas Ģeoloģijas Vēstis*, 6, 10-17. Rīga (Latvian with English summary.)
- Latvijas Universitāte, 1991. Par īpaši aizsargājamā ģeoloģiskā objekta izveidošanu. Latvijas Universitātes 13.08.1991. vēstule Nr. 5.3-21-1015 Vides aizsardzības komitejai. (Latvian)
- Lebedev, O. 1992. The latest Devonian, Khovian vertebrate assemblage of Andreyevka-2 locality, Tula Region, Russia. In E.Mark-Kurik (ed.). *Fossil fishes as living animals*. Academia, 1, 265-272. Tallinn.
- Llewellyn, J. 1982. Host-specificity and corresponding evolution in monogenean flatworms and vertebrates. *Memoires du Museum National d`Histoire Naturelle*. A, Zoologie, 123, 289-293.
- Long, J., Werdelin, L. 1986. A new Late Devonian bothriolepid (Placodermi, Antiarcha) from Victoria, with descriptions of other species from the state. *Alcheringa* 10, 355-399.
- Lukševičs, E. 1992. Palaeoichthyofauna of the Famennian brackish seas of the Baltic area. In E.Mark-Kurik (ed.). *Fossil fishes as living animals*. Academia, 1, 273-280. Tallinn.
- Lukševičs, E. 2001. The orbito-nasal area of *Asterolepis ornata*, a middle Devonian placoderms fish. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21 (4): 687-692.
- Lyarskaya, L. 1977. Noviye danniiye o *Asterolepis ornata* Eichwald iz rannefranskih otlozheniy Pribaltiki. In Menner V.V. (ed.) *Notes on phylogeny and systematic of fossil fish and agnathans*. Nauka publ., 36-44. Moscow. (Russian).
- Lyarskaya, L. 1981. *Pantsirnye rybi devona Pribaltiki. Asterolepididae*. Zinātne, 152 s. Riga. (Russian).
- Mark-Kurik, E. 1995. Trophic relations of Devonian Fishes. *Geobios, M.S.* 19, 121-123.

- Mark-Kurik, E. Blicek, A., Loboziak, S., Candiler, A. 1999. Miospore assemblage from the Lode member (Gauja Formation) in Estonia and the Middle-Upper Devonian boundary problem. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences*, 48 (2), 86-98.
- Marshall, J.E., Astin, T.R. 1996. An ecological control on the distribution of the Devonian fish *Asterolepis*. *Newsl. Stratigr.* 33 (3), 133-144.
- Marshall J.E.A., Plink-Björklund P., Mark-Kurik E. 2008. Recognition the Givetian Taghanic Event in the Devonian Baltic Basin and its importance as a high-resolution international correlation datum. In: Hints, O., Ainsaar, L., Männik, P., Meidla, T. (eds.). *The Seventh Baltic Stratigraphical Conference. Abstracts and Field Guide*. Geological Society of Estonia, Tallinn, p. 47.
- Meyen, S. 1987. *The principles of paleobotany*. Moscow, 403 c. (Russian)
- Miles, R.S. 1968. The Old Red Sandstone Antiarchs of Scotland: family Bothriolepididae. *Palaeontographical Society*, 122, 1-130. London.
- MK, 2001. Ministru Kabineta 2001.g. 17.aprīļa noteikumi Nr. 175, pielikums Nr. 45, Cēsu rajons. (Latvian)
- Obruchev, D.V. 1955. Works on the fossil fishes by L.S.Berg. Murzaev, E.M. (ed.): *Pamyati akademika L.S.Berga*. Sbornik rabot po geografii i biologii, pp. 127-137. AN SSSR, Moscow-Leningrad (Russian).
- Pander, C.H. 1857. Die Placodermen des devonischen Systems. St.Petersburg. S. 106.
- Panteleyev, N. 1992. New remigolepids and high armoured antiarchs of Kirgizia. *Academia*, 1, 185-191. Tallinn
- Poinar, G. 2003. A rhabdocoel turbellarian (Platyhelminthes, Typhlopanoidea) in Baltic amber with a review of fossil and sub-fossil platyhelminths. *Invertebrate Biology*, 122 (4), 308-312.
- Pontén, A., Plink-Björklund, P. 2007. Depositional environments in an extensive tide-influenced delta plain, Devonian Baltic Basin. *Sedimentology*, 54, p. 969-1006.
- Ritchie, A., Wang, S., Young, G., Zhang, G. 1992. The Sinolepidae, a Family of Antiarchs (Placoderm Fishes) from the Devonian of South China and Eastern Australia. *Records of the Australian Museum*, 44, 319-370.
- Schram, F. 1977. Paleozoogeography of Late Paleozoic and Triassic Malacostraca. - *Systematic Zoology*, 26, 367-379.
- Schram, F. 1980. Miscellaneous Late Paleozoic Malacostraca of the Soviet Union. *Journal of Paleontology* 54 (3), 542-547.
- Stensiö, E.A. 1931. Upper Devonian vertebrates from East Greenland. *Meddr.Gronland*, 86, 1-212.
- Stensiö, E.A. 1948. On the Placodermi of the Upper Devonian of East Greenland. 2. Antiarchi: subfamily Bothriolepinae. With an attempt at the revision of the previously described species of that sub-family. *Palaeozoologica Groenlandica*, 2, 1-622.
- Stinkulis, G. 2003. Geological and Geomorphological Nature Monuments of Latvia. Map and list of objects. State Geoloical Survey of Latvia.
- Wang, S. 1987. A new antiarch form from the Early Devonian of Guangxi. *Vertebr. PalAsiat.*, 25 (2), 81-90 (Chinese and English).
- Wang, J. 1991. Discovery of Asterosteidae from Lower Devonian in Eastern Yunnan. *Vertebr. PalAsiat.*, 29 (2), 162-164 [in Chinese with English summary].
- Watson, D.M.S. 1937. The acanthodian fishes. *Phil. Trans.Roy.Soc.London B*, 228, 49-146.
- Werdelin, L., Long, J. 1986. Allometry in the placoderm *Bothriolepis canadensis* and its significance to antiarch evolution. *Lethaia*, 19, 161-169.
- Young, G. 1983. A new antiarchan fish (Placodermi) from the Late Devonian of Southeastern Australia. *Journal of Australian Geology & Geophysics*, 8: 71-81.
- Young, G. 1984. An asterolepidoid antiarch (placoderm fish) from the Early Devonian of the Georgina Basin, Central Australia. *Alcheringa*, 8: 65-80.
- Young, G. 1988. Antiarchs (placoderm fishes) from the Devonian Aztec siltstone, southern Victoria Land, Antarctica. - *Palaeontographica*, A, 202, 1-125.

- Young, G., Gorter, J.D. 1981. A new fish fauna of Middle Devonian age from the Taemas/Wee Jasper region of New South Wales. Bureau of Mineral Resources of Australia, *Bulletin* 209, 83-147.
- Zajic, J. 2005. Permian acanthodians of the Czech Republic. Czech Geological Survey, *Special Papers*, 18, 1-58. Prague.
- Zhang, G.R., Wang, J.Q., Wang, N.Z. 2001. The structure of pectoral fin and tail of Yunnanolepididoidei, with a discussion of the pectoral fin of *Chuchinolepis*. *Vertebrata Palasiatica*, 39, 1, 1-13.
- Zhu, M., Janvier, P. 1996. A small antiarch, *Minicrania lirouyii* gen. et sp. nov., from the Early Devonian of Qujing, Yunnan (China), with remarks on antiarch phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (1), 1-15.
- Zidek, J. 1985. Growth in *Acanthodes* (Acanthodii: Pisces) data and implications. *Palaont. Z.*, 59 (1-2), 147-166, Stuttgart.

List of publications related to the doctoral thesis

Papers published in the scientifically cited issues:

1. Upeniece, I. 1995. New species of *Strunius* (Sarcopterygii, Onychodontida) from Latvia, Lode Quarry (Upper Devonian). In Lelievre H., Wenz S., Blicek A., Cloutier R. (eds). Premier vertebres et vertebres inferieurs. *Geobios Memoire Special*, M.S. 19, 281-284. Paris.
2. Upeniece, I. 1996. *Lodeacanthus gaujicus* n.g. et sp. (Acanthodii: Mesacanthidae) from the Late Devonian of Latvia. *Modern Geology*, vol. 20, n. 3-4, 383-398. Amsterdam.
3. Upeniece, I. 2001. The unique fossil assemblage from the Lode Quarry (Upper Devonian, Latvia). - *Mitteilungen aus dem Museum fur Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftliche Reihe*, 4, 101-119.
4. Upeniece, I., Upenieks J. 1992. Young Upper Devonian antiarch (*Asterolepis*) individuals from the Lode quarry, Latvia. In E.Mark-Kurik (ed.) *Fossil fishes as living animals*. Academia, 1, 167-176. Tallinn.
5. Upeniece I., Beznosov P. 2002. The squamation of mesacanthid *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece. *Proceedings of the International Symposium "Geology of the Devonian System"*, 122-124. Syktyvkar.
6. Ivanov, A., Lukševičs, E., Upeniece, I. 1996. Squamous part of an asterolepid body. *Modern Geology*, vol.20, n. 3-4, 399-409. Amsterdam.

Other research papers:

7. Upeniece, I. 1998. The first finds of fossil parasitic flatworms (Platyhelminthes). In Ginter M., Wilson M. (eds). Circum-Arctic Faunas and Facies. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 4, 53-55. Warsaw.
8. Upeniece, I. 1999. The sequence of disintegration of the body of *Asterolepis ornata* (Antiarchi) and associated taphocoenoses. In Lukševičs E., Stinkulis Ģ., Wilson M. (eds). Lower-Middle Palaeozoic Events Across the Circum-Arctic. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 5, 48-50. Riga.
9. Upeniece, I. 1999. Pirmie parazītisko plakantārpu atradumi fosīlā veidā. *Latvijas Ģeologijas Vēstis*, Nr. 7, 36.lpp. Rīga .
10. Upeniece, I. 2000. The unique fauna of Lode quarry (Devonian, Latvia). - Antoshkina A., Malysheva, E., Wilson M. (eds). Pan-Arctic Palaeozoic Tectonics, Evolution of Basins and Faunas. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 6, 127-133. Syktyvkar.
11. Upeniece, I. 2003. Distribution and biostratigraphy of the genus *Strunius* (Struniiformes, Sarcopterygii). In Schultze H.P., Lukševičs E., Unwin D. (eds). The Gross Symposium 2: Advances in Palaeoichthyology. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 7, p. 50. Riga.
12. Upeniece, I. 2005. Ontogenetic stages of the acanthodian *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece. In Hairapetian V., Ginter M. (eds). Devonian Vertebrates of the Continental Margins. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 8, 24-25. Yerevan.
13. Upeniece, I. 2005. Types of sutural connections in juveniles and adults of the placoderm *Asterolepis ornata*. In Ivanov A., Young G. (eds). Middle Palaeozoic Vertebrates of

Laurussia: Relationships with Siberia, Kazakhstan, Asia and Gondwana. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 9, 37-41. St.Petersburg.

14. Upeniece, I. 2007. Retention of juvenile stages of placoderm *Asterolepis ornata* in adults of other placoderms. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 10, 91-92. Uppsala.
15. Kuršs, V., Lukševičs, E., Upeniece, I., Zupiņš, I. 1998. Augšdevona klastiskie nogulumi un zivju atliekas Lodes mālu karjerā Latvijā (I daļa). *Latvijas Ģeoloģijas Vēstis*, Nr.5, 7.-19. lpp. Rīga.
16. Kuršs, V., Lukševičs, E., Upeniece, I., Zupiņš, I. 1999. Augšdevona klastiskie nogulumi un zivju atliekas Lodes mālu karjerā Latvijā (II daļa). *Latvijas Ģeoloģijas Vēstis*, Nr. 6, 10.-17. lpp. Rīga.

Conference abstracts and proceedings

International conferences and congresses:

1. Upeniece I., Upenieks J., 1989. Young Upper Devonian antiarch (*Asterolepis*) individuals from the Lode quarry, Latvia. *The 2nd International Colloquium on the Middle Palaeozoic Fishes*. Tallinn.
2. Upeniece I., 1991. Types of fossil fish taphocoenoses of the Lode Formation in Latvia. *The 1st Geological Conference of the Baltic Sea States*. Tallinn. Bulletin of the Geological Survey of Estonia. 1/1: p.13.
3. Upeniece I., 1993. New acanthodians (Acanthodiformes) from the Upper Devonian of Latvia. *The Gross Symposium of fossil fishes*, Göttingen, Germany.
4. Ivanov A., Lukševičs E., Upeniece I., 1993. Squamous part of asterolepid body and placoderm squamation. *The Gross Symposium of fossil fishes*, Göttingen, Germany.
5. Upeniece I., 1995. New species of *Strunius* (Sarcopterygii, Onychodontida) from Latvia, Lode Quarry (Upper Devonian). *8th International Meeting on Early Vertebrates/Lower Vertebrates*, Paris. Geobios Memoire Special, M.S. 19: 281-284.
6. Upeniece I., 1998. The first finds of fossil parasitic flatworms (Platyhelminthes). IGCP 406 meeting *Circum-Arctic Palaeozoic Faunas and Facies*. Warsaw. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 4: 53-55.
7. Upeniece I., 1999. Fossil record of parasitic helminths in fishes. *5th International Symposium on Fish Parasites*. Česke Budejovice.
8. Upeniece I., 1999. The sequence of disintegration of the body of *Asterolepis ornata* (Antiarchi) and associated taphocoenoses. IGCP 406 meeting *Lower-Middle Palaeozoic Events Across the Circum-Arctic*. Jūrmala/Rīga. *Ichthyolith Issues Spec. Publ.*, 5: 48-50.
9. Upeniece I., 2000. The unique fauna of Lode quarry (Devonian, Latvia). IGCP 406 meeting *Pan-Arctic Palaeozoic Tectonics, Evolution of Basins and Faunas*. Syktyvkar, Russia. *Ichthyolith Issues Special Publication*, 6: 127-133. Syktyvkar.
10. Upeniece I., 2001. Trophical relations of Lode organism assemblage, Lower Frasnian, Latvia. *Obruchev Symposium: Evolutionary palaeoichthyology*. Abstracts. Moscow. p. 45.

11. Upeniece I., Beznosov P., 2002. The squamation of mesacanthid *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece. *International Symposium "Geology of the Devonian System"*. Syktyvkar.
12. Upeniece I., 2002. *Asterolepis* (Placodermi): biogeography, biostratigraphy and habitat. *5th Baltic Stratigraphic Conference "Basin stratigraphy - modern methods and problems"*. Vilnius.
13. Beznosov P., Upeniece I., 2002. Acanthodiformes from the Gauja Regional Stage. *5th Baltic Stratigraphic Conference "Basin stratigraphy - modern methods and problems"*. Vilnius.
14. Upeniece I., 2003. Distribution and biostratigraphy of the genus *Strunius* (Struniiformes, Sarcopterygii). *The Gross Symposium 2: Advances in Palaeoichthyology*. Riga. Ichthyolith Issues Special Publication, 7: 50. Riga.
15. Upeniece I., 2005. Ontogenetic stages of acanthodian *Lodeacanthus gaujicus* Upeniece. IGCP 491 meeting *Devonian vertebrates of the continental margins*. Yerevan. Ichthyolith Issues Special Publication, 8: 24-25.
16. Upeniece I., 2005. Types of sutural connections in juveniles and adults of placoderm *Asterolepis ornata*. IGCP 491 meeting *Middle Palaeozoic Vertebrates of Laurussia: Relationships with Siberia, Kazakhstan, Asia and Gondwana*. St.Petersburg. Ichthyolith Issues Special Publication, 9: 37-41.
17. Upeniece I., 2006. Development of exoskeleton of placoderm *Asterolepis ornata* (Frasnian, Latvia). *2nd International Palaeontological Congress*. Beijing. *Ancient life and modern approaches*. p. 340-341.
18. Upeniece I., 2007. Retention of juvenile stages of placoderm *Asterolepis ornata* in adults of other placoderms. *40th Anniversary Symposium on Early Vertebrates/Lower Vertebrates*. Uppsala. Ichthyolith Issues Special Publication, 10: 91-92.
19. Upeniece I. 2011. Development of mesacanthid *Lodeacanthus gaujicus* and comparison with other Acanthodiformes. *2nd International Symposium on Early and Lower Vertebrates*. Dallas, USA. Ichthyolith Issues Special Publication, 12: 50-51.

Scientific conferences of the University of Latvia:

1. Upeniece I., 1990. Jaunākie paleontoloģiskie atradumi Lodes karjerā. *LU 49.zin.konf.* Rīga.
2. Upeniece I., Upenieks J., 1991. Lodes svītas organismu atliekas. *LU 50. zin.konf.* Rīga.
3. Ivanovs A., Lukševičs E., Upeniece I., 1993. Asterolepīdu zvīņojums. *LU 52.zin.konf.* Rīga.
4. Upeniece I., 1995. Jauna devona fosīlo zivju ģints *Lodeacanthus* un tās ontogēniskās attīstības stadijas. *LU 54. zin.konf.* 59.-60.lpp. Rīga.
5. Upeniece I., 1996. Jauna devona bārkšspuru zivju suga *Strunius kurshi* sp.nov. *LU 55.zin.konf.* 49.-50.lpp. Rīga.
6. Upeniece I., 1999. Pirmie parazitisko plakantārpu (Platyhelminthes) atradumi fosilā veidā. *LU 57.zin.konf.* Zeme. Daba. Cilvēks. 140.-143.lpp. Rīga.

7. Upeniece I., 2002. Devona bruņuzivju (ģints *Asterolepis*) pārstāvju paleoģeogrāfiskā izplatība un stratigrāfiskā nozīme. *LU 60. zin.konf.* 186.-187.lpp. Rīga.
8. Upeniece I., 2005. Devona paleoekosistēmas trofiskā struktūra deltu zonā. *LU 63.zin.konf.* Ģeogrāfija. Ģeoloģija. Vides zinātne. 159.-160.lpp. Rīga.
9. Upeniece I., 2009. Devona bruņuzivju *Asterolepis ornata* mazuļi un to attīstības stadijas. *LU 67.zin.konf.* Ģeogrāfija. Ģeoloģija. Vides zinātne. 256.-258.lpp. Rīga.
10. Upeniece I., 2010. Latvijas vidējā un vēlā devona akantodes. *LU 68. zin.konf.* Ģeogrāfija. Ģeoloģija. Vides zinātne. 380.-383.lpp. Rīga.
11. Upeniece I., 2011. Akantožu (Mesacanthidae) ontoģenēze. *LU 69. zin.konf.* Ģeogrāfija. Ģeoloģija. Vides zinātne. 389.-391.lpp. Rīga.

Curriculum Vitae (CV)

IEVA UPENIECE

Education:

State University of Latvia, Faculty of Geography (1988).

University of Latvia, Faculty of Geography; M.Sc. geol. (1995).

University of Latvia, Faculty of Geography; Doctoral Programme (1999).

Professional experience:

1981-1986 Complex Expedition of Geological Research, technician.

1987-1988 VNIIMORGEO, Department of Geology of Latvia, assistant.

1989-2008 University of Latvia, Institute of Geology, assistant and scientific assistant.

2008-2009 University of Latvia, Faculty of Geography and Earth Sciences, scientific assistant.

Scientific activities

Participation in research projects

Research grants allotted by the Latvian Council of Science:

Grant “The correlation of the Upper Devonian deposits of Latvia with the International stratigraphical standard” (1993-1995).

Grant 831 “The taxonomic and stratigraphical revision of the main Palaeozoic faunal groups of the Latvia” (1996-1998).

Grant 01.0089 “Reconstruction of the Late Givetian-Early Frasnian biota of the Main Devonian Field” (1999-2001).

Grant 02.0871 “Studies of the Devonian vertebrates from Baltic in palaeogeographical and palaeoecological aspects of evolution of early tetrapods” (2002-2004).

Grant 05.1506 “Palaeogeography and evolution of environment of the Baltic paleobasin in the Middle Palaeozoic” (2005-2008).

Grant 09.1032 “Sea level changes, climate and events in the Late Devonian of Latvia” (2009).

International research projects:

International Geological Correlation Programme project IGCP 328 “Palaeozoic microvertebrate biochronology and global marine/non-marine correlation” (1991-1996, participant)

International Geological Correlation Programme project IGCP 406 “Circum-Arctic Lower-Middle Palaeozoic Vertebrate Palaeontology and Biostratigraphy” (1996-2000, participant).

International Geological Correlation Programme project IGCP 491 “Middle Palaeozoic Vertebrate Biogeography, Palaeogeography and Climate” (2003-2007, participant).

Participation in scientific conferences

In total 30 presentations at 17 international conferences, symposia and congresses, and at 11 local conferences.

Publications

Scientific publications: 16 (five of them – coauthored).

Published proceedings and abstracts of scientific conferences: 30.

Other publications: 4

Organizatorial activities

Member of the 3 organising committee:

Lower-Middle Palaeozoic Events Across the Circum-Arctic. A joint Baltic Stratigraphical Association / UNESCO-IGCP 406 Project meeting. Jūrmala, 1999.

The Gross Symposium 2: Advances in Palaeoichthyology. Rīga. 2003.

8th Baltic Stratigraphical Conference. Rīga. 2011.

Scholarships

Support grant of the Doctoral programme of Latvian Council of Science No 842 (1996-1999).

Scholarship by the European Social Fund project “Support for Doctoral Studies at the University of Latvia” No 2009/0138/1DP/1.1.2.1.2/09/IPIA/VIAA/004 (2010/2011 academic year).