

УДК 567.433:551.735.2(477.84)

В.К. Войчишин

**ОСОБЛИВОСТІ ПОШИРЕННЯ ФАУНИ ХРЕБЕТНИХ У РАННЬОМУ
ДЕВОНІ ПОДІЛЛЯ**

Войчишин В.К. Особенности распространения фауны позвоночных в раннем девоне Подолья // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 205-218.

Проанализирована последовательность ископаемых ихтиокомплексов в отложениях нижнего девона Подолья. Состав этих комплексов зависит как от тенденций эволюционного развития ихтиофауны, так и от фациальных условий образования вмещающих отложений.

Voichyshyn V.K. Peculiarities of vertebrate fauna distribution in Early Devonian of Podolia // Proc. of State Nat. Hist. Museum // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 205-218.

The succession of fossil fish assemblages in Podolian Lower Devonian deposits is analyzed. The composition of these assemblages depended on the both evolutionary trends of fish fauna development and favourableness of facial conditions under which corresponding deposits were formed.

Фауна безщелепних та риб у ранньодевонському палеобасейні Поділля була зосереджена головним чином у прибережному мілководді, річкових дельтах та лагунах. Серед відомих на сьогодні (близько 80) форм девонської іхтіофауни Поділля, ймовірно, немає жодного мешканця відкритих морських просторів. Це зумовлено двома основними причинами. По-перше, видове розмаїття та щільність населення пелагіалі представниками іхтіофауни, очевидно, як і в наш час, були суттєво меншими, ніж прибережних вод (Бон і Мур [23] оцінюють видове багатство іхтіофауни відкритого океану в 2,5 тис. видів, тоді як у мілководних зонах мешкає близько 11 тис. видів). По-друге, дуже невеликою є ймовірність виявлення решток мешканців відкритих морських просторів, оскільки вони розсіювалися на значній площі глибоководних ділянок дна, і мали менше шансів вціліти, зокрема через те, що дія біо- та абіотичних факторів руйнування могла бути тривалішою в порівнянні з мілководдям внаслідок помітно меншої швидкості осадонагромадження у глибоководних умовах.

Незважаючи на порівняно високий рівень видового ендемізму іхтіофауни, яка існувала на Поділлі у ранньодевонський час [7], всім восьми видам телодонтів властиве досить значне поширення. Рештки *Turinia pagei* відомі, крім Поділля, з девонських відкладів Волині, Брестської западини, Прибалтики, Великобританії, Шпіцбергена, Північної Землі, *T. polita* – з Волині, Прибалтики, Великобританії, Канадської Арктики, *Nikolivia oervigi* – з Литви, Великобританії та Шпіцбергена, *N. elongata* – з Брестської западини, Прибалтики, Росії, Шпіцбергена, Канадської Арктики, *N. balabayi* – з Литви та Росії, *Gampsolepis insueta* – з Тімано-Печорського регіону Росії, *Apalolepis obruczewi* – з Литви та Шпіцбергена, і *A. brotzeni* – з Литви [12]. Поширення телодонтів, тіло яких за всіма морфофункціональними ознаками було пристосоване до проживання на мілководді, відбувалося, очевидно, вздовж прибережної зони. Слід, однак, брати до уваги, що рештки телодонтів, як правило,

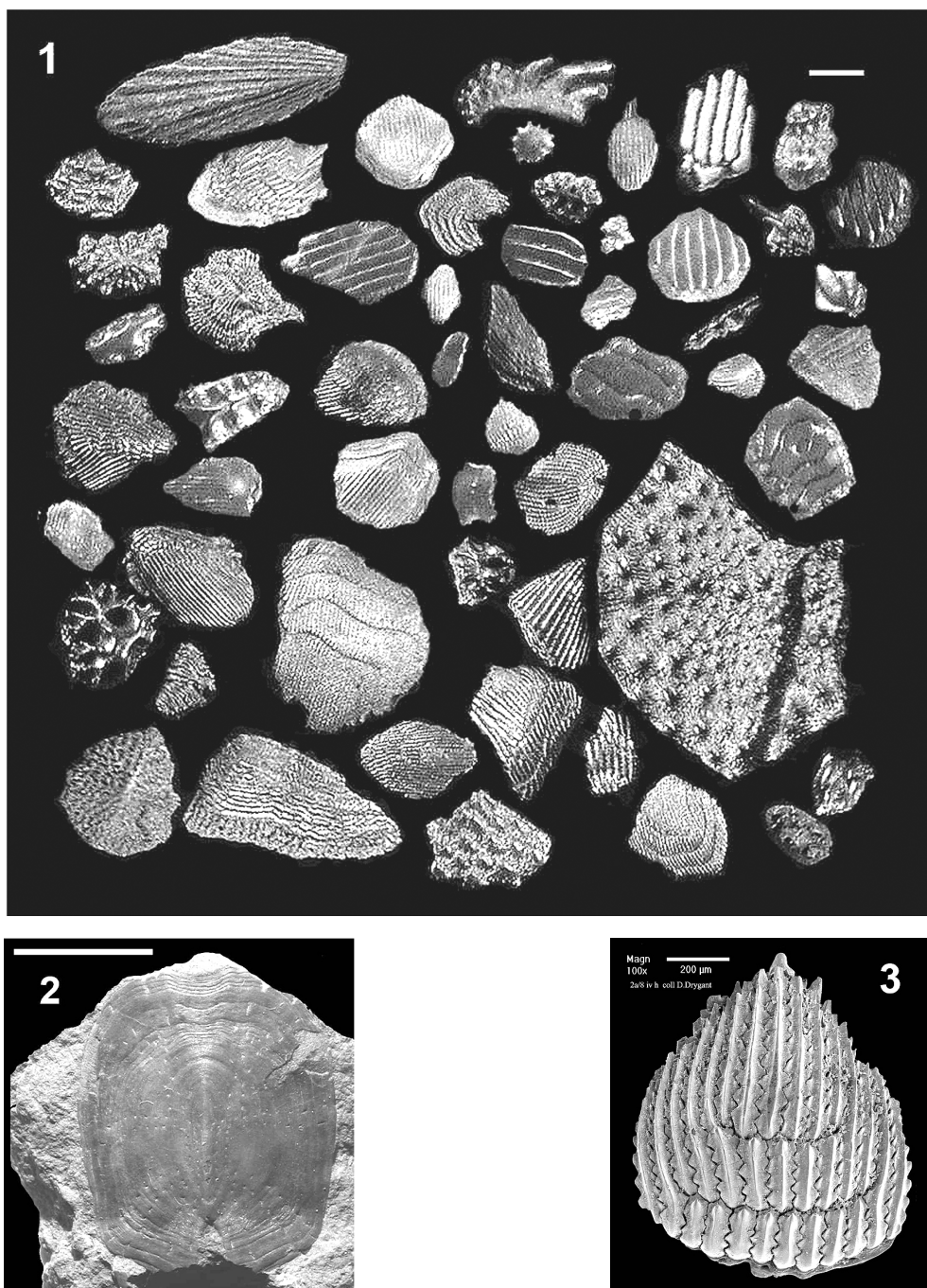
зберігаються у вигляді луски (шкірних зубчиків), а ідентифікація виду лише за такими мікрорештками завжди залишає місце для сумнівів у її достовірності [2, 14]. Характерно, що саме види-космополіти представлені у відкладах мікрорештками.

Стан збереженості викопного матеріалу та його інтерпретація. Склад та кількісні характеристики викопної іхтіофауни, точніше було б сказати – тафофауни (тобто тієї частини палеофауни, яка збереглася у вигляді скам'янілостей), залежать, в першу чергу, від фаціальних умов утворення вміщуючих відкладів [7]. Тільки після врахування цього фактора можна аналізувати власне ступінь розквіту (багатство) тієї чи іншої викопної фауни, а також тенденції її розвитку.

На оцінку викопної фауни значною мірою впливає ступінь збереженості скам'янілостей. Головним чинником тут виступають зазначені вище фаціальні умови утворення відкладів. Так, що стосується стану збереженості екзоскелету (панцирних покрівів), то найкраще збереглися рештки іхтіофауни з морських карбонатних відкладів (чортківський і, особливо, іванівський горизонти; Табл. I, фіг. 1-3, Табл. II, фіг. 3-4). Однак, переважна більшість цих решток представлені дрібними фрагментами панцира або лускою, тобто мікрорештками (Табл. I, фіг. 1, 3, Табл. II, фіг. 3-4). Класифікація подільських викопних агнат (за винятком телодонтів) базується на морфології макрорешток (панцирів, щитів та їхніх частин). Зазвичай викопний матеріал не дозволяє поєднати вивчення макро- та мікрорешток, які стосувалися б одного і того ж зразка. Тому мікрорештки панцирних агнат, як правило, не надаються до визначення на родинному та нижчих таксономічних рівнях.

В нижній частині дністровської серії (устечківська – низи хмельівської світи), де рештки часто захоронялись у глинистих відкладах (аргілітах), трапляються більш чи менш повні панцирі агнат з різним ступенем пошкодження екзоскелету. Такі зразки ідентифікуються до виду, незважаючи на те, що стан їхнього екзоскелету гірший, ніж у попередньому випадку, проте практично не надаються до мікроскопічного вивчення (Табл. III, фіг. 1-4). Саме цей матеріал, в силу своєї ідентифікабельності, дає змогу говорити про багатство іхтіофауни в час осадонадгромадження відкладів нижньої частини дністровської серії. Вище за розрізом (решта хмельівської та стрипська світа), де костеносні горизонти зосереджені у пісковиках, а шлях решток іхтіофауни до місця остаточного захоронення був тривалішим, останні представлені обкатаними ядрами щитів чи крупних пластинок панцира з, як правило, повністю стертим екзоскелетом (Табл. IV, фіг. 1-4). Тут, однак, спостерігаються ознаки небагатої, але високоспеціалізованої фауни, і визначення можливе принаймні до родового рівня.

Чіткою також для девонської іхтіофауни є кореляція між величиною панцирів та ступенем їхнього пошкодження у викопному стані. Опуклі щити великих остеоостраків, наприклад *Zenaspis podolica*, дуже рідко трапляються непошкодженими, тобто такими, що зберегли свою природну форму [30]. Часто вони просто потрошені. В меншій мірі це стосується щитів *Pattenaspis rogalai*, виду, значно меншого за розмірами і одного з найчисленніших у девонській фауні Поділля. Що ж стосується щитів найменшого (3 см довжиною) з відомих досі остеоостраків Поділля, *Mimetaspis concordis* (Табл. III, фіг. 4), то вони взагалі не демонструють зазначеного характеру пошкоджень.



Таблиця I

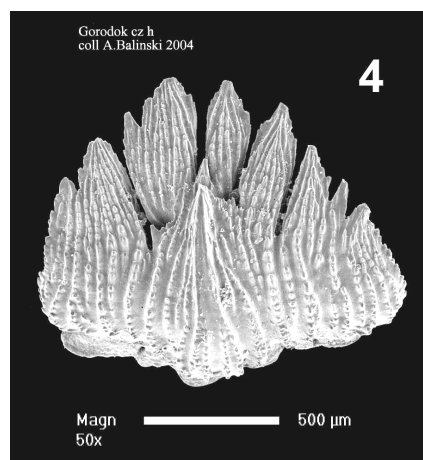
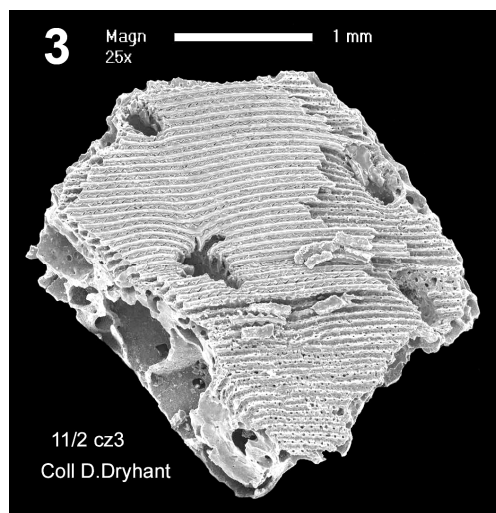
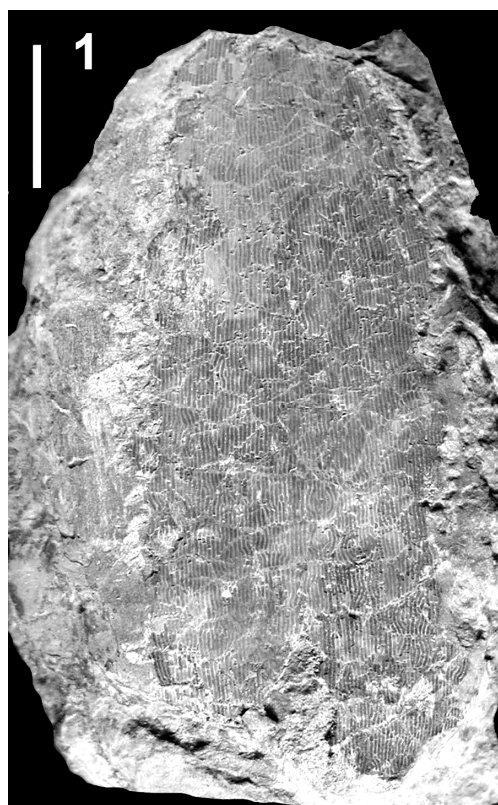
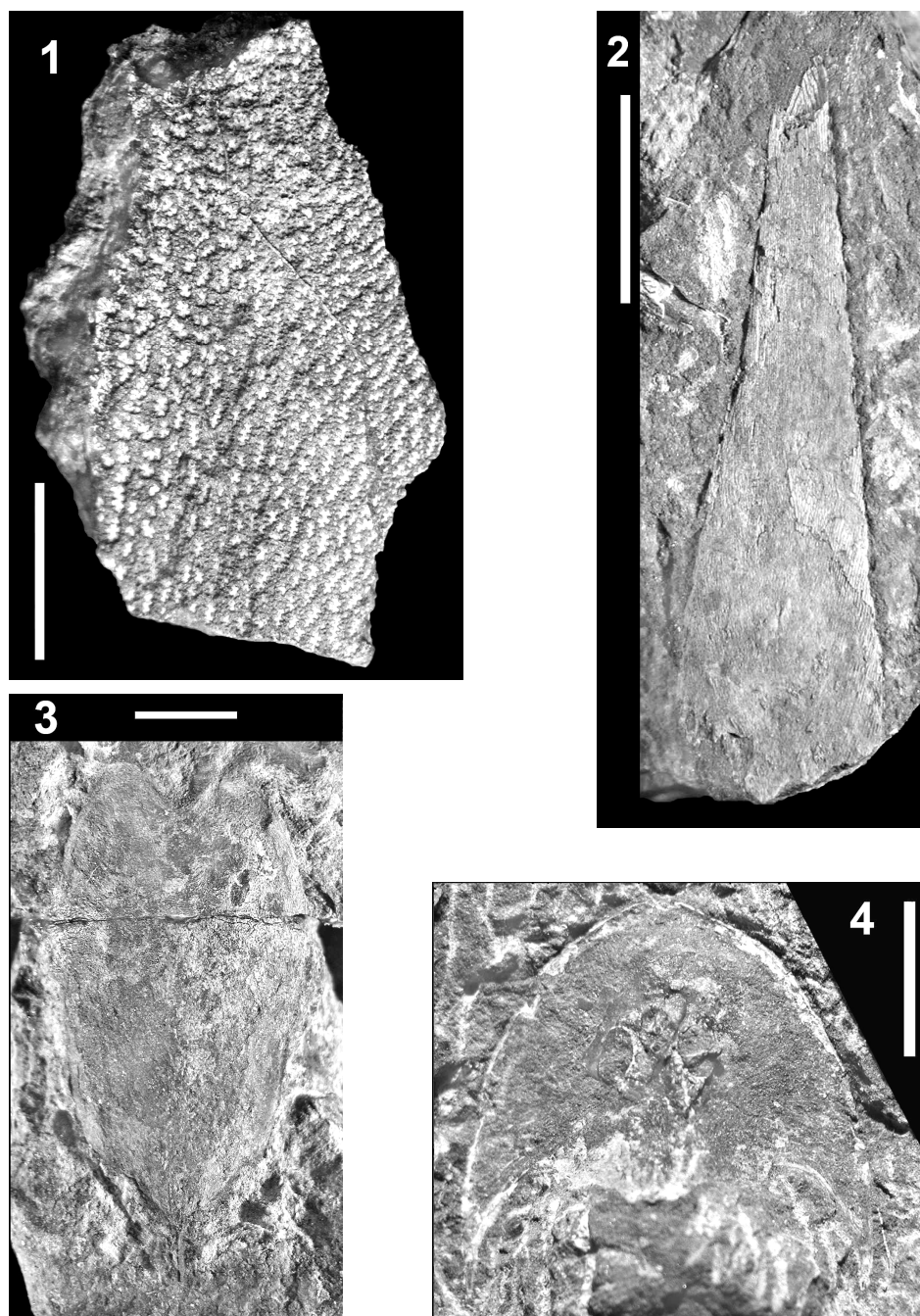


Таблица II



Таблиця III

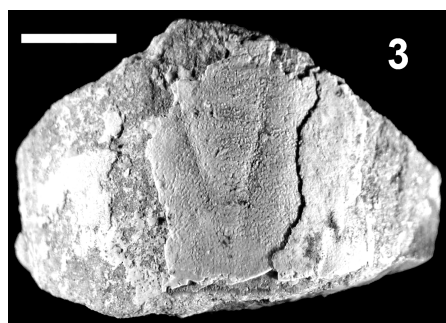
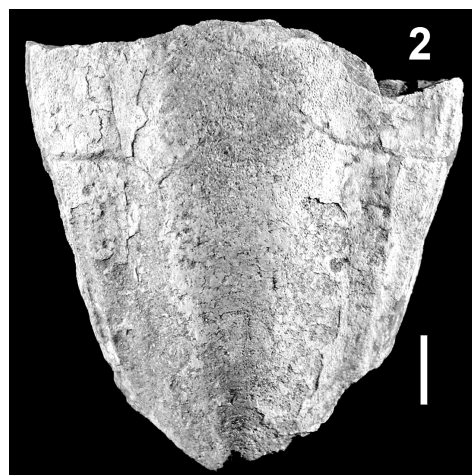


Таблица IV

Підписи до таблиць:**Табл. I:**

Фіг. 1. Луска, тессери, інші елементи панцирів девонської іхтіофауни Поділля зі збірки мікрорешток колекції "Викопні риби" (фонди ДПМ); відклади тиверської серії. Мірна лінійка = 1 мм.

Фіг. 2. Добре збережений дорзальний щит молодшої особини *Pteraspidoidei* gen. et sp. indet., BP.566; Ягільниця Стара, іванівський горизонт тиверської серії. Мірна лінійка = 1 см.

Фіг. 3. Луска *Pteraspidoidei* зі збірки мікрорешток; BP.1550-5, іванівський горизонт тиверської серії. Мірна лінійка = 200 мкм.

Табл. II

Фіг. 1. Пластинка панцира *Corvaspis kingi*; BP.568, Тернопільська обл., Заліщицький р-н, с. Добрівляни, л.б. Дністра, іванівський горизонт тиверської серії. Мірна лінійка = 1 см.

Фіг. 2. Ядро вентрального щита *Pteraspidoidei* gen. et sp. indet; BP.635a, Тернопільська обл., Заліщицький р-н, с. Городок, л.б. Дністра, чортківський горизонт тиверської серії. Мірна лінійка = 1 см.

Фіг. 3. Фрагмент панцира *Pteraspidoidei* gen. et sp. indet; BP.1542-6, чортківський горизонт тиверської серії. Мірна лінійка = 1 мм.

Фіг. 4. Луска *Polymerolepis whitei*; BP.1547-13, Тернопільська обл., Заліщицький р-н, с. Городок, л.б. Дністра, чортківський горизонт тиверської серії. Мірна лінійка = 500 мкм.

Табл. III

Фіг. 1. Фрагментарний відбиток пластинки *Weigeltaspis brotzeni*; BP.1313, Тернопільська обл., Заліщицький р-н, с. Добрівляни, л.б. Дністра, іванівський горизонт тиверської серії.

Фіг. 2. Ростральна пластинка *Belgicaspis* (?) *crouchi*; BP.1232, Тернопільська обл., Заліщицький р-н, с. Устечко, л.б. Дністра, низи хмельівської світи дністровської серії.

Фіг. 3. Дорзальний щит "*Pteraspis*" *angustata*; BP.184, Тернопільська обл., Заліщицький р-н, с. Устечко, л.б. Джурина, устечківська світа дністровської серії.

Фіг. 4. Головотулубний щит *Mimetaspis concordis*; BP.982, Тернопільська обл., Заліщицький р-н, с. Устечко, л.б. Дністра, низи хмельівської світи дністровської серії.

Мірна лінійка на всіх зображеннях = 1 см.

Табл. IV

Фіг. 1. Часткове ядро панцира *Althaspis sapovensis* з дорзальної сторони; BP.582, Тернопільська обл., Бучацький р-н, с. Заривинці, стрипська світа дністровської серії.

Фіг. 2. Задня частина ядра вентрального щита *Euoprotaspis arnelli*; BP.1414, Тернопільська обл., Бучацький р-н, с. Сапова, стрипська світа дністровської серії.

Фіг. 3. Фрагмент ядра передньої частини вентрального щита *Althaspis* sp. зі слідами посторального сенсорного каналу; BP.1177, Тернопільська обл., Бучацький р-н, с. Сапова, стрипська світа дністровської серії.

Фіг. 4. Відбиток вентральної поверхні ростральної пластинки *Pteraspidoidei* gen. et sp. indet.; BP.197, Тернопільська обл., Бучацький р-н, с. Чехів, стрипська світа дністровської серії.

Мірна лінійка на всіх зображеннях = 1 см.

Геологія. На території Волино-Поділля виходи відкладів нижнього девону на поверхню спостерігаються лише вздовж берегових схилів Дністра та його лівих приток. Залягання девонських відкладів в цілому збігається з нахилом всього палеозойського комплексу порід на захід – південний захід.

Тиверська серія в стратотиповому розрізі на Дністрі – це товща сіроколірних аргілітів і глинистих мергелів, а у верхній частині – і алевролітів з проверстками кристалічних органогенних вапняків. Вгорі породи все більше збагачуються домішками алевро-піщаного матеріалу і місцями мають нерівномірне червонувато-буре забарвлення. Ця поступова зміна літофаціального характеру відкладів за часом супроводжується відповідною якісною зміною складу органічного світу: багаті ранньотиверські брахіоподові комплекси своїм панівним положенням поступаються в середній частині розрізу пелециподам і тентакулітам, а у верхній – порівняно дрібним формам пелеципод і великим остракодам (лепердиціям), скупчення яких також утворюють органогенні проверстки. Поряд з цим вапнистість та морська фауна з розрізу зовсім зникають і тиверська серія змінюється червоноколірними пісковиками дністровської серії [19].

Палеогеографічна обстановка. Територія Волино-Поділля в силурійському періоді була шельфовою зоною великого геосинклінального моря, поширеного на захід – південний захід від Східноєвропейської платформи. На Поділлі в кінці силуру (скальський час) відбулося значне обміління моря внаслідок підняття території. Послідовне підняття кінця силуру майже раптово змінюється на послідовні значні опускання території, що протягом майже всього борщівського часу компенсується осадонагромадженням. Відклади борщівського часу характерні для моря з нормальною солоністю і багатою фауною брахіопод, серед яких є види значного географічного поширення.

Обмін фауною міг тривати до початку раннього девону, коли море Волино-Поділля поступово втрачає зв'язки з басейном південної Прибалтики, які були протягом всього раннього палеозою, від кембрію до силуру включно. Починаючи з кінця борщівського, і протягом всього наступного часу (чортківського та іванівського) аж до кінця тиверу і далі, осадонагромадження на території Волино-Поділля поступово починає переважати над опусканням, від чого море тут поступово міліє. Відбувається також поступове його розпріснення – результат надходження у прибережні мілини прісних наземних вод [19].

На початку дністровського часу відбувається поступове опріснення вод тимчасових водойм, які втратили зв'язок з морем. В устечківський час переважає лагуново-дельтова обстановка осадонагромадження і середня інтенсивність надходження теригенного матеріалу, в принесенні якого постійне і суттєве значення має еоловий фактор. Осадонагромадження у хмелівський час відбувалось, ймовірно, в умовах проточних озер, які періодично оживлялись напливом вод з області зносу, поступово перетворюючись в широкі русла рік, які мігрували, часом змінюючи свій напрямок. Найбільший розвиток алювіальних руслових фацій, які також виникають на фоні проточних озер спостерігається в розрізі стрипської світи [13].

Морські відклади силуру (глибоководні фації). Найдавніші рештки іхтіофауни на Поділлі на даний час представлені у верхах скальського горизонту силуру фрагментом панцира *Irregulareaspis skalskiensis* з Дністрового [15] та

нечисленними шкірними зубчиками акантод (Pisces) з Мишківців. Водночас вони представляють найдавніші рештки хребетних тварин з території України.

Відносна рідкість знахідок і бідність видового складу силурійської іхтіофауни на Поділлі зумовлена, як це вже зазначалось вище, їхньою фаціальною приуроченістю [7]. Наприкінці силуру (скальський час) відбулося значне обміління моря внаслідок підняття території. Не виключено, що ця обставина і зробила можливими перші знахідки решток іхтіофауни. У зв'язку з цим вивчення відкладів верхнього силуру Поділля на предмет виявлення нових знахідок іхтіофауни уявляється перспективним.

Морські відклади девону (шельфові фації) [нижня частина тиверської серії].

На межі силурійського та девонського періодів режим глибин палеобасейну почав зазнавати змін – з одного боку спостерігаються значні опускання території палеобасейну, з іншого – ці опускання компенсуються осадоагромадженням. Проте у відкладах борщівського горизонту – найстаршого підрозділу нижнього девону, знайдені лише нечисленна луска телодонтів, шкірні зубчики та плавцеві шипи акантод. Слід зазначити, що всі рештки іхтіофауни з цих відкладів представлені мікрорештками.

З обмілінням палеобасейну кількість та розмаїтість решток вертебрал у відкладах зростають [7]. З'являються нові таксони, в тафокомплексах відмічені дрібні пластинки артродір (*Tyriolepis radiata*) і луска *Polymerolepis whitei* (кл. Chondrichthyes) (Табл. II, фіг. 4). Циатаспіди чортківського часу представлені вже макрорештками – фрагментарно збереженими щитами *Seretaspis zychi* (єдиний відомий екземпляр) та *Poraspis sturi* [15].

Перші знахідки подільських птераспід, причому, як у вигляді луски та фрагментів панцира (Табл. II, фіг. 3), так і макрорешток – ядер дорзальних та вентральних щитів (Табл. II, фіг. 2) теж належать до чортківських відкладів. А. Блік ([22]: фіг. 23) наводить зображення добре збереженого зразка *Larnovaspis kneri*, що належить колекції Інституту геології та географії Литви (Вільнюс) і походить з Городка. Ймовірно, вказівки з чортківського горизонту знахідок *Pteraspis* (= *Larnovaspis*) (?) *kneri* [17], *Pteraspis* (= *Podolaspis*) *lerichei* та *Pteraspis* (= *Larnovaspis*) *major* [20] стосуються цього зразка і подібних (неопублікованих) матеріалів. Тим не менше, у морських відкладах дуже рідкісні рештки птераспід, які збережені достатньо для встановлення видової належності. З решток інших гетеростраків тут відмічені окремі тессери *Traquairaspis* (можливо, *Lepidaspis*) sp. ind. З цього ж горизонту в списках фауни вперше вказуються рештки остеостраків [7].

Морські відклади девону (прибережні мілководні фації) [верхня частина тиверської серії]. Відклади іванівського горизонту формувалися у прибережній зоні мілководного моря, яке поступово починало опріснюватись [13]. Для них характерна вже досить численна і розмаїта іхтіофауна, в першу чергу, циатаспід, відомих в кількості 6 видів [7]. Ні до, ні після цього циатаспіди не були представлені на Поділлі в такому розмаїтті. Єдиний представник подільських корваспід, *Corvaspis kingi* (Табл. II, фіг. 1), трапляється лише в іванівському горизонті. Вперше для цього горизонту виявлено також макрорештки *Weigeltaspis brotzeni* (Табл. III, фіг. 1).

Поширення птераспід у відкладах іванівського горизонту, наскільки це відомо на сьогоднішній день, вже описано в літературі [7, 15]. Варто лише додати, що все ще не знайдено однозначної відповіді на питання про присутність на Поділлі *Belgicaspis crouchi*, який є однією з провідних зональних форм у кореляційних схемах нижнього девону Західної Європи. Прийнято вважати [15, 18], що він поширений в іванівських відкладах, а пізніше переходить у низи дністровської серії. Досі цей вид відомий на

Поділлі "за поодинокими фрагментарними знахідками", і описаний [15] за деформованою ростральною пластинкою з Печірної. Можливо цією ж частиною панцира *Belgicaspis* представлений і у колекції ДПМ (Табл. III, фіг. 2). А. Блік [22] відносить до *Rhinopteraspis* (= *Belgicaspis*) *crouchi* деякі з дорзальних щитів, що зображені в старих публікаціях В. Зиха [32] та Ф. Бротцена [24] і походять з верхів іванівського горизонту – низів устечківської світи. Подібні щити знайдені в Устечку (в низах хмельівської світи) і визначені як "*Pteraspis*" *angustata* (Табл. III, фіг. 3) [29]. Можливо зазначені ростральні пластинки та дорзальні щити є складовими панцира *Belgicaspis crouchi*. Однак для вирішення цього питання бракує знахідок, які демонстрували б зчленований панцир тварини, а не поодинокі його елементи. Тим часом слід констатувати, що досі не знайдено решток, які можна було б розглядати, як незаперечний доказ присутності *Belgicaspis crouchi* у подільській іхтіофауні.

Серед мікрорешток у вапняках іванівського горизонту відмічено велику кількість решток птераспід у вигляді луски (Табл. I, фіг. 3) та фрагментів панцира, однак, поки що їх не вдається прив'язати до відомих на Поділлі таксонів видового або родового рангів.

Найдавнішим видом з цефаласпід Поділля наразі є єдиний їхній представник у іванівській іхтіофауні *Parameteoraspis dobrovlensis* [1], названий за місцем знахідки.

У відкладах іванівського горизонту найбільшої кількості та розмаїтості в порівнянні з іншими частинами розрізу досягають телодонти та риби [7, 10, 11, 12].

Слід зауважити, що ранньодевонські відклади з рештками іхтіофауни в басейні середньої течії Серету (одна з найбільших приток Дністра на Поділлі) формувалися в іванівський час, однак в умовах, аналогічних умовам дністровського часу (опріснені лагуни чи озера). Тому до складу (скорше прісно- ніж солоноватоводної) іхтіофауни іванівського часу належать птераспід *Alaeckaspis verbivciensis*, *Zascinaspis heintzi*, *Larnovaspis mogielnensis*, *Djurinaspis* sp., а також *Pattenaspis rogalai* – з остеоостраків, та *Ericaspis zychi* – з плакодерм.

Теригенні відклади девону (фації прісних або опріснених водойм). На зміну глинисто-вапняковим утворенням іванівського горизонту з настанням дністровського часу приходять теригенні червоноколірні аргіліто-алевролітові та піщані відклади.

Відклади устечківської світи накопичувалися в умовах опріснених прибережних лагун [13], і містять рештки порівняно багатой іхтіофауни. Втім, зі складу гетеростраків ціатаспід випадають майже повністю, залишається лише *Poraspis sturi*. Птераспіді представлені не менше, ніж п'ятьма видами [7]. Твердження, що з устечківськими відкладами пов'язані перші знахідки *Brachipteraspis latissima* [15], не підтверджується фактичним матеріалом [5].

Хоча рештки остеоостраків загалом трапляються рідше від птераспідних [6], в устечківській світі вони розмаїті як за чисельністю, так і за видовим складом. Згадані відклади містять скам'янілості 10, можливо, 11 видів [7]. Серед решток остеоостраків з Городниці під питанням ідентифіковано *Machairaspis* sp. [27]. Можливо, до цього ж віку приурочений і *Tegaspis waengsjoei*, рештки якого знайдені у Застіночному [21]. *Machairaspis* і *Tegaspis* цікаві зокрема тим, що мають споріднені форми у фауні Шпіцбергена.

Незважаючи на те, що в устечківських відкладах знайдено луску представників родів *Turinia* та, можливо, *Nikolivia* [11], точніше відстежити дальший розвиток фауни телодонтів на Поділлі складно через проблеми отримання належно збереженого матеріалу [7].

З плакодерм для устечківської світи характерні *Ericaspis zychi* та *Kujdanowiaspis podolica*. Рештки обох видів трапляються і вище, у хмельівській світі [26].

Відмічено різницю між фауністичними комплексами низів (приблизно межа між устечківською та хмелівською світами) та середини (низи хмелівської світи) розрізу на лівому березі Дністра на північний захід від Устечка, яка полягає у зникненні з молодшого комплексу решток циатаспід [7, 16]. За сукупністю відомих на сьогодні даних однією з ознак межі між устечківською та хмелівською світами можна вважати зникнення з розрізу решток пораспід.

Низи хмелівської світи (Устечко, лівий берег Дністра) відзначаються великою кількістю решток вертебрал. Біля підосви світи відомі представники родів *Poraspis*, *Pavloaspis*, *Ukrainaspis*, трохи вище — *Alaeckaspis*, *Dnestraspis*, "*Pteraspis*", *Weigeltaspis*, *Zychaspis*, *Mimetaspis*, *Benneviaspis* та *Wladysagitta*. З устечківської світи сюди переходять не менше семи видів. Іхтіофауна середини – верхів світи (шари, які мали б відповідати 2-й фауністичній зоні олд-реду за Бротценом) недостатньо відома, зокрема через те, що немає певності стосовно кореляції хмелівських відкладів [7]. Крім того, скам'янілості хребетних з цієї частини світи зазвичай рідкісні і погано збережені. Тим не менше, відмічено принаймні чотири види остеостраків – "*Cephalaspis*" *dniestrensis* (= *Pattenaspis rogalai*) [28], *Zychaspis elegans*, *Stensiopelta pustulata* та *Zenaspis podolica* у відкладах в околицях Хмелевої. З них *Zychaspis elegans* представлений єдиним екземпляром (голотипом) [30, 31], і отже може вважатися характерним для другої фауністичної зони відом. Серед відомих птераспід тут знайдений тим часом лише *Zascinaspis heintzi*.

Відклади стрипської світи, головним чином, кварцитовидні пісковики [8], сформувалися в умовах дельтових потоків [13]. Це, як вже зазначалося вище, негативним чином відбилося на чисельності та стані збереження решток вертебрал. З каменоломні (у її нижній та середній частинах) між селами Киданів та Сапова [15] відомі характерні представники 3-ї фауністичної зони олд-реду, птераспіди – *Althaspis elongata*, *A. sapovensis* (Табл. IV, фіг. 1), *Brachipteraspis latissima*, *Europrotaspis arnelli* (Табл. IV, фіг. 2), та остеостраки – *Benneviaspis zychi* і *Citharaspis junia* [1]. У верхній частині згаданого розрізу відмічено кілька екземплярів *Althaspis longirostra*, який описаний В. Зихом також з Копачинців на Дністрі, та *A. sapovensis* [15]. Фауна птераспід 3-ї зони доповнюється незвичним за будовою рострума видом *Miltaspis?* (*Althaspis?*) *spatulirostrata*, відомим за єдиним екземпляром [22]. Ще одному (неописаному) крупному ширококрилому виду належить відбиток ростральної пластинки з Чехова (Табл. IV, фіг. 4) [29]. До остеостраків стрипської світи (= 3-ї фауністичної зони) належить, очевидно, і *Citharaspis polonica* з Бучача. З плакодерм тут зрідка ще трапляються види з нижчих верств – *Ericaspis zychi* та *Kujdanowiaspis podolica*, а також новий, характерний лише для відкладів стрипської світи *Kujdanowiaspis buczacziensis* [25].

Відкладами смерклівської світи завершується відслонений на Поділлі розріз дністровської серії. Вони поширені по Дністру від Смерклова до Нижнева, частково по р. Корощу [8], можливо також у невеликому відслоненні в Завадівці. Однак достовірних даних про знахідки решток іхтіофауни у цій світі немає. Лише П.П. Балабай [3] вказував на присутність у Завадівці решток *Brachipteraspis latissima* [6].

Тенденції зміни тафоіхтіокомплексів та їхня інтерпретація. Достатньо очевидно, що силурійська іхтіофауна у подільській частині палеобасейну була не біднішою, ніж, наприклад, у прибалтійській (Естонія, о. Сааремаа), де відмічені [17] телодонти, численні примітивні остеостраки, анаспіди (*Anaspida*), акантоди та променепері (*Actinopterygii*). Свідченням цього є випадкова знахідка у відкладах скальського горизонту силуру частини щита *Irregulareaspis*, явно занесеної з

мілководдя. Однак на сьогоднішній день до рук дослідників подільського розрізу потрапили свідчення лише про мізерну її частину через несприятливі умови захоронення у глибоководних фаціях.

Зменшення глибини палеобасейну наприкінці силурійського періоду та її коливання у борщівський час суттєво не вплинуло на кількість та стан збереження решток викопної іхтіофауни – глибини залишались все ще надто великими. Проте маємо перші свідчення присутності у фауні телодонтів.

Поступове обміління моря у чортківський час було головною причиною наближення складу палеобіо- і тафокомплексів, і, як результат, помітного збагачення останніх у порівнянні з давнішими. Можливо, вже чортківські тафоіхтіокомплекси містили як нормальноморську (акантоди), солоноватоводну (телодонти?), так і прісноводну (птераспіди) складову. Проте цілком ймовірно, що збагачення складу тафокомплексів було також і результатом розвитку розмаїття самої іхтіофауни.

Всі зазначені тенденції найповніше виявились в іванівський час. Захоронення решток відбувалось у наймілкішій прибережній частині моря, що, з одного боку, скоротило відстань від місця відмирання тварин до місця захоронення їхніх решток, з іншого – при зростаючій прісноводній складовій тафокомплексів (ймовірно, птераспіди та цефаласпіди) все ще мала місце, на відміну від дністровського часу, і морська складова (більшість подільських ціатаспід та корваспід). На прикладі тафокомплексів у пісковицях басейну середньої течії Серету можна оцінити багатство фауни хребетних прісноводних водойм іванівського часу з крупними птераспідами, широко поширеним *Pattenaspis* та першим відомим представником плакодерм – *Ericaspis zychi*.

При зміні тиверського часу дністровським, коли формування відкладів стало відбуватись в умовах прісних або опріснених (часто тимчасових) водойм, які втратили зв'язок з морем, тафоіхтіокомплекси позбавились у своєму складі суто морських мешканців. Єдиним, можливо, евригалінним видом ціатаспід, рештки якого ще присутні у відкладах устечківської світи, є *Poraspis sturi*. Натомість, в устечківський час різко зростає розмаїтість остеостраків (14 форм), в меншій мірі, птераспід, у ще меншій — плакодерм. Телодонти, навпаки, скорочують свою присутність у тафокомплексах, правда, з ними картина не цілком ясна, оскільки з теригенних порід важко отримати достатньо збережені для вивчення мікрорештки.

В устечківській світі часто трапляються лінзоподібні костеносні брекчії, які, можливо, виникли в результаті масової загибелі безщелепних та риб у нестійких озерах дельтової площі при раптових спадах водного рівня після періодів розливу.

Якщо дотримуватись думки про наявність в Городниці та Устечку відкладів нижньої частини хмелівської світи [8, 9], то склад тафокомплексів, що утворились на початку хмелівського часу, є достатньо багатим [4]. Це спостереження стосується обох головних таксономічних груп подільських викопних безщелепних – остеостраків та птераспід. Плакодерми представлені двома видами з чотирьох, відомих на сьогодні для раннього девону Поділля. Фауна агнат характеризується максимальним спектром форм, з ознаками різного ступеня спеціалізації. Ймовірно, всі види хмелівського часу були мешканцями прісних, в основному, спокійних вод.

В хмелівській світі переважають захоронення окремих неорієнтованих кісток риб в більш тонкозернистих осадах – глинах і алевролітах. Ступінь збереженості викопного матеріалу часто недостатній для визначення решток. Крім того, немає певності щодо належності їх саме до хмелівської світи. Тому склад іхтіофауни 2-ї фауністичної зони подільського олд-реду (що відповідає відкладам середини - верхів хмелівської світи)

залишається значною мірою білою плямою для науки. Ситуацію ускладнює також різне розуміння стратиграфічного діапазону, що має належати до 2-ї фауністичної зони.

Відклади стрипського часу утворювались в умовах дельт з потужними течіями, і, ймовірно, на невеликих відстанях від берега, про що свідчать крупні зерна піску. Грубозернистий пісок, як наждак, стирав панцирні покриви так, що рештки іхтіофауни захоронялися вже, як правило, грубо пошліфованими. Крім того, швидка вода, очевидно, не сприяла утворенню помітних скупчень решток, як це спостерігається, наприклад, у низах дністровської серії. Іхтіофауна (тафофауна) цього часу програє попередній за кількісними показниками, однак є винятково спеціалізованою, пристосованою для проживання в умовах динамічних проточних вод [7].

Вище за розрізом відклади нижнього девону формувалися в умовах інтенсивного осадонагромадження, проте їхні потужні товщі не зберегли жодних решток не лише іхтіофауни, але і фауни безхребетних.

1. Афанасьева О.Б. Цефаласпиды Советского Союза (Agnatha). – М.: Наука, 1991. – 144 с.
2. Афанасьева О.Б. Подкласс Osteostraci // Новицкая Л.И., Афанасьева О.Б. (ред.). Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – Москва: ГЕОС, 2004. – С. 210-268.
3. Балабай П.П. До вивчення птераспід нижнього девону Поділля. Повідомлення 2 // Наук. зап. Природозн. музею АН УРСР. – 1960. – Т. 8. – С. 124-133.
4. Войчишин В.К. Ранньодевонські тафоіхтіокомплекси Поділля // Вестн. зоол. – 1997. – 31(3). – С. 33-39.
5. Войчишин В.К. Панцирні безщелепні (Agnatha) раннього девону Поділля (морфологія, систематика, особливості тафокомплексів та стратиграфічне значення) (дисертація). – Державний природознавчий музей НАН України. – Львів, 1998. – 187 с.
6. Войчишин В.К. Місцезнаходження іхтіофауни раннього девону на Поділлі // Палеонтологічний збірник. – 2001. – 33. – С. 134-143.
7. Войчишин В.К. Поширення Agnatha та супутніх груп хребетних у відкладах нижнього девону Поділля // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2001. – Т. 16. – С. 47-58.
8. Гостоптехиздат, 1957. – 154 с.
9. Дригант Д.М. Девонські відклади Волино-Поділля (стратиграфія, кореляція розрізів). – Львів, 1988. – 46 с. (Препринт / АН УРСР. Ін-т геології і геохімії горючих копалин; № 88-1).
10. Каратайте-Талимаа В.Н. Новые телодонты, гетеростраки и артродиры из чертковского горизонта Подолии // Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. – М.: Наука, 1968. – Вып. 1. – С. 33-42.
11. Каратайте-Талимаа В.Н. Телодонты силура и девона СССР и Шпицбергена. – Вильнюс: Мокслас, 1978. – 336 с.
12. Каратайте-Талимаа В.Н., Мярсс Т. Подкласс Thelodonti. Телодонты // Новицкая Л.И., Афанасьева О.Б. (ред.) Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – Москва: ГЕОС, 2004. – С. 12-68.
13. Нарбутас В.В. Красноцветная формация нижнего девона Прибалтики и Подолии. – Вильнюс: Мокслас, 1984. – 135 с.
14. Новицкая Л.И. О диагностической оценке орнамента бесчелюстных и рыб // Палеонтол. журн. – 1971. – 4. – С. 82-96.
15. Новицкая Л.И. Древнейшие бесчелюстные СССР. Гетеростраки: циатаспиды, амфиаспиды, птераспиды. – М.: Наука, 1986. – 160 с.

16. Новицкая Л.И. Эволюция таксономического разнообразия бесчелюстных позвоночных на родовом и видовом уровнях (Heterostraci: отряды Cyathaspidoformes, Pteraspidoformes) // Палеонтол. журн. – 2007. – 3. – С. 33-46.
17. Обручев Д.В. Значение позвоночных для корреляции силурийских и нижне-среднедевонских отложений СССР // Тр. III Междунар. симпоз. по границе силура и девона и стратиграфии нижнего и среднего девона. Т.2. – Л.: Наука, 1973. – С. 189-197.
18. Обручев Д.В., Каратают-Талимаа В.Н. Фауны позвоночных и корреляция лудловских и нижнедевонских отложений Восточной Европы // Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. – М.: Наука, 1968. – Вып. 1. – С. 63-70.
19. Помяновська Г.М., Хижняков А.В. Основні риси закономірностей осадконагромадження та палеогеографія території Волино-Поділля в девонському періоді // Стратиграфія УРСР, т. IV, ч. 2. Девон. – К.: Наук. думка, 1974. – С. 99-120.
20. Талимаа В.Н. Ихтиофауна. Нижний девон // Девон и карбон Прибалтики. – Рига: Зинантне, 1981. – С. 361-367.
21. Belles-Isles M., Janvier P. Nouveaux Ostéostracés du Dévonien inférieur de Podolie (RSS D'Ukraine) // Acta Palaeontol. Polonica. – 1984. – 29(3-4). – P. 195-208.
22. Blicek A. Les Hétérostracés Pteraspidoformes. Systématique, phylogénie, biostratigraphie, biogéographie. – Paris: CNRS, 1984. – 199 p.
23. Bone Q., Moore R.H. Biology of Fishes, 3rd ed. – New York: Taylor & Francis, 2008. – 478 p.
24. Brotzen F. Die silurischen und devonischen Fischvorkommen in Westpodolien. I // Palaeobiologica. – 1933. – 5(3). – S. 423-466.
25. Dupret V. Etude anatomique des genres *Kujdanowiaspis* Stensio 1942 et *Erikaspis* nov. gen. (Placodermi Arthrodira “Actinolepida”) du Dévonien inférieur de Podolie (Ukraine) (these). Museum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Paléontologie. – Paris, 2003. – 403 p.
26. Dupret V. and Blicek A. The Lochkovian-Pragian boundary in Podolia (Lower Devonian, Ukraine) // Comptes Rendus Geoscience. – 2009. – 341(1).. – P. 63-70.
27. Janvier P. Preliminary description of Lower Devonian Osteostraci from Podolia (Ukrainian S.S.R.) // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol. – 1985. – 38(5). – P. 309-334.
28. Janvier, P. Un nouveau Cephalaspide (Osteostraci) du Devonien inferieur de Podolie (R.S.S. d'Ukraine) // Acta Palaeontologica Polonica. – 1988. – 33(4). – S. 353-358.
29. Voichyshyn V.K. The new forms of pteraspids (Agnatha, Heterostraci) from Podolian Early Devonian // Vestn. zool. – 1999. – 33(3). – P. 47-56.
30. Voichyshyn V. On the revision of P.Balabai's collection of Early Devonian Osteostraci (Agnatha) from Podolia (Ukraine) // Р.Й. Годунько, В.К. Войчишин, О.С. Климишин та ін. Наук. колекції Держ. природозн. музею НАН України. Номенклатурні типи і типові серії (1). – Львів, 2006. – Вип. 2. – С. 9-25.
31. Voichyshyn V. Name-bearing types and type series of fossil agnathans (Agnatha: Heterostraci, Osteostraci) // Р.Й. Годунько, В.К. Войчишин, О.С. Климишин та ін. Наук. колекції Держ. природозн. музею НАН України. Номенклатурні типи і типові серії (1). – Львів, 2006. – Вип. 2. – С. 26-40.
32. Zych W. Old-Red Podolski // Pr. Polsk. Inst. Geol. – 1927. – 2, zes. 1. – 65 s.

Державний природознавчий музей НАН України, Львів
e-mail: victor@museum.lviv.net