

УДК 567.433:551.735.2(477.84)

В.К. Войчишин

ТАКСОНОМІЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ ФАУНИ ПАНЦИРНИХ БЕЗЩЕЛЕПНИХ ПОДІЛЛЯ В ПАЛЕОЗООГЕОГРАФІЧНОМУ КОНТЕКСТІ

Ключові слова: *Agnatha*, таксономічне різноманіття, палеозоогеографія, ранній девон, Поділля.

Вивчення викопних безщелепних Поділля триває вже понад 150 років. Однак потенціал їхнього таксономічного різноманіття досліджений лише частково. За останнє десятиліття описано низку нових таксонів [4, 13, 26, 27] та накопичено дані про місце подільської фауни серед споріднених фаун палеоконтинентів Балтії та Лаурентії (об'єднаних у ранньому девоні у єдиний континент Євроамерику; рис. 1).

Стаття присвячена аналізу таксономічного різноманіття, можливих регіонів походження, шляхів поширення та спорідненості родів панцирних безщелепних, які присутні у фауні хребетних середнього палеозою Поділля.

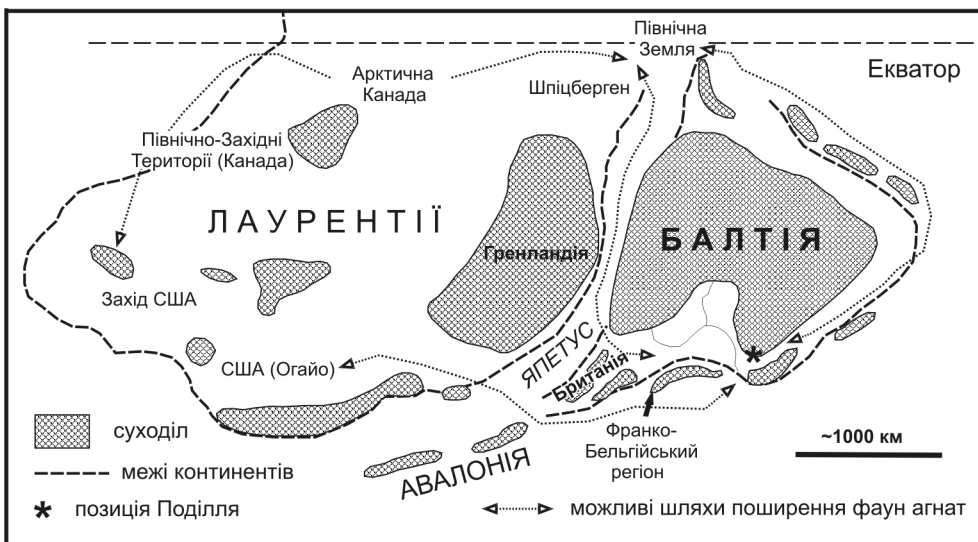


Рис.1. Палеогеографія Балтійського регіону в пізньому силурі (на основі [21], fig. 8A-B). Локалізація подільської фауни агнат та споріднених фаун в межах Лаурентійського та Балтійського континентів, а також можливі шляхи поширення викопних безщелепних.

Для належного висвітлення розвитку регіональної фауни необхідно взяти до уваги палеогеографічні аспекти проблеми, а саме, можливі зв'язки між іхтіофаунами в регіонах поширення циатаспідів, птераспідів та остеоостраків, тобто в межах силурійських континентів Лаурентія та Балтія. Найвагомішою подією у

палеогеографії цих континентів у середньому палеозої було їхнє взаємне зіткнення, що супроводжувалося утворенням гір (так звані Каледонська та Акадська орогенії).

До зіткнення (яке, ймовірно, почалося у середньому силурі) найкоротший шлях можливих прибережних міграцій агнат між Великобританією та Поділлям, з однієї сторони, та Канадською Арктикою і Шпіцбергенем, з іншої, пролягав вздовж берегів океану Япетус. Після зіткнення можливість зв'язку між відповідними фаунами цим шляхом значно ускладнилася. Подільський палеобасейн взагалі опинився у відносній ізоляції не лише від більш віддалених регіонів, але навіть від відносно близької Великобританії, оскільки у ранньому девоні море Волино-Поділля поступово втрачало зв'язки з басейном Південної Балтики, хоч, як буде показано нижче, спорадична міграція все ж була можлива.

Змикання океану Япетус, який відокремлював Лаурентію від Балтії, почалося ще у ранньому ордовіку і досягло своєї кульмінації в середньому силурі. Від 415 до 355 млн. років тому злиття континентальних плит призвело до формування нового континенту, Євроамерику, при цьому новоутворений гірський ланцюг простягся від Скандинавії через Шотландію до Кетскільських гір в Америці. Втім, навіть після зіткнення залишилося чимало басейнів вздовж західного краю Балтійського континенту, в тому числі Північне, Ірландське, Балтійське моря тощо. Три великих басейни сформувалися у Великобританії. З-поміж них Оркадський басейн у північній Шотландії та Англо-Уельський басейн відомі за численними знахідками решток іхтіофауни у їхніх відкладах. Між великими басейнами розташовувалася низка менших водойм. За цих умов цілком можливо, що під час паводків могли існувати тимчасові "коридори" для міграції іхтіофауни навіть після закінчення процесів орогенезу. Ерозія новоутвореного гірського поясу стала причиною появи у міжгірських басейнах раннього девону відомих червоноколірних відкладів.

Танення льодовиків на африканській та південноамериканській частинах Гондвани на початку силурійського періоду призвело до підняття рівня моря. В середньому силурі загальна площа мілководних морів, що вкривали території континентів, була, можливо, найбільшою за всю історію існування планети. Вважається, що переважна більшість силурійських хребетних була зосереджена у морському мілководді. Отже, мало місце сприятливе середовище для розвитку і поширення морської прибережної іхтіофауни.

Питання чи могли агнати мігрувати між середньопалеозойськими континентальними блоками постійно дискутується. Тут нас цікавитиме потенційна спроможність до міграції тих груп, які представлені на Поділлі.

З-поміж гетеростраків циатаспідиди швидко досягли значного різноманіття у пізньому силурі, але стали рідкісними до кінця раннього девону. Схоже, що вони віддавали перевагу солоним або солонуватим мілководним середовищам, і, в цьому зв'язку, не повинні були мати особливих перешкод щодо міграції вздовж берегової лінії моря. Цим може пояснюватись їхнє поширення у Північній Америці, Гренландії, Європі та на Північній Землі. Однак, живучи в придонному шарі води і за будовою тіла не в стані витримувати тривалий час сталий напрям руху, ці, переважно дрібні, тварини не могли бути активними мігрантами. Їхньому поширенню ймовірно сприяли прибережні течії.

Птераспідиди до певної міри замінили циатаспідид, зокрема у ранньодевонських мілководних басейнах, від, ймовірно, солонуватоводних до прісноводних. Ця група мала на загальне веретеноподібне тіло, складніше побудований панцир, з частинами, які

виступали за межі тулуба і служили стабілізаторами руху, що значно покращувало пересування в товщі води. Однак, ймовірно, навіть ці адаптації не дозволяли їм досягти рівня активних нектонних рейдерів. Загалом, те ж саме можна сказати і про остеостраків, чия сплюснена вентральна поверхня щита переконливо свідчить про придонний спосіб життя на локальних територіях, хоч вони мали подібні до птераспідних адаптації щодо оптимізації способу плавання. У випадку обох цих груп, беручи до уваги їхні ймовірні преференції до солонуватих мулистих, чи навіть до прісноводних середовищ, можливості міграції у прибережному морському мілководді не такі очевидні, як для цитаспідів. Тим не менше, обидві групи географічно представлені не менш широко.

Incertae ordinis et familiae. Роди *Weigeltaspis* та *Lepidaspis* представляють так званих "мозаїчних гетеростраків" (tessellate heterostracans), які розглядаються як споріднена з гетеростраками група неясного походження [19]. Рештки (звичайно мікрорештки) обох родів відмічені на Шпіцбергені. Крім того, *Weigeltaspis* відомий з Великобританії, а *Lepidaspis* також представлений в Арктичній Канаді. На Поділлі (рис. 2) їхні рештки походять з чортківського та іванівського горизонтів (мікрорештки *Lepidaspis*-подібних гетеростраків) та з інтервалу від іванівського горизонту до нижньої частини хмельівської світи (головним чином макрорештки двох чи більше видів *Weigeltaspis*). Невелика кількість знахідок, стан їхнього збереження, уніфікована морфологія відомих частин панцира та нетривалий геологічний вік групи утруднюють відповідні еволюційні реконструкції.

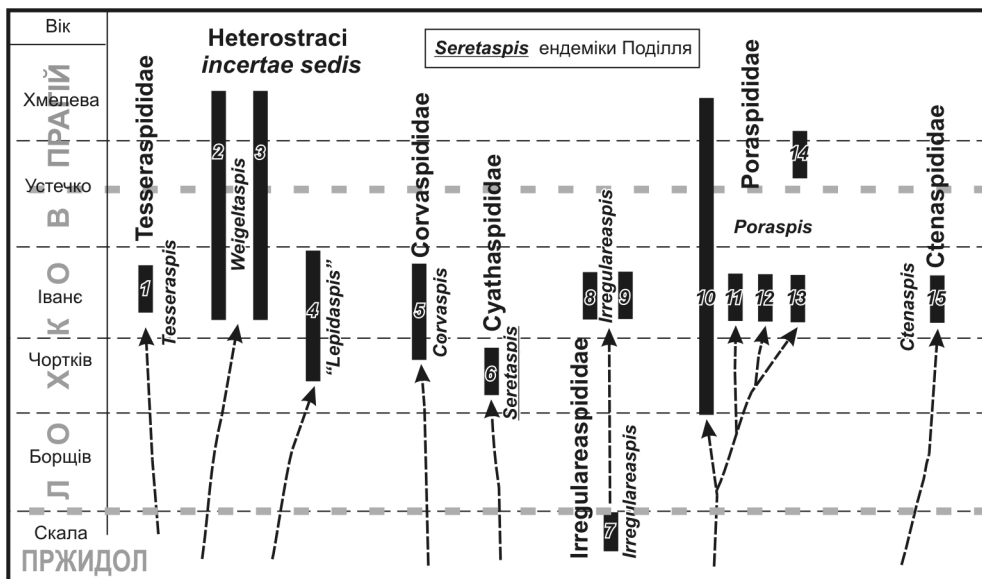


Рис.2. Філетичне різноманіття подільських Cyathaspidiformes та Heterostraci incertae sedis: 1. *Tesseraspis orvigi*, 2. *Weigeltaspis alta*, 3. *W. brotzeni*, 4. "*Lepidaspis*" sp., 5. *Corvaspis kingi*, 6. *Seretaspis zychi*, 7. *Irregulareaspis skalskiensis*, 8. *I. seretensis*, 9. *I. stensioi*, 10. *Poraspis sturi*, 11. *P. pompeckii*, 12. *P. siemiradzki*, 13. *P. simplex*, 14. *P. sp. 1*, 15. *Ctenaspis kiaeri*.

Тессераспіди (ряд *Tesseraspidiformes*). Тессераспіди (в складі однієї родини та роду; рис. 2), можливо одні з найпримітивніших відомих на сьогодні панцирних агнат, нараховують 6 видів, які, за винятком *Tesseraspis tessellata*, відомі лише за окремими фрагментами екзоскелету. Вони відмічені з пізнього силуру та раннього девону (лохкову) Арктичної Канади, Великобританії, Німеччини, Литви та Поділля [6]. Їхня належність до класу *Heterostraci* досі не цілком ясна [20]. Єдиний подільський фрагмент (екзоскелету) *Tesseraspis* вказує на присутність цієї групи в подільській фауні, і служить одним із свідчень зв'язків між фаунами хребетних Поділля та згаданих регіонів.

Корваспіди (ряд *Corvaspidiformes*). Маючи орнамент екзоскелету, що містить тессероподібні одиниці, корваспіди теж вважаються ймовірно спорідненими з гетеростраками [20]. Їхні рештки трапляються в тих же регіонах, що і рештки вищезгаданих "мозаїчних гетеростраків", а також в Литві і (рід *Corveolepis*) на Північній Землі (Росія). На Поділлі вони представлені нечисленними, головним чином, мікроскопічними, знахідками *Corvaspis kingi*, відомих з чортківського та іванівського горизонтів (рис. 2). Очевидно цей вид мав в лохкові широке поширення, від, принаймні, Великобританії до Поділля.

Циатаспідиди (ряд *Cyathaspidiformes*). Ряд включає значно більше таксонів, втім, як і попередні групи, всі вони обмежені віковим інтервалом від пізнього силуру до раннього девону (лохкова) і були широко поширеними у прибережних водах Балтії та Лаурентії. Новицкая [7] нараховує 5 родів і 19 чи 20 видів циатаспідид у пізньому силурі, 4 роди і 9 видів оцінені як перехідні (від силуру до девону), і близько 14 родів та 36 (чи 40) видів відмічені у ранньому девоні (лохкові). З-поміж 23 проаналізованих родів циатаспідид 16 були поширені в Арктичній Канаді, в тому числі, 9 силурійських родів і 7 родів, представники яких не знайдені в інших регіонах (формально ендемічних). Ці ж значення для (наступної за таксономічним різноманіттям) циатаспідидної фауни Шпіцбергена становлять 6, 1 і 0, відповідно. Таким чином Арктична Канада може вважатися ймовірним центром походження та філетичної радіації циатаспідид.

Подільська фауна циатаспідид містить 4 роди (кожен з окремої родини) і 9 чи 10 видів (рис. 2). Серед них поширення одного роду (монотипового *Seretaspis*) обмежене Поділлям. Рід *Irregulareaspis* представлений трьома подільськими видами, двома видами зі Шпіцбергена (формація Бен Невіс [10]), та невизначеними рештками з Північної Землі (формація Подъемная [11]), тобто всі ці форми походять з пізнього лохкова, за винятком подільського *Irregulareaspis skalskiensis* з верхнього пржидола (силур). Цей останній є одним з найменших представників роду. Тому можна припустити зворотний в порівнянні з предковими циатаспідідами напрям поширення – рід міг виникнути на Поділлі і мігрувати до Шпіцбергена, а потім і до Північної Землі (рис. 1).

Poraspis був, ймовірно, найбільш різноманітним в таксономічному плані родом циатаспідид з приблизно 14 видами. Серед них було кілька дуже малих пізньосилурійських (і ранньодевонських) видів з Арктичної Канади, і низка крупніших ранньодевонських (лохковських) зі Шпіцбергена, Північної Землі (*Poraspis* cf. *Poraspis polaris* [11]), Великобританії, Північної Франції та Поділля. Таким чином, спостерігаємо достатньо чіткий еволюційний тренд у збільшенні з часом розмірів представників роду. Подільські види, числом чотири або більше, є також швидше крупних розмірів, і, можливо, походять від іммігрантів з Арктичної Канади.

Шість відомих видів *Stenaspis*, останнього роду циатаспідів в межах подільської фауни, відмічені (крім Поділля) також у фаунах Арктичної Канади, Шпіцбергена, Північної Землі і, можливо, Великобританії [7], однак обмежені виключно лохковським віком. Походження і родинні стосунки роду неясні. Жанв'є [20] вважає його за, ймовірно, близькоспорідненого з амфіаспідами (ряд *Amphiaspidiformes*), переважно ендемічної групи агнат з Північно-Західного Сибіру. Варто відмітити, що Північна Земля вважається в палеозоогеографічному (для раннього девону) плані свого роду "контактною зоною" між Євроамерикою та Сибіром [11]. Рештки як ктенаспід, так і амфіаспідів знайдені у нижньодевонських відкладах (пізній лохков) Північної Землі [11]. Існує також припущення, що циатаспідиди були предковою для амфіаспідів групою [6].

Птераспідиди (ряд *Pteraspidiformes*). За деякими оцінками [7], ряд об'єднує приблизно 30 родів та 67 видів, правда в цю калькуляцію не увійшли дані останніх років. Рештки птераспідів відмічені в Бельгії, Великобританії, Арктичній Канаді, Північній Франції, на Поділлі, Шпіцбергені та в США (Айдахо, Монтана, Невада, Огайо, Юта і Вайомінг) [8, 17]. Погано збережені скам'янілості птераспідів відомі з Литви, Німеччини та Польщі [6, 7, 9]. Невизначені фрагменти птераспідів також знайдені на Чукотці та Новій Землі [5, 6, 11].

В стратиграфічному плані перші знахідки птераспідидних решток, що надаються до видової ідентифікації, а саме кілька видів *Protopteraspis* та анхіптераспід, відмічені у верхньосилурийських відкладах (пржидол) Арктичної Канади [7, 15, 20]. Всі інші відомі види птераспідів, де б вони не були знайдені, належать до девону [7]. Їхні рештки достатньо часто трапляються, починаючи з середнього лохкова. На кінець лохковського віку птераспідиди досягають найбільшого різноманіття, і ще достатньо поширені у прагієні. Останні представники групи відмічені в Європі у відкладах верхньої частини нижнього девону (емський вік). Однак дуже великий за розмірами широкощитний рід *Helaspis* відомий з середнього девону (пізній живет) руслових фацій формації Яхатінда провінції Альберта на південному заході Канади [16].

Представники примітивних птераспідоморфних гетеростраків, роди *Anchipteraspis*, *Ulutitaspis* та *Rhachiaspis* – невеликі форми з пізнього силуру та раннього девону Арктичної Канади, демонструють стан морфології панцира проміжний між циатаспідидами та власне птераспідидами [15]. Вони виглядають найближчими родичами гаданої предкової форми птераспідів. Рід *Protopteraspis* в силу свого геологічного віку та примітивних ознак теж міг бути близькоспорідненим з представниками предкового стовбура птераспідів.

Однак представники згаданих родів або подібних форм досі на Поділлі не знайдені (рис. 3). Перші ідентифікабельні рештки птераспідів походять з чортківського горизонту (нижній девон, середній лохков) і належать до *Larnovaspis kneri* (див. [9, fig. 23]) та *Errivaspis* (= *Alaeckaspis?*) *depressa* [9, fig. 21]). Ці види, хоч і з деякими архаїчними рисами морфології (зокрема у *Larnovaspis kneri*) не можуть розглядатися як предкові для більшості інших подільських птераспідів. На сьогодні, не маючи інших даних, ми схильні вважати, що перші представники птераспідів на Поділлі були іммігрантами, які стали предками всіх філогенетичних ліній групи у регіональній фауні.

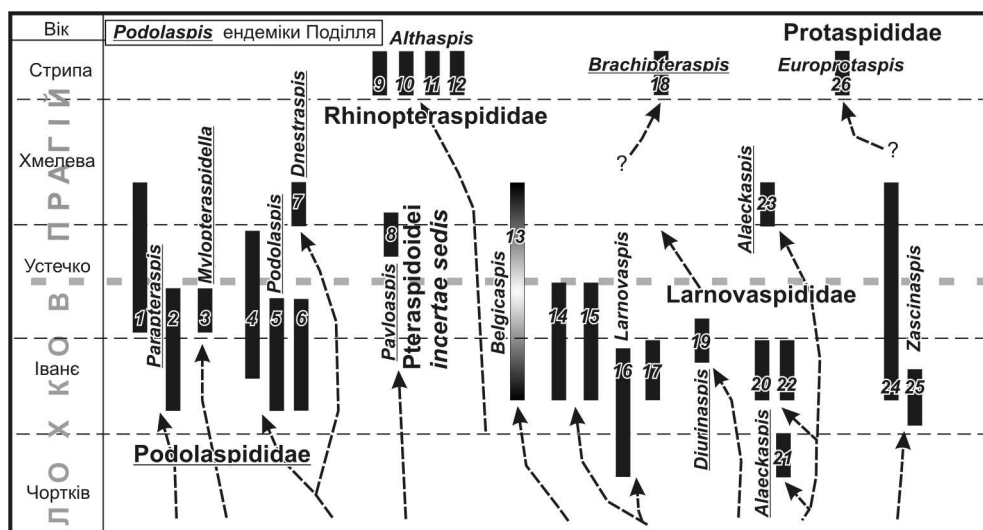


Рис.3. Філетичне різноманіття подільських Pteraspidoformes у віковому контексті: 1. *Parapteraspis plana*, 2. *P. lata*, 3. *Mylopteraspidella gracilis*, 4. *Podolaspis podolica*, 5. *P. zychi*, 6. *P. lerichei*, 7. *Dnestraspis firma*, 8. *Pavloaspis pasternaki*, 9. *A. elongata*, 10. *A. longirostra*, 11. *A. sapovensis*, 12. *A.? spathulirostris*, 13. *Belgicaspis crouchi*, 14. *Larnovaspis major*, 15. *L. mogielnensis*, 16. *L. kneri*, 17. *L. iwaniensis*, 18. *Brachiopteraspis latissima*, 19. *Djurinaspis prima*, 20. *Alaeckaspis verbivciensis*, 21. *A.? depressa*, 22. *A. magnipinealis*, 23. *A. ustetchkiensis*, 24. *Zascinaspis heintzi*, 25. *Z. bryanti*, 26. *Europrotaspis arnelli*.

Регіоном походження групи та центром радіації найбільш примітивних птераспідів була, ймовірно, Арктична Канада [12]. Звідти (рис. 1) птераспідиди могли поширюватись на південь до США (Айдахо, Юта, Вайомінг), де сформувалася, головним чином, ендемічна протаспідна фауна. Своєрідна, хоч і не така різноманітна фауна птераспідів розвинулась також на схід від Канади, на Шпіцбергені [8, 22, 23]. Здається, що зв'язки між віддаленими птераспідними фаунами (захід США, Шпіцберген, Поділля) були у лохкові утруднені, що зумовило розвиток їхнього головним чином ендемічного вигляду.

Ранньодевонські подільські птераспідиди, схоже, теж розвивалися в умовах часткової ізоляції, і, як наслідок, сформувалася достатньо багата і, значною мірою, ендемічна, фауна (рід *Loricopteraspis* та "*Pteraspis*" *angustata* не включені в цей аналіз, оскільки їхня морфологія недостатньо відома). Фауністичні елементи, подібні до подільських, трапляються, як правило, лише у близько розташованих регіонах - Великобританії та Франко-Бельгійському. На сьогодні жоден з родів родини Podolaspidae, а також рід *Pavloaspis*, що належить до Pteraspidoidei incertae sedis, не мають близькоспорідних форм у інших регіонах (рис. 3).

Родина Podolaspidae включає 6 родів, однак рід *Mylopteraspis* теж залишається поза розглядом, оскільки представлений єдиним морфологічно недостатньо охарактеризованим видом. Інші роди формують дві, можливо, монофілетичні групи.

Перша з них включає роди *Podolaspis* та *Dnestraspis*, і відзначається радіальним типом розташування дорзомедіальних каналів сенсорної системи та місяцеподібною формою пінеальної пластинки в, головним чином, неконтактному орбіто-пінеальному поясі. Друга група, можливо, об'єднує роди *Mylopteraspidella* та *Parapteraspis*, які відзначаються паралельним типом дорзомедіальних каналів і пінеальною пластинкою різної форми у, зазвичай, контактному орбіто-пінеальному поясі.

Згаданий поділ на групи має попередній характер, оскільки вимагає уточнення притаманних видам ознак (в першу чергу, типу розташування дорзомедіальних каналів). Втім, в світлі прийнятої тут концепції, родину *Podolaspidae* слід вважати поліфілетичним таксоном, який зазнав таксономічного розквіту в подільському регіоні.

Подільський ендемік *Pavloaspis pasternaki* був, ймовірно, термінальним представником архаїчної за будовою орбіто-пінеального поясу лінії птераспідів, що вела походження, можливо, від протоптераспід-подібних форм.

Родини *Rhinopteraspididae* і *Protaspididae* з родами, присутніми на Поділлі (по одному з кожної родини) також представлені у фауні Великобританії та Франко-Бельгійського регіону.

Рід *Althaspis* містить чотири або п'ять подільських видів. Більшість з них, як і споріднені форми із Західної Європи, відмічені для пізнього (?) прагієна (стрипська світа). Однак рештки ще неопisanого виду *Althaspis* відомі з пізнього лохкова або раннього прагієна (устечківська світа). Його ознаки ймовірно належать примітивному альтаспідному виду, який міг бути тісно спорідненим з предковою формою цієї філогенетичної лінії птераспідів. У зв'язку з цим можна припускати подільське походження роду, з наступним поширенням його представників на захід, до бельгійського та британського регіонів. Тип дорзомедіальних каналів відомий не для всіх видів роду, однак, принаймні, у *A. leachi* і *A. elongata* він є паралельним.

Рід *Europrotaspis* об'єднує два чи більше видів з Європи (Великобританія, Бельгія та Поділля), але вважається, що він є спорідненим із західноамериканськими протаспідами через загальну морфологію панцира, і особливо морфологію бронхіо-корнуальної зони [5, 6, 14]. Якщо це справді так, то маємо унікальний випадок зв'язку між настільки віддаленими фаунами. В той же час *Europrotaspis arnelli* має дорзомедіальні канали радіального типу [9, fig. 47C], тоді як для протаспід характерний, очевидно, паралельний тип [9, fig. 49A, C]. Можлива різниця між європейськими та американськими таксонами полягає також у відмінному розташуванні інших каналів сенсорної системи (cf. [9], fig. 47A, C та fig. 49A).

В межах родини *Larnovaspidae*, чий представники становлять майже половину з відомих на сьогодні подільських видів птераспідів, два роди (*Larnovaspis* та *Zascinaspis*) є спільними також для фаун Великобританії, Шпіцбергена і США, наявність на Поділлі одного роду (*Belgicaspis*) все ще знаходиться під питанням, а три інші роди (*Alaeckaspis*, *Djurinaspis*, *Brachipteraspis*) де-факто є ендеміками регіону.

Рід *Larnovaspis* можна вважати поліфілетичним в силу присутності в його представників обох типів розташування дорзомедіальних каналів. *Larnovaspis stensioei* (Великобританія) та *L. goujeti* (Шпіцберген) демонструють дорзомедіальні канали паралельного типу. Цей же тип, можливо, знайдений і у *L. kneri* (Поділля). Три інші види поширені на Поділлі, з-поміж яких *L. major* та *L. mogielnensis* мають радіальний тип дорзомедіальних каналів, а для *L. iwaniensis* тип каналів невідомий.

З-поміж чотирьох видів роду *Zascinaspis* три мають паралельний тип дорзомедіальних каналів (*Z. heintzi* і *Z. bryanti* з Поділля та *Z. laticephala* зі Шпіцбергена). Він є невідомим для *Z. carmani* з Огайо (північний схід США). Однак *Z. laticephala* найімовірніше належить до іншого роду, тоді як *Z. carmani* цілком подібний до подільських видів ([5]: 103), хоч і відрізняється значно більшими розмірами (cf. [9], fig. 46B, C, E). Можна припустити, що рід мав подільське походження з невеликим *Z. bryanti* з лохкова (іванівський горизонт), що міг бути близьким до предкової форми роду. Вид з Огайо можливо походив від подільських іммігрантів (рис. 3), хоч ні у франко-бельгійській фауні птераспідів, ні у фауні Великобританії (вздовж найкоротшого можливого шляху обміну фаунами між Поділлям та Огайо) подібні форми досі не траплялися.

Можливі подільські рештки єдиного виду роду *Belgicaspis* виявлені від іванівського горизонту до нижньої частини хмелівської світи, тобто в достатньо широкому стратиграфічному інтервалі (який на Поділлі можна порівняти лише з вертикальним поширенням *Zascinaspis heintzi*), отже таксон переходить з лохковського віку в празький. У Західній Європі (Великобританія, Північна Франція та Бельгія) він теж відомий з пізнього лохкова [6, 7]. *Belgicaspis* демонструє ознаки, які зовні роблять його подібним до представників *Rhinopteraspididae*, а саме видовжену рostrальну пластинку, морфологію орбіто-пінеального поясу тощо. Ймовірно, ця схожість має конвергентний характер, що викликано адаптаціями до подібних умов існування. Варто взяти до уваги, що *Belgicaspis* має радіальний тип дорзомедіальних каналів, тоді як для *Rhinopteraspididae*, вірогідно, характерний паралельний тип (див. вище). З іншого боку, з огляду на загальну морфологію панцира *Belgicaspis*, не виключеною є належність роду до окремої родини.

Рід *Alaeckaspis* складається з, можливо, чотирьох видів, що існували від середнього лохкова до раннього прагієна, і вважається ендеміком Поділля [24]. Крім морфології панцира, більшість видів роду (а також всі види, для яких ця інформація відома) об'єднуються паралельним розташуванням дорзомедіальних каналів.

Рідкісні знахідки решток монотипового роду *Djurinaspis* теж обмежені територією Поділля. Тип розташуванням дорзомедіальних каналів для типового виду невідомий.

Більшість видів *Alaeckaspis* та *Djurinaspis*, якщо порівняти їх з іншими ларноваспідами, відрізняються дещо згладженими контурами і збільшеними розмірами пінеальної пластинки, а також значно звуженими корнуальними пластинками. Можливо обидва роди мали спільного предка.

Подільський ендемічний рід *Brachipteraspis* представлений одним видом. Однак ця форма має певну подібність до *Pteraspis rostrata* var. *monmouthensis* з Великобританії, що спонукало деяких дослідників [9] відносити його до роду *Brachipteraspis*. Питання досі дискусійне, і не виключено, що ця схожість є ще одним свідченням фауністичного обміну між двома регіонами.

Можна підсумувати, що родина *Larnovaspidae* за ознакою типу розташування дорзомедіальних каналів сенсорної системи виглядає поліфілетичною не лише на родовому, але й на видовому рівні. З іншого боку її представники демонструють також два морфологічні типи орбіто-пінеального поясу, з прямокутною (*Belgicaspis*, *Zascinaspis*, деякі види *Larnovaspis*) та заокруглено-овальною (*Djurinaspis*, *Alaeckaspis* та решта видів *Larnovaspis*) формою пінеальної пластинки. Деякі

екземпляри *Zascinaspis heintzi*, якщо вони справді належать до цього виду, демонструють також заокруглені кути пінеальної пластинки [25]. Все це – питання таксономічної єдності Larnovaspidae, які потребують вирішення.

В процесі еволюції птераспідів певні зміни в окремих філогенетичних лініях явно мали конвергентний характер, наприклад, стрічкоподібний контактний тип орбіто-пінеального поясу та сплюсненість панцира у західноамериканських протаспід та європейських-східноамериканських зенаспід. В цілому, птераспідиди, як і цятаспідиди, до якої б регіональної фауни вони не належали, демонструють збільшення загальних розмірів тіла в порівнянні з їхніми хронологічно старшими представниками.

Остеостраки (ряд Cephalaspidoformes). На відміну від Pteraspidoformes, подільські представники остеостраків, з одного боку, мають значно більше родів (але жодного виду!), спільних з фаунами інших регіонів, а з іншого, кількість цих регіонів зводиться лише до трьох, а саме Великобританії, Шпіцбергена та Північної Землі (рис. 4).

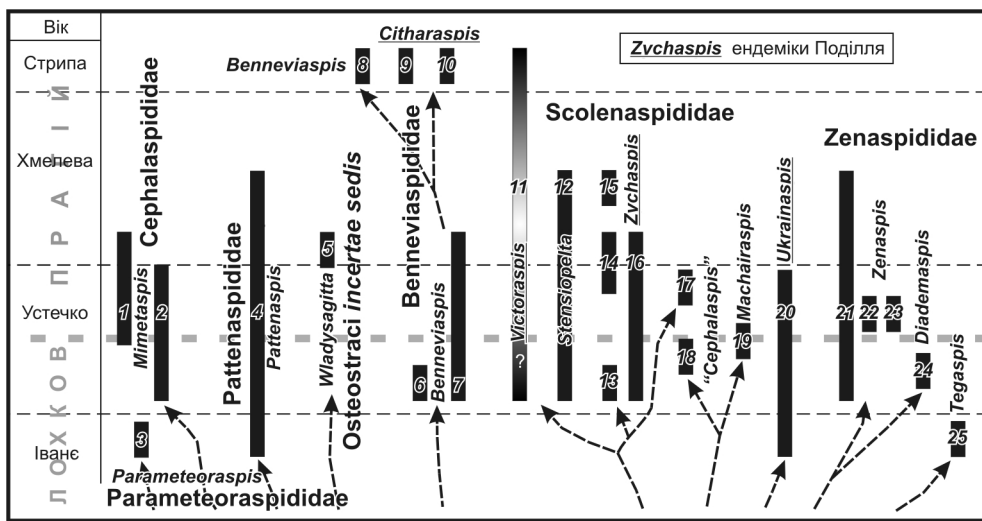


Рис.4. Філетичне різноманіття подільських Osteostraci у віковому контексті: 1. *Mimetaspis concordis*, 2. *M. glazewskii*, 3. *Parameteoraspis dobrovlensis*, 4. *Pattenaspis rogalai*, 5. *Wladysagitta janvieri*, 6. *Benneviaspis talimaae*, 7. *B. whitei*, 8. *B. zychi*, 9. *Citharaspis polonica*, 10. *C. junia*, 11. *Victoraspis longicornualis*, 12. *Stensiopelta pustulata*, 13. *Zychaspis concinna*, 14. *Z. granulata*, 15. *Z. elegans*, 16. *Z. siemiradzki*, 17. "*Cephalaspis*" *djurinensis*, 18. "*C.*" *microlepidota*, 19. *Machairaspis* sp., 20. *Ukrainaspis kozłowski*, 21. *Zenaspis podolica*, 22. *Z. major*, 23. *Z. dziedushyckii*, 24. *Diademaspis stenioei*, 25. *Tegaspis waengsjoei*.

Найстарший з ідентифікованих на Поділлі видів остеостраків, широкощитний *Parameteoraspis dobrovlensis*, відмічений у нижній половині іванівського горизонту. Однак рештки остеостраків були знайдені ще, ймовірно, у верхній половині чортківського горизонту. Принаймні ще два види остеостраків були складовою

подільської іхтіофауни в іванівський час (лохков), *Ukrainaspis kozlowskii* і *Tegaspis waengsjoei*. Всі ці форми демонструють достатньо різноманітну морфологію головулубного щита, адаптовану до певних умов проживання, що є свідченням довгої, але наразі невідомої еволюційної історії.

Підряд Cephalaspidoidei представлений на Поділлі трьома родами, *Parameteoraspis*, *Mimetaspis* та *Pattenaspis*, і всі вони мають також багато видів у інших регіонах. Переважна більшість останніх, а саме вісім з одинадцяти видів *Pattenaspis*, а також всі види *Parameteoraspis* та *Mimetaspis* належать до фауни Шпіцбергена.

Рід *Mimetaspis* включає п'ять видів лохковського-празького віку [1], три з яких, всі невеликих розмірів, були поширені на Шпіцбергені. Розміри *M. concordis* з Поділля цілком сумісні з параметрами шпіцбергенських видів, але подільський *M. glazewskii* є значно крупнішим. Можливо, рід має шпіцбергенське походження, потім його представники мігрували до Поділля, де, згідно із загальним еволюційним трендом, досягли більших розмірів щита.

На відміну від *Mimetaspis*, єдиний подільський вид *Parameteoraspis* мав менші розміри, ніж його численні родичі зі Шпіцбергена. Однак, вірогідно, саме Шпіцберген був місцем як утворення, так і філетичної радіації роду. Деякі його представники досягли подільського регіону.

Рід *Pattenaspis*, що включає кілька видових груп з відмінною морфологією головулубного щита, деякими авторами вважається збірним [2]. Крім Шпіцбергена (8 видів) та Поділля (1 вид), паттенаспіси також відомі з Великобританії та Німеччини, тобто вздовж всього можливого шляху міграції від Шпіцбергена до Поділля (рис. 1). Більшість паттенаспід мали лохковський вік [1], тоді як один з найбільших з них, подільський *P. rogalai*, відмічений також у празькому. Отже, походження і напрям поширення роду міг бути тим же, що й у *Mimetaspis* та *Parameteoraspis*.

Рід *Wladysagitta*, невідомого положення в системі, все ж вважається проміжним таксоном між *Pattenaspis* та Scolenaspidae [26] і представлений одним подільським та одним британським видами, тому є одним із свідчень зв'язків між іхтіофаунами цих регіонів.

Родина Benneviastidae представляє собою монофілетичну групу остеоостраків зі сплюсненим і дуже широким головулубним щитом та особливим розташуванням латеральних полів. Вона містить принаймні два роди, *Benneviastis* та *Citharaspis*. Перший з них, крім подільських, представлений кількома видами зі Шпіцбергена та одним з Північної Землі (Росія). Варто відмітити, що декілька, ймовірно, примітивних видів *Benneviastis*, які відрізняються від типових звуванням дорзальним полем, знайдено у Великобританії [1, 18]. Представники *Benneviastis* у всіх регіонах свого поширення демонструють однаковий паттерн еволюційного розвитку. Спочатку, у лохкові (або пізньому лохкові) поширені відносно малі форми. Такими є *Benneviastis holtedahli* на Шпіцбергені, *B. talimaae* та *B. whitei* на Поділлі. Згодом, в прагієні, їм на зміну приходять великощитні форми: *B. maxima*, *B. loevgreeni*, *B. grandis* на Шпіцбергені, *B. zychi* на Поділлі та *B. urvantsevi* на Північній Землі. Найімовірніше, Шпіцберген був місцем походження та філетичної радіації роду, однак другим таким регіоном могло бути Поділля.

Рід *Citharaspis* тісно споріднений з *Benneviastis*, але відрізняється від нього відсутністю корнуальних відростків. Він є ендеміком Поділля, що був поширений в прагієні, і найбільш ймовірно виник в процесі згаданого вище розквіту бенневіастід в подільському регіоні.

Сьогодні родина Scolenaspidae є найчисельнішою за кількістю родів та видів в межах подільської фауни остеоостраків. Вона включає, ймовірно, п'ять родів та десять видів, і лише два роди з-поміж них є спільними з іншими ранньодевонськими фаунами. Сколенаспідиди можуть бути поділені на чотири групи, *Ukrainaspis*-подібну, *Zychaspis*-подібну, *Stensiopelta*-подібну та *Machairaspis*-подібну.

Перша, *Ukrainaspis*-подібна група складається з одного ендемічного роду з єдиним видом, *Ukrainaspis kozlowskii*. Він чітко відрізняється від переважної більшості інших сколенаспідид (*Zychaspis*-подібних та *Stensiopelta*-подібних) високоопуклим заокругленим спереду головотулубним щитом, короткими корнуальними відростками, значним дорзомедіальним гребенем та типом орнаменту екзоскелету. Згадані ознаки створюють враження його тісної спорідненості із зенаспідідами, однак такому висновку суперечить морфологія сенсорних полів та центральної частини щита, що свідчить про швидше примітивну форму, яка належала до бічної гілки предкової лінії Scolenaspidae. На додаток, рештки *Ukrainaspis* трапляються від іванівського горизонту не далі, ніж до устечківської світи дністровської серії, тобто від середнього лохкова до раннього прагієна. Таким чином, це на сьогодні найстарший представник сколенаспідид на Поділлі.

Друга, *Zychaspis*-подібна група є значно численніша і включає чотири види, а також, можливо, "*Cephalaspis*" *djurinensis*. Як і перша група, ця також містить лише подільські ендеміки. Її представники характеризуються більш чи менш розвиненим ростральним виступом, помітно сплющеним головотулубним щитом, неглибокими пекторальними синусами, середнього розміру корнуальними відростками, та дрібними тісно розташованими туберкулами екзоскелету. Вкрай малий дорзомедіальний гребінь зихаспідів є ознакою, яка випадає з родинного діагнозу (*sensu* [1]). Часовий інтервал існування групи – від пізнього лохкова до прагієна.

Третя, *Stensiopelta*-подібна група об'єднує роди *Stensiopelta* та *Victorasaspis* (подільський ендемік). Її характерні риси полягають в широкому та короткому щиті завдяки (дуже) довгим корнуальним відросткам, видовженій абдомінальній частині щита та низькому і короткому дорзомедіальному гребені.

Рід *Stensiopelta*, що складається з двох видів, подільського та британського, є другим після *Wladysagitta* родом остеоостраків, що поширений лише у двох згаданих регіонах. Як і у випадку *Wladysagitta*, важко визначити напрям поширення роду, оскільки його морфологічно та розмірно схожі види відмічені у тому ж часовому проміжку (від лохкова до прагієна).

Ендемічний монотиповий рід *Victorasaspis* є, очевидно, унікальним з-поміж подільських Scolenaspidae в плані стратиграфічного поширення, оскільки відмічений у 3-й фауністичній зоні олд-реду (пізній? прагієн) і, можливо, також у 1-й фауністичній зоні [13]. В цілому *Stensiopelta*-подібна група, як і *Zychaspis*-подібна, демонструє певну таксономічну різноманітність в подільському регіоні.

Четверта, *Machairaspis*-подібна група можливо містить дві форми, *Machairaspis* sp. і "*Cephalaspis*" *microlepidota*, обидві, ймовірно, з раннього прагієна, знайдені в тому ж місцезнаходженні (Городниця) [2, 19]. Вони могли б бути подільськими представниками роду *Machairaspis*, відомого з формації Френкельригген (лохков) Шпіцбергена, однак на відповідних скам'янілостях недостатньо зберігся характерний для роду високий дорзомедіальний шип. Крім того, подільські форми відрізняються від шпіцбергенських помітно вужчим щитом. Оскільки шпіцбергенські форми трапляються дещо раніше за згадані подільські, можна припустити міграцію

представників *Machairaspis* зі Шпіцбергена до Поділля, якщо припущення про їхню спорідненість виявиться вірним.

На загал подільські *Scolenaspidae* демонструють різноманітні форми, і Поділля, ймовірно, могло бути центром філетичної радіації групи. Нечисленні сколенаспіди з-поза меж Поділля, за винятком згаданих вище, а саме *Scolenaspis* і декілька форм невстановлених родів, відмічені на Шпіцбергені [1, 18].

Останньою великою групою остеостраків, що входила до подільської ранньодевонської іхтіофауни, є родина *Zenaspidae*. Всі її три роди, а саме *Zenaspis*, *Diademaspis* і (можливо) *Tegaspis*, представлені на Поділлі та Шпіцбергені. І лише один (типовий) вид *Zenaspis* відомий з Великобританії. Зенаспідиди загалом були досить крупними остеостраками, і характеризувалися опуклим масивним щитом, широким дорзальним полем, збільшеними задніми кінцями латеральних полів та, як правило, збільшеним, в порівнянні з назальним, гіпофізарним відділом назогіпофізарного отвору.

Рід *Zenaspis* складається, ймовірно, з шести видів, більшість з яких відомі з Поділля, представляючи різноманітні за розмірами форми, від відносно невеликого *Z. dziedushyckii* до вдвічі більшого *Z. major* [26, 27]. Більшість подільських видів трапляється біля межі між лохковом та прагієном (устечківська світа), і лише *Z. podolica* має ширше стратиграфічне поширення, оскільки відмічений від нижньої частини устечківської світи до середньої частини хмелівської світи дністровської серії (1-а та 2-а фауністичні зони олд-реду), тобто притаманний швидше праязському віку. Зенаспіси за межами Поділля відмічені, вірогідно, лише для лохкова. Поділля, очевидно, було місцем філетичної радіації роду, однак важко судити про регіон його походження.

Рід *Diademaspis* процвітав на Шпіцбергені, маючи в своєму складі принаймні два види та чимало форм, описаних у відкритій номенклатурі через недостатню збереженість решток [18], однак він досі не знайдений у Великобританії, а на Поділлі представлений лише одним видом та однією формою [26]. Варто зауважити, що подільські представники роду відрізняються від своїх шпіцбергенських родичів помітно меншими розмірами щита [1, 18, 26]. Інша відмінність стосується (геологічного) віку. Діадемаспіси Шпіцбергена відмічені від середнього до пізнього прагієна, тоді як на Поділлі вони траплялися доволі довкола межі між лохковом та прагієном, або у ранньому прагієні. Можливо, все це свідчить про подільське походження роду, але ознаки його філетичної радіації маємо швидше на Шпіцбергені.

Рід *Tegaspis* має те ж географічне поширення, що й *Diademaspis*, однак рештки його представників знайдені в старших пластах порід. Два шпіцбергенські види роду були поширені від середнього до пізнього лохкова, те ж саме можна сказати і про один подільський вид (іванівський горизонт). Як і у випадку роду *Zenaspis*, важко судити про місце походження роду та напрям його поширення.

Висновки

Підсумовуючи наведене, можна констатувати, що розквіт подільської фауни панцирних безщелепних припадає на другу половину лохкова – першу половину прагієна. У цьому часовому проміжку значне різноманіття циатаспідид, птераспідид та остеостраків характерне також і для всіх інших місцезнаходжень їхніх решток поза межами України. Вочевидь це пов'язано з факторами глобального масштабу. Місцеві

особливості викопних фаун значною мірою залежать від фаціальних умов утворення вміщуючи відкладів, і виражаються у таксономічному складі тафокомплексів, ендемізмі таксонів, характері збереженості решток тощо. Ймовірно, подільська фауна, незважаючи на той чи інший ступінь ізольованості, могла мати певні зв'язки з іншими фаунами навіть у ранньому девоні.

1. Афанасьева О.Б. Подкласс Osteostraci. Остеостраки // Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева (ред.) Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – М.: ГЕОС, 2004. – С. 210-268.
2. Афанасьева О.Б., Войчишин В.К. К ревизии подольских остеостраков (Agnatha) // Палеонтол. журн. – 1991. – 2. – С. 65-72.
3. 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.
4. Войчишин В., Солодкий С. Нові матеріали до роду *Zychaspis* (Agnatha, Osteostraci) з Городниці (Поділля, Україна) // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2004. – Т. 19. – С. 171-182.
5. Новицкая Л.И. Древнейшие бесчелюстные СССР. Гетеростраки: циатаспиды, амфиаспиды, птераспиды. – М.: Наука, 1986. – 160 с.
6. Новицкая Л.И. Подкласс Heterostraci. Гетеростраки // Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева (ред.) Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – М.: ГЕОС, 2004. – С. 69-208.
7. Новицкая Л.И. Эволюция таксономического разнообразия бесчелюстных позвоночных на родовом и видовом уровнях (Heterostraci: отряды Cyathaspidoformes, Pteraspidoformes). // Палеонтол. журн. – 2007. – 3. – С. 33-46.
8. Blicek A. Les Hétérostracés (Vertébrés Agnathes) de l'horizon Vogti (Groupe de Red Bay, Dévonien inférieur du Spitsberg). – Paris: CNRS, 1982. – 51 p.
9. Blicek A. Les Hétérostracés Pteraspidoformes. Systématique, phylogénie, biostratigraphie, biogéographie. – Paris: CNRS, 1984. – 199 p.
10. Blicek A., Heintz N. The Cyathaspids of the Red Bay Group (Lower Devonian) of Spitsbergen. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen, XIII // Polar Research. – 1983. – 1. – P. 49-74.
11. Blicek A.R.M., Karatajūtė-Talimaa V.N., Mark-Kurik E. Upper Silurian and Devonian heterostracan pteraspidoforms (Vertebrata) from Severnaya Zemlya (Russia): a preliminary report with biogeographical and biostratigraphical implications // Geodiversitas. – 2002. – 24. – P. 805-820.
12. Blicek A., Tarrant P.R. *Protopteraspis gosseleti* (Vertebrata: Pteraspidoformi: Heterostraci) from the Lower Devonian of Shropshire, England // Palaeontology. – 2001. – 44 (1). – P. 95-112.
13. Carlsson A., Blom H. A new scolenaspidid (Osteostraci, Vertebrata) from the Lower Devonian of Podolia, Ukraine // Paläontologische Zeitschrift. – 2008. – 82. – P. 314-323.
14. Denison R.H. Revised Classification of Pteraspidoformi with Description of New Forms from Wyoming // Fieldiana (Geology). – 1970. – 20. – P. 1-41.
15. Elliott D.K. A new subfamily of the Pteraspidoformi (Agnatha, Heterostraci) from the Upper Silurian and Lower Devonian of Arctic Canada // Palaeontology. – 1983. – 27 (1). – P. 169-197.
16. Elliott D.K., Dineley D.L., Johnson H.G. A vertebrate fauna from the Middle Devonian Yahatinda Formation of Southwestern Canada // J. of Paleontology. – 2000. – 74 (1). – P. 123-132.
17. Pyles R.R., Elliott D.K. New Early Devonian pteraspidoforms (Agnatha, Heterostraci) from East-Central Nevada // J. of Paleontology. – 1994. – 68 (4). – P. 878-892.

18. Janvier P. Les Céphalaspides du Spitsberg. Anatomie, phylogénie et systématique des Ostéostracés siluro-dévoniens. Révision des Ostéostracés de la Formation de Wood Bay (Dévonien inférieur du Spitsberg). – Paris: CNRS, 1985. – 240 p.
19. Janvier P. Preliminary description of Lower Devonian Osteostraci from Podolia (Ukrainian S.S.R.) // Bull. of the British Museum (Natural History) Geology. – 1985. – 38. – P. 309-334.
20. Janvier P. Early Vertebrates. Oxford Monographs on Geology and Geophysics; no. 33. – New York: Oxford University Press Inc., 1996. – 393 p.
21. Kozłowski W. Age, sedimentary environment and palaeogeographical position of the Late Silurian oolitic beds in the Holy Cross Mountains (Central Poland) // Acta Geol. Polonica. – 2003. – 53. – P. 341-357.
22. Pernègre V.N. Un nouveau genre de Pteraspidoformes (Vertebrata, Heterostraci) de la Formation de Wood Bay (Dévonien inférieur, Spitsberg) // Geodiversitas. – 2003. – 25. – P. 261-272.
23. Pernègre V. Un nouveau ptéraspidiforme (Vertebrata, Heterostraci) du Dévonien inférieur du Spitsberg: nouvelles données paléo-ontogéniques // Geodiversitas. – 2006. – 28 (2). – P. 239-248.
24. Voichyshyn V.K. The new forms of pteraspids (Agnatha, Heterostraci) from Podolian Early Devonian // Вестн. зоол. – 1999. – 3. – С. 47-56.
25. Voichyshyn V. Some problems of the taxonomy of the pteraspids (Agnatha, Heterostraci) from Podolia (Ukraine) // Вестн. зоол. – 2001. – 1. – С. 27-37.
26. Voichyshyn V. New osteostracans from the Lower Devonian terrigenous deposits of Podolia, Ukraine // Acta Palaeontol. Polonica. – 2006. – 51. – P. 131-142.
27. 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. – 2006. – С. 9-25.

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

Войчишин В.К.

Таксономическое разнообразие фауны панцирных бесчелюстных Подолья в палеозоогеографическом контексте

Рассмотрены таксономическое разнообразие, возможные области происхождения, пути распространения и родственные связи родов панцирных бесчелюстных раннего девона Подолья. Наибольшее разнообразие подольской фауны отмечается на рубеже лохкова и прагиена. Ее состав наиболее сопоставим с одновозрастными фаунами Шпицбергена, Великобритании и Франко-Бельгийского региона. Возможно, контакты между упомянутыми фаунами имели место не только в силуре, но и в раннем девоне, несмотря на усиление палеогеографической изолированности подольского бассейна.

Ключевые слова: Agnatha, таксономическое разнообразие, палеозоогеография, ранний девон, Подолья.

Voichyshyn V.K.

Taxonomical diversity of Podolian armoured agnathan fauna in paleozoogeographical context

The taxonomical diversity, possible origin, distribution ways and relationship of Early Devonian armoured agnathan genera from Podolia are examined. The greatest variety of Podolian fauna is marked around Lochkovian-Pragian transition. The faunal composition has the most resemblance with synchronous faunas of Spitsbergen, Great Britain and Franco-Belgian region. Possibly, contacts between mentioned faunas took place not only in Silurian, but also in Early Devonian despite of increase of paleogeographical isolation of Podolian basin.

Key words: Agnatha, taxonomical diversity, paleozoogeography, Early Devonian, Podolia.