

DOI: 10.36885/nzdpm.2020.36.195-208

УДК 567.433:551.735.2 (477.84)

Войчишин В. К.

ФАУНОГЕНЕЗ ВЕРТЕБРАТ СЕРЕДНЬОПАЛЕОЗОЙСЬКОГО ПОДІЛЬСЬКОГО ПАЛЕОБАСЕЙНУ

Формування ранньодевонської іхтіофауни відбувалося під дією сукупного впливу історичних, палеогеографічних та палеоекологічних чинників. Внаслідок еволюційного розвитку на початку девонського періоду виникла низка високо рангових таксонів морських хребетних, які активно колонізували мілководні басейни нового материка Лаурусії. Для представників локальних ендемічних фаун виникла можливість розширення своїх ареалів. Відбувалися обміни мігрантами між сусідніми регіональними фаунами. Все це супроводжувалось еволюцією екосистем, утворенням і освоєнням нових екологічних ніш. Ранній девон для більшості груп хребетних був позначений різким ростом кількості таксономічних одиниць. Формування подільської регіональної іхтіофауни ілюструє ці тренди глобальних біотичних змін у ранньому девоні.

Ключові слова: іхтіофауна, фауногенез, палеогеографія, палеоекологія, ранній девон, Поділля.

Поділля є одним із місцезнаходжень решток іхтіофауни раннього девону світового значення. Поряд із Британією, Шпіцбергенем, Канадською Арктикою, Сибіром, Китаєм та Австралією воно наглядно демонструє, чому девон називають «віком риб». Вивчення регіональних іхтіофаун дозволяє розширити дані про таксономічне і морфологічне різноманіття безщелепних та риб, реконструювати екологію палеобасейнів, а також характер зв'язків між ними. Питання формування подільської регіональної іхтіофауни представляє значний інтерес, однак досі йому приділяли мало уваги. Фауногенез починається після того, як, у результаті корінних змін навколишнього середовища, виникають нові екологічні ніші для заселення організмами тієї чи іншої групи. Можна виокремити низку факторів, які були визначальними для формування іхтіофауни раннього девону Поділля.

Історичні фактори

Вихідним матеріалом для формування іхтіофауни Поділля у пізньому силурі – ранньому девоні служили таксони вертебрат, які на той час існували у водах мілководних басейнів палеоконтинентів Лаурентії та Балтики. Однак, філогенетична передісторія груп, що були представлені на Поділлі, мало відома.

Є свідчення про кембрійське походження хребетних, а також про їхню філетичну радіацію впродовж ордовіку, коли появилися предки основних груп майбутньої іхтіофауни. Основним зовнішнім рушієм цього феномену вважається зміна рівня моря [33].

Найдавніша луска *телодонтів* відома з відкладів середнього-верхнього ордовіку Тіман-Печорського регіону та Північної Землі [5]. У Прибалтиці вони широко поширені у відкладах верхнього силуру. На Поділлі телодонти поодинокі трапляються з відкладів борщівського горизонту, і вже масово – у чортківському та іванівському горизонтах тиверської серії. Телодонти, можливо, були поліфілетичною групою [22, 27, 37, 45]. Рисою, яка їх об'єднує є наявність зовнішнього покриву у вигляді зубоподібних лусок ("шкірних зубчиків") розміром 0,5-1,5 мм з характерною морфологією, які в екзоскелеті не перекривалися, а після загибелі тварини розсіювалися по дну і розносилися течіями на значні відстані. Завдяки цьому телодонти присутні у середньопалеозойських морських відкладах дуже широко, як хороший біостратиграфічний маркер. Однак, така луска могла бути надбанням конвергентного характеру у таксонів, що мали різних предків. Усі філогенетичні припущення щодо телодонтів ґрунтуються на гістології їхньої луски.

Найдавнішими рештками *остеостраків* вважаються дрібні фрагменти панцирного покриву з ордовіку Колорадо (США), визначені за мікроструктурою кісткової тканини. Макрорештки відомі від середини силуру, а період розквіту групи припадає на пізній силур – ранній девон. Найбільш архаїчними представниками групи є силурійські ателеаспіди (типовий рід *Ateleaspis* з Шотландії). У Прибалтиці знайдено розмаїту фауну пізньосилурійських відносно примітивних трематаспід, які, ймовірно, представляли бічну гілку і не були предками ранньодевонських остеостраків. Представники груп, присутніх у подільській іхтіофауні, відмічені від початку девону (ранній лохков), однак на Поділлі їхні рештки у тафокомплексах появилися із запізненням. Показово, що серед них немає згаданих вище архаїчних форм. Майже усі таксони подільських остеостраків походять з теригенних відкладів дністерської серії, що формувалися у празький час [41: fig. 105].

Гетеростраки населяли морське мілководдя і солонуваті води довкола Лаурусії («Континенту старого червоного пісковика», зараз – Північна Америка, Канадська Арктика, Західна Європа, Поділля, Шпіцберген) від середнього силуру (венлок) до пізнього девону. Вони склалися з кількох таксономічних груп, які заслуговують окремої уваги.

Циатаспідні гетеростраки відомі від силуру до раннього девону у Канадській Арктиці, Європі (Бельгія, Великобританія, Литва, Німеччина, Північна Франція, Поділля), Північній Землі, Уралі, Шпіцбергені, тобто в межах ранньодевонського континенту Лаурусії. Вже у пізньому силурі вони досягли значного розмаїття. Їхні родичі амфіаспіди (підряд *Amphiaspidida*) були ендеміками ранньодевонських гіперсолоних лагун Таймирського півострова (Сибір).

Птераспідні гетеростраки розвинули велику кількість морфотипів переважно демерсальних водних тварин неретичної області. Деякі, однак, були активними плавцями у товщі води або біля її поверхні [16]. Традиційно їх інтерпретували, як прісноводних мешканців. Однак, останні палеоекологічні та седиментологічні аналізи показали, що вони були прибережними мілководно-морськими тваринами у ордовіку, окупували морські середовища Балтії у силурі, і велике розмаїття середовищ у девоні, включаючи лагуни, естуарії, дельти і відкриті схили. Пік їхнього різноманіття припав на ранній девон.

Тессераспіди, можливо одні з найпримітивніших з відомих на сьогодні панцирних агнат, нараховують 6 видів, які, за винятком *Tesseraspis tessellata*, відомі лише за окремими фрагментами екзоскелета. Вони відмічені з пізнього силуру та раннього девону (лохкову) Арктичної Канади, Великобританії, Німеччини, Литви та Поділля [9]. Єдиний подільський фрагмент (екзоскелета) *Tesseraspis* свідчить про присутність цієї групи у подільській фауні, і підтверджує зв'язки між фаунами хребетних Поділля та згаданих регіонів.

Рештки корваспід трапляються у тих же регіонах, що і рештки "мозаїчних гетеростраків", а також в Литві і на Північній Землі. На Поділлі вони представлені нечисленними, головним чином, мікроскопічними, знахідками *Corvaspis kingi*, відомих з чортківського та іванівського горизонтів. Очевидно цей вид мав в лохкові широке поширення, від, принаймні, Великобританії до Поділля.

Роди *Weigeltaspis* та *Lepidaspis* представляють так званих "мозаїчних гетеростраків" (tessellate heterostracans), які розглядаються як споріднена з гетеростраками група неясного походження [27]. Рештки (звичайно мікрорештки) обидвох родів відмічені на Шпіцбергені. Крім того, *Weigeltaspis* відомий з Великобританії, а *Lepidaspis* також представлений в Арктичній Канаді. На Поділлі їхні рештки походять з чортківського та іванівського горизонтів (мікрорештки *Lepidaspis*) та з інтервалу від іванівського горизонту до нижньої частини хмельівської світи (головним чином макрорештки двох чи більше видів *Weigeltaspis*).

Зі щелепноротих найдавніші рештки плакодерм (фрагменти панцира, ідентифіковані за гістологічною структурою) відомі від раннього силуру з Китаю, і вже у той час вони були диверсифіковані, предкова форма цієї групи невідома. Роди *Radotina* та *Kossoraspis* з верхнього лудлоу (середній силур) Чехії ще зберегли архаїчну для групи будову екзоскелета, побудованого з окремих тессер. На Поділлі мікрорештки (окремі тессери, фрагменти панцира) перших плакодерм відомі з пізньолохковського хрящевих риб часу у прибережних мілководних відкладах іванівського горизонту. У теригенних відкладах регіону плакодерми відомі з усіх стратиграфічних підрозділів, і досить численні за кількістю решток, однак бідні таксономічно.

Перші рештки (луска) акантод відомі з пізнього ордовіку, однак численними вони стали лише у ранньому девоні. На Поділлі перша луска зафіксована у скальському горизонті верхнього силуру, а у морських відкладах нижнього девону луска акантод є найчисельнішою і найбільш поширеною з-поміж усіх інших решток іхтіофауни. Крім луски, до мікрорешток, які представляють групу, відносяться щелепи, зубні спіралі, окремі зуби, кістки тощо [43, 44].

До хрящевих риб відносять окремі луску та зуби, датовані пізнім ордовіком та силуром [33]. Пізньоордовікська луска *Tezakia hardingensis*, наприклад, описана з Колорадо (США). Цікаво, що цей таксон об'єднаний на рівні ряду (Altholepidiformes) з подільським представником хрящевих, *Altholepis composita* [15]. Перші дійсні рештки групи, які містять скам'янілий призматичний хрящ відносяться до раннього девону. Чимало таксонів лохковського віку, описаних за окремими лусками, з певним застереженням вважають належними до класу Chondrichthyes. Сказане стосується і мікрорешток, знайдених у подільських відкладах.

Філогенез безщелепних, плакодерм, акантод та хрящевих риб обумовив еволюційні стартові умови формування ранньодевонської фауни хребетних ще у пізньому силурі. У результаті, в іхтіофауні раннього девону Поділля були представлені як безщелепні (інфратип *Agnatha*), так і щелепнороти (інфратип *Gnathostomata*), чим вона не відрізнялася від інших регіональних іхтіофаун того часу. Безщелепні подільського палеобасейну містили у своєму складі представників груп телодонтів (клас *Thelodonti*, 4 роди, 8 видів), остеоостраків (клас *Osteostraci*, 13 родів, 25 видів), а також гетеростраків (клас *Heterostraci*) у складі циатаспід (ряд *Suathaspidoformes*, 4 роди, 9 видів), птераспід (підряд *Pteraspidoidei*, 15 родів, 30 видів), тессераспід (ряд *Tesseraspidoformes*, 1 рід, 1 вид), корваспід (ряд *Corvaspidoformes*, 1 рід, 1 вид) і, так званих, "мозаїчних" гетеростраків (*Heterostraci indeterminata*, 3 роди, 3 види). Щелепнороти Поділля включали представників трьох класів – пластиношкірих (клас *Placodermi*, 5 родів, 6 видів), акантод (клас *Acanthodii*, 8 родів, 11 видів) та хрящевих риб (клас *Chondrichthyes*, 5 родів, 5 видів) [41, 42].

З великих груп іхтіофауни, відомих для середнього палеозою, на Поділлі не зафіксовані безщиткові (клас *Anaspida*). Їхній розквіт припадав на другу половину силуру – початок девону (ранній лохков), в той час, коли у подільському палеобасейні були несприятливі для утворення тафоіхтіокомплексів умови осадоагломації. Потенційно анаспіди можуть бути присутні на Поділлі, оскільки вони знайдені у суміжних регіонах Лаурусського палеоконтиненту майже всюди (Великобританія, Скандинавія, Прибалтика, Нова Земля, Північна Земля) [19]. Відсутні також дані про наявність у подільському палеобасейні раннього девону кісткових риб, наприклад, лопатеперих (клас *Sarcopterygii*), пізньосилурійський представник яких, *Megamastax amblyodus* з пізнього лудлова провінції Юньнань (Китай), був хижаком метричного розміру [20].

Географічні фактори

Рідкісні знахідки решток безщелепних досилурійського часу свідчать про високий ступінь ендемізму в межах континентів – морські глибини були на заваді міжконтинентальних міграцій. Тектонічні чинники, які привели до зіткнення континентів Лаурентії і Балтії, за відсутності океанічних бар'єрів, дозволили остракодермам поширитись по великій території нового континенту Лаурусії. Акантоди, телодонти і хрящеві риби, які представлені у відкладах мікромерними рештками, продовжували широко поширюватись у силурі, майже напевно мали справжні можливості до трансокеанічного поширення, і стали, в результаті, таксонами-космополітами, багато з них мали лаурентійське походження. Гетеростраки, анаспіди та остеоостраки також почали розселення по мілководдю епіконтинентальних морів, але лише в межах «Старого червоного континенту» [35].

Гіпотези з цього приводу були ревізовані Бліком та Жанв'є [17]. Ці автори зробили припущення, яке пояснює поширення подібних середньопалеозойських іхтіофаун у взаємно віддалених регіонах. Воно ґрунтується на аналізі структури країв континентальних блоків, більшість з яких були повністю зруйновані та метаморфізовані, з чого випливає, що континенти могли простягатися значно далі, а палеоокеани, відповідно, могли мати суттєво менші розміри [12, 18]. Таким чином,

тривалість згаданих міграційних шляхів повинна бути не надто великою. Наявність острівних дуг та архіпелагів, а також дотичних до них рифів на шляху поширення, вочевидь могла сприяти міграції представників іхтіофауни.

Значне географічне поширення телодонтів у пізньому силурі та ранньому девоні, ймовірно, було зумовлено їхнім освоєнням широкого спектра придонних екологічних ніш – від лагунного мілководдя до шельфового схилу [8]. Це поширення залежало від палеошироти та наявності прямих сполучень суходолу [39], що свідчить, з одного боку, про теплолюбність телодонтів, з іншого – про те, що їхні можливості міграції обмежувалися неритичною зоною і не поширювалися на відкрите море. Іншими словами, телодонти у своїй масі були здатні на "каботаже" плавання вздовж прибережного мілководдя тропічної зони моря. Певний виняток становлять фуркакаудіни (ряд *Furcasaudiformes*) – телодонти з вилкоподібним хвостом і морфотипом тіла, що нагадував сучасних кісткових риб. Вони, ймовірно, були активними плавцями у рифових екосистемах, і штормами могли переноситися на далекі відстані. Цим, зокрема, можна пояснити їхнє широке поширення на родовому чи навіть видовому рівні.

Аналіз решток споріднених таксонів та їхнього часового розподілу у фаунах суміжних регіонів дозволив висунути гіпотезу про можливі центри походження та шляхи поширення панцирних безщелепних, представлених у подільському палеобасейні [2].

Арктична Канада може вважатися ймовірним центром походження та філетичної радіації циатаспід. Ця група агнат віддавала перевагу солоним або солонуватим мілководним середовищам, і її представники не повинні були мати особливих перешкод для міграції вздовж берегової лінії моря. Цим може пояснюватися їхнє поширення у Північній Америці, Гренландії, Європі та на Північній Землі. Однак, мешкаючи 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. Можливо, пасивна міграція могла відбуватися також на стадії мальків. У сучасному Світовому океані дуже велику роль у розселенні морських організмів відіграють течії [7, 13]. Таке саме значення вони повинні були мати і у ранньому девоні.

Серед подільських представників групи рід *Irregulariaspis* міг виникнути на Поділлі і мігрувати до Шпіцбергена, а потім і до Північної Землі. Натомість, подільські види роду *Poraspis*, можливо, походять від іммігрантів з Арктичної Канади [2].

Птераспіди мешкали у ранньодевонських мілководних басейнах, від, ймовірно, солонуватоводних до прісноводних. Ця група мала переважно веретеноподібне тіло, складніше побудований панцир, з частинами, які виступали за межі тулуба (корнуальні пластинки, дорзальний шип) і могли служити стабілізаторами руху, що дещо покращувало пересування в товщі води. Однак, розраховувати птераспіди могли лише на локомоцію хвоста та підйомну силу завдяки випуклості вентрального щита при поступальному русі або відриві від ґрунту. У цьому плані вони недалеко пішли вперед від циатаспід. Загалом, те ж саме можна сказати і про остеоостраків, 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 межах цієї групи, однак, *modus vivendi* стосовно рухливості мав достатньо широкий спектр. Відмічено два морфоекологічні типи остеоостраків, трематаспіс-подібний і цефаласпіс-подібний. Представники першого типу мали довгий, консолідований, відносно важкий щит, були позбавлені парних плавників і рухатись могли лише за рахунок хвоста. Вони могли здійснювати періодичні стрибки у товщі води, але основний час проводили на ґрунті, іноді закопуючись у нього. Варто додати, що ці остеоостраки були архаїчними представниками групи і ендеміками балтійського палеобасейну. Цефаласпідоподібні остеоостраки, маючи грудні плавники, добре розвинену мускулатуру тулубо-хвостової частини тіла, легший щит з кращими гідродинамічними характеристиками, величезніший спосіб життя [1] і були здатні до маневру в процесі руху.

У випадку як птераспід, так і остеоостраків, 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 циатаспід. Тим не менше, обидві групи географічно представлені не менш широко.

Перші знахідки птераспідних решток, що надаються до видової ідентифікації, а саме кілька видів *Protopteraspis* та анхіптераспід, відмічені у верхньосилурійських відкладах (пржидол) Арктичної Канади [10, 23, 27]. Всі інші відомі види птераспід, де б вони не були знайдені, належать до девону [10]. Таким чином, Арктична Канада може розглядатися, як батьківщина не лише циатаспід, але і птераспід, тим більше, що останні вочевидь походять від циатаспідного предка.

Найстарші ідентифікабельні рештки птераспід Поділля походять з чортківського горизонту (нижній девон, середній лохков). Ймовірно, перші птераспідні подільські палеобасейну були іммігрантами, які стали предками усіх філогенетичних ліній групи у регіональній фауні [2]. Ранньодевонські подільські птераспідні, схоже, розвивалися в умовах часткової ізоляції, і, як наслідок, сформувалася достатньо багата і, значною мірою, ендемічна фауна. Фауністичні елементи, подібні до подільських, трапляються, як правило, лише у близько розташованих регіонах – Великобританії та у Франко-Бельгійському.

Ознаки подільського *Althaspis tarloi* характеризують його, як найархаїчніший вид роду, який міг бути тісно спорідненим з предковою формою цієї філетичної лінії птераспід. У зв'язку з цим можна припускати подільське походження роду, з наступним поширенням його представників на захід, до бельгійського та британського регіонів.

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 бранхіо-корнуальної зони [9, 21]. Якщо це справді так, то це унікальний приклад зв'язку між настільки віддаленими фаунами. Втім, подібність будови бранхіо-корнуальної зони могла мати конвергентний характер, що зумовлювалось адаптаціями до схожих умов існування.

У межах родини Larnovaspidae, чії представники становлять майже половину з відомих на сьогодні подільських видів птераспід, два роди (*Larnovaspis* та *Zascinaspis*) є спільними також для фаун Великобританії, Шпіцбергена і США, також підтверджена

наявність на Поділлі ще одного, спільного із Західною Європою, роду (*Belgicaspis*), решта родів (*Alaeckaspis*, *Djurinaspis*, *Brachipteraspis*) де-факто є ендеміками регіону.

На відміну від Pteraspidoformes, подільські представники остеоостраків, з одного боку, мають значно більше родів (однак жодного виду), спільних з фаунами інших регіонів, а з іншого, кількість цих регіонів зводиться лише до трьох, а саме Великобританії, Шпіцбергена та Північної Землі [2]. Цефаласпиди (підряд Cephalaspidoidei) представлені на Поділлі родами *Parameteoraspis*, *Mimetaspis* та *Pattenaspis*, і всі вони, ймовірно, центром свого походження мали Шпіцберген. З них лише паттенаспиди відмічені у фаунах Великобританії та Німеччини, що окреслює маршрут можливої міграції цефаласпид від Шпіцбергена до Поділля.

Рід *Wladysagitta* представлений одним подільським та одним британським видом, тому є одним із свідчень зв'язків між іхтіофаунами цих регіонів.

Представники роду *Benneviaspis* у всіх регіонах свого поширення демонструють однаковий паттерн еволюційного розвитку. Спочатку, у лохкові (або пізньому лохкові) поширені відносно малі форми. Такими є *Benneviaspis holtedahli* на Шпіцбергені, *B. talimae* та *B. whitei* на Поділлі. Згодом, в прагієні, їм на зміну приходять великощитні форми: *B. maxima*, *B. loevgreeni*, *B. grandis* на Шпіцбергені, *B. zuchi* 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* є ендеміком Поділля, що був поширений в прагієні, і найбільш ймовірно виник в процесі згаданого вище розквіту бенневіаспид в подільському регіоні [2].

На даний час 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 присутні і у інших регіонах. Серед її представників рід *Stensiopelta*, що складається з двох видів, подільського та британського, є другим після *Wladysagitta* родом остеоостраків, що поширений лише у двох згаданих регіонах. Є певні підстави гадати, що у подільській фауні представлений також рід *Machairaspis*, відомий з формації Френкельригген (лохков) Шпіцбергена, однак на відповідних скам'янілостях недостатньо зберігся характерний для роду високий дорзомедіальний шип. На загал, подільські Scolenaspidae демонструють різноманітні морфотипи, і Поділля, ймовірно, могло бути центром філетичної радіації групи. Нечисленні сколенаспиди з-поза меж Поділля, за винятком згаданих вище, а саме *Scolenaspis* і декілька форм невстановлених родів, відмічені на Шпіцбергені [1].

Останньою великою групою остеоостраків, що входила до подільської ранньодевонської іхтіофауни, є родина Zenaspidae. Всі її три роди, а саме *Zenaspis*, *Diademaspis* і *Tegaspis*, представлені на Поділлі та Шпіцбергені. І лише один (типовий) вид *Zenaspis* відомий з Великобританії. 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* [40]. 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 [26], однак він досі не знайдений у Великобританії, а на Поділлі представлений лише одним видом та однією

формою [40]. Варто зауважити, що подільські представники роду відрізняються від своїх шпіцбергенських родичів помітно меншими розмірами щита [1, 26, 40]. Інша відмінність стосується геологічного віку. Діадемаспіси Шпіцбергена відмічені від середнього до пізнього прагієна, тоді як на Поділлі вони траплялися 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.

Плакодерми, принаймні плакодерми з демерсальної зони (як на Поділлі), були трохи кращими пловцями, у порівнянні з панцирними безщелепними. Однак, тримаючись зазвичай дна, навряд чи вони почували себе настільки впевнено у товщі води, щоб вільно долати відкриті морські простори.

На відміну від абсолютної більшості агнат та плакодерм, акантоди були нектонними мешканцями завдяки набору плавців та гідродинамічним обрисам латерально приплюсненого тіла. Ймовірно, їм не складало особливих труднощів розселитися по Світовому океану. Як наслідок, подільський *Podoliacanthus zuchi* зафіксований також у Гренландії [43].

Хрящеві риби, ймовірно, теж були жителями водної товщі. Луска подільських таксонів *Seretolepis elegans*, *Altholepis composite* та *Knerialepis mashkovaе* була знайдена у відкладах лохковського-празького віку в Іспанії [31], що передбачає безпроблемні зв'язки між палеобасейнами Поділля та Іберійського півострова для хрящевих риб.

Таким чином, палеогеографія континентів Балтії, а потім Лаурусії, на південній країні яких знаходився подільський палеобасейн, сприяла утворенню міжрегіональних міграційних шляхів для представників іхтіофауни. При цьому Поділля стало одним з центрів філетичної радіації деяких груп безщелепних.

Екологічні фактори

Іхтіофауна у ранньодевонській час зосереджувалась у прибережній зоні епіконтинентального моря, причому віддавала перевагу водоймам лиманного типу (лагуни, затоки, водойми між берегом та бар'єрними відмілинами тощо). Епоха між раннім силуром та пізнім девонем відносилася до так званої третьої термоери в історії Землі, коли на материках були відсутні льодовикові відклади [13]. При теплій біосфері в океанах відбувається розвиток значних трансгресій, що призводить до утворення широких шельфових та внутрішньоконтинентальних басейнів. Танення льодовиків на африканській та південноамериканській частинах Гондвани на початку силурійського періоду призвело до підняття рівня моря [34]. Амплітуда планетарної трансгресії під час розвитку каледонської орогенії (від 500 до 350 млн. р. тому) досягала 200-250 м. В результаті, у пізньому ордовіку континенти вкрились просторими мілководними епіконтинентальними морями [12]. У середньому силурі загальна площа мілководних морів, що вкривали території континентів, була, можливо, найбільшою за всю історію існування планети [34] і досягала 46 млн. км², у ранньому девоні (за настання геократичної епохи) вона знизилась до 36 млн., тоді як в четвортинному періоді становила лише близько 6,5 млн. км² [11]. Сьогодні морем вкрито лише 361 млн. км² (71% поверхні Землі), що є мінімальним значенням за всю історію планети [13].

Океани і моря є найкрупнішим біоциклом Землі, де зосереджено 64% видів тварин, тоді як на сушу припадає лише 36%. Переважна більшість (близько 90%) всіх видів сучасних морських тварин мешкає на континентальних шельфах або мілководдях на глибинах менше 200 м, причому найбагатша мілководна морська фауна притаманна саме тропікам [12]. Там зосереджене основне біорізноманіття планети. Ніде більше, навіть у тропічних дощових лісах, немає такого розмаїття життя [6]. Більше того, вважається, що саме в тропіках, а для морських таксонів – у тропічних мілководних морях, знаходилися центри походження усіх таксонів високого рангу [13]. Переважна більшість силурійських хребетних теж була зосереджена у (тропічному) морському мілководді [17, 25].

Неритична зона – мілководна частина Світового океану до глибини 200 м, розташована над шельфом і переривається областями з опрісненою або прісною водою біля гирл великих річок. Вона є найпродуктивнішою серед усіх природних зон Світового океану (на неї припадає близько 80% від загальної продуктивності океану). Фітопланктонні біоценози неритичної зони кількісно багатші, ніж океанічні, що пояснюється високою динамікою прибережних вод. Крім того, певну роль відіграє винос біогенів у прибережні райони з річковими водами. Зоопланктон даної зони характеризується присутністю величезної кількості пелагічних личинок бентосних організмів. Базові характеристики зони залишалися такими і у палеозої. Саме у неритичній зоні ранньодевонських палеобасейнів зосереджувалась майже уся їхтіофауна, чий рештки на даний час відомі науці.

Ордовицькі та силурійські телодонти мешкали у мілководних морських басейнах, у прибережній та глибшій шельфовій частині [8]. Ранньодевонські форми, в основному, теж були мілководноморськими, але деякі з них, наприклад представники роду *Turinia*, які мали крупніші розміри, могли запливати у гирла рік [5]. Дрібніші види телодонтів з веретеноподібним або латерально сплющеним тілом жили групами, невеликими косяками. Крупніші представники, з довжиною тіла до 20 см, дорзовентрально сплющеною передньою частиною тіла та латерально – задньою (тулубо-хвостовою) мешкали біля дна у придонній частині басейну (демерсальна зона). Ймовірно, телодонти живилися фіто- і зоопланктоном та дрібними м'якотілими безхребетними, які жили у намулі [5]. Висловлено припущення [24], що різноманітні телодонти мешкали, зокрема, у рифових середовищах, і їхня луска (яка часто була потовщеною) захищала тіло від абразивної дії рифових поверхонь, при цьому тварина зберігала гнучкість тіла і можливість маневру.

У пізньому ордовику колоніальні ругози і табуляти стали дуже різноманітними у мілководді і разом із строматопороїдами, іншими губками і вапнистими червоними водоростями утворили коралові рифи. Ці рифи були нестійкими до дії прибою і не утворювали твердих платформ, хоч строматопори та корали-табуляти утворили масивні колонії діаметром у кілька метрів. Це найстаріші відомі рифові коралові ансамблі, які, можливо, були результатом симбіотичних асоціацій тварин та водоростей. Силурійські рифи стали багатими і різноманітними, а деякі досягли масивних розмірів – перших справді хвилерезистентних карбонатних платформ. Протягом девонського періоду почали формуватися розлогі рифові системи. Ці ранні коралові рифи переважно склалися з коралоподібних строматопорід, коралів-

табулят, коралів-ругоз, а також попередників сучасних коралових водоростей та ціанобактерій.

Більшість телодонтів вважалися поїдачами субстрату, однак останні дослідження показують, що ряд видів були активними пловцями і тому більш пелагічними мешканцями. Це стосується представників ряду *Furcasaudiformes*. Варто відмітити, що, на підставі гістологічного аналізу луски, подільські роди *Apalolepis*, *Nikolivia* та, можливо [36], *Gampsolepis* віднесені до ряду *Furcasaudiformes*. Тобто, не виключено, що вилкохвості телодонти (відомі з Канадської Арктики) теж були у складі подільської іхтіофауни.

Велике розмаїття видів телодонтів віддавало перевагу рифовим екосистемам [24]. В основному вони відомі з відкритошельфових середовищ, однак знайдені також біля берегів та у деяких прісноводних локаціях [38]. Поява тих самих видів у солоних та прісних водах наводить на думку, що деякі телодонти могли мігрувати у прісні води, можливо, для розмноження [30]. Знайдена була також «внутрішня луска», частина якої об'єднувалась у пластинки, подібні до зубних спіралей акантод [28]. Можливо, телодонти жилися, зокрема, кораловими поліпами.

Інші агнати, гетеростраки та остеостраки, теж вважаються фільтраторами субстрату. Форма їхнього тіла свідчить про те, що вони в основному належали до придонної, демерсальної фауни, і, відповідно, саме на дні повинна була зосереджуватись їхня харчова база. Однак, більш вірогідно припустити, що агнати харчувались фіто- та зоопланктоном не лише у субстраті, але й у придонній (або і вище) товщі води.

Плакодерми та акантоди володіли щелепами або іншими зубними апаратами, і були хижаками. Перші з них, принаймні у подільській фауні, також трималися демерсальної зони, де і було зосереджене основне життя ранньодевонського моря. Пізніше вони заселили також прісні водойми. Здобиччю подільських плакодерм могли бути остракоди, двостулкові та черевоногі молюски. Акантоди – перша група іхтіофауни, яка справді стала незалежною від демерсальної зони. У своїй масі вони були невеликими рибами – до 20 см довжини. Розміри подільського *Podoliacanthus zuzhi* оцінюються у 5-7 см [43]. Полювати на зоопланктон або крупнішу здобич (якщо дозволяли власні розміри) вони могли як у товщі води, так і на її поверхні [32], отже, були першими нектонними хижаками.

Загадковою групою в екологічному плані є перші хрящеві риби. У відкладах вони представлені лише нечисленною лускою. Тому можна припустити, що вони теж мешкали в епіпелагіалі неретичної зони, а, можливо, досягали і відкритого моря.

Аллен і Тарло [14] під враженням того, що багато британських прісноводних видів лохковського віку відомі також в Канаді, на Шпіцбергені та Поділлі, припустили, що деякі хребетні здатні виживати у морських умовах під час онтогенезу, однак дорослі особини пристосовувались лише до одного певного середовища. Блік та Жанв'є [17, 18, 27, 29], однак, дійшли висновку, що водні середовища в час інтенсивного осадоагромадження (ранній девон) були морськими значно частіше, ніж це вважалося раніше. Специфічні умови детритного середовища унеможлилювали існування прикріплених чи інфаунальних організмів, які зазвичай служать індикаторами морських умов, однак безщелепні, маючи панцирні шипи, виступи та інші адаптації,

могли виживати і у таких умовах. Цим можна пояснити відносну рідкість решток інших організмів у тафоіхтіокомплексах раннього девону.

Привертає увагу той факт, що до середнього девону представники іхтіофауни були відносно невеликих розмірів, до кількох дециметрів завдовжки. Це пояснюється нижчим, ніж сьогодні рівнем кисню в атмосфері раннього девону, що встановлює певні фізіологічні обмеження на розмір тіла хребетних [20].

У межах зазначеного діапазону безщелепні раннього девону часто демонструють певне збільшення розмірів тіла в ході еволюційного розвитку окремих філогенетичних ліній (філумів). Це ж спостерігається в багатьох інших групах тварин. Цей феномен, який, однак, не має загального характеру, відомий під назвою правила Копа [3]. Розміри тіла відіграють важливу роль у взаєминах хижак–жертва. В сучасній екології існує концепція оптимального харчування хижака, згідно з якою останній намагається вибирати харчові об'єкти таким чином, щоб різниця між енерговмістом їжі і сумарними енергозатратами на її добування виявилась максимальною [4]. Відповідно, для кожного хижака існує певний «розмірний оптимум» жертв, на який він націлюється в першу чергу. Однією з можливих стратегій жертви захистити свою популяцію від «виїдання» хижаком є вихід за межі згаданого розмірного оптимуму за рахунок збільшення (або зменшення) розмірів тіла. У ранньому девоні загальний тренд до збільшення розмірів тіла спостерігається у птераспід – пізньосилурійські *Anchipteraspis* і *Protopteraspis* вдвічі менші ніж *Miltaspis* та представників *Protopteraspis* з раннього лохкова, і у 5 разів менші за пізньолохковських *Pteraspis* та *Unarkaspis* [41: fig. 103]. Найкрупніші птераспиди є водночас останніми представниками групи, на Поділлі це – *Althaspis*, *Brachipteraspis* та ін. [41: fig. 104]. Подібний тренд також чітко спостерігається і в окремих філумах остеостраків. На Поділлі, це – бенневіаспиди, від *Benneviaspis talimaae* з устечківського часу, до значно крупнішого *Benneviaspis zychi* зі стрипського [41: fig. 105]. Отже, можна припустити, що тиск з боку потенційних хижаків, наприклад, ракоскорпіонів, головоногих молюсків (ортоцерасів), крупних плакодерм або акантод спонукав певні групи агнат уникати непотрібної уваги зі сторони, збільшуючи розміри тіла.

Таким чином, перебування подільського регіону у тропічних та екваторіальних широтах, поширення морського мілководдя та лагунно-дельтових зон у ранньому девоні створило сприятливі умови формування різноманітних екологічних ніш для представників іхтіофауни.

Висновки

Формування ранньодевонської іхтіофауни відбувалося під дією сукупного впливу історичних, палеогеографічних та палеоекологічних чинників. Результатом еволюційного розвитку на початок девонського періоду склалася низка високорангових таксонів морських хребетних, які скористалися сприятливими тектонічними та палеогеографічними змінами у тропічному і екваторіальному широтних поясах – зокрема, утворенням нового материка Лаурусії. Для представників локальних ендемічних фаун демерсальної зони виникла можливість розширення своїх ареалів, оскільки протяжність неперервного прибережного мілководдя значно збільшилась. Відбувалися обміни мігрантами між сусідніми

регіональними фаунами. Все це супроводжувалось еволюцією екосистем, утворенням і освоєнням нових екологічних ніш. Як наслідок, маємо свідчення більших чи менших проявів філетичної радіації для таксонів різного рангу у фаунах різних регіонів. Якщо для додевонського часу кількість відомих таксонів у всіх без винятку групах хребетних була обмежена, то ранній девон для більшості з них був позначений різким ростом кількості таксономічних одиниць. Формування подільської регіональної іхтіофауни повною мірою ілюструє ці тренди глобальних біотичних змін у ранньому девоні.

1. Афанасьєва О. Б. Подкласс Osteostraci. Остеостраки // Л. И. Новицкая и О. Б. Афанасьєва (ред.) Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Беспозвоночные и древние рыбы. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – Москва, 2004. – С. 210-267.
2. Войчишин В. К. Таксономічне розмаїття фауни панцирних безщелепних Поділля в палеозоогеографічному контексті // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2011. – Т. 27. – С. 143-156.
3. Грант В. Эволюционный процесс: Критический обзор эволюционной теории. – Москва, 1991. – 488 с.
4. Еськов К. Ю. Удивительная палеонтология: история Земли и жизни на ней. – Москва, 2008. – 312 с.
5. Каратаюте-Талимаа В., Мярсс Т. Подкласс Thelodonti. Телодонты / Л. И. Новицкая и О. Б. Афанасьєва (ред.). Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Беспозвоночные и древние рыбы. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – Москва, 2004. – С. 12-68.
6. Лебедева Н. В., Дроздов Н. Н., Кривоуццкий Д. А. Биологическое разнообразие. – Москва, 2004. – 432 с.
7. Лопатин И. К. Зоогеография. 2-е изд. – Минск, 1989. – 318 с.
8. Мярсс Т., Эйнасто Р. Распределение вертебрата в разнофациальных отложениях силура Северной Прибалтики // Изв. АН Эст.ССР. – 1978. – Т. 1. – С. 16-22.
9. Новицкая Л. И. Подкласс Heterostraci. Гетеростраки / Л. И. Новицкая и О. Б. Афанасьєва (ред.). Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Беспозвоночные и древние рыбы. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – Москва, 2004. – С. 69-207.
10. Новицкая Л. И. Эволюция таксономического разнообразия беспозвоночных на родовом и видовом уровнях (Heterostraci: отряды Cyathaspidiformes, Pteraspidoformes) // Палеонтол. журн. – 2007. – 3. – С. 33-46.
11. Ронов А. Б. Трансгрессии и регрессии морей на континентах в фанерозе (количественный анализ) // Стратиграф. Геол. Корреляция. – 1994. – 2, № 6. – С. 64-76.
12. Сорохтин О. Г., Чилингар Д. В., Сорохтин Н. О. Теория развития Земли. Происхождение, эволюция и трагическое будущее. – Ижевск, 2010. – 752 с.
13. Янин Б. Т. Палеобиогеография. – Москва, 2009. – 256 с.
14. Allen J.R.L. and Tarlo L.B. The Downtonian and Dittonian facies of the Welsh Borderland // Geological Magazine. – 1963. – 100, № 2. – P. 129-155.
15. Andreev P., Coates M., Shelton R., Cooper P., Smith P. & Sansom I. Upper Ordovician chondrichthyanlike scales from North America // Palaeontology. – 2015. – 58 (4). – P. 691-704.
16. Blicek A. and Elliott D.K. Pteraspidoforms (Vertebrata), the Old Red Sandstone, and the special case of the Brecon Beacons National Park, Wales, U.K. // Proceedings of the Geologists' Association. – 2017. – 128 (3). – P. 438-446.
17. Blicek A. and Janvier P. Silurian vertebrates. In: M.G. Bassett, P.D. Lane and D. Edwards (eds.) Murchison Symposium: Proceedings of an International Conference on the Silurian System // Special Papers in Palaeontology. – 1991. – 44. – P. 345-389.

18. Blicek A.R.M., Karatajūtė-Talimaa V.N. and Mark-Kurik E. Upper Silurian and Devonian heterostracan pteraspidomorphs (Vertebrata) from Severnaya Zemlya (Russia): a preliminary report with biogeographical and biostratigraphical implications // *Geodiversitas*. – 2002. – 24. – P. 805-820.
19. Blom H., Märss T., Miller C.G. Silurian and earliest Devonian birkeniid anaspids from the Northern Hemisphere // *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. – 2001. – 92 (3). – P. 263-323.
20. Choo B., Zhu M., Zhao W., Jia L., and Zhu Y. The largest Silurian vertebrate and its palaeoecological implications // *Sci. Rep.* – 2014. – 4. – P. 5242.
21. Denison R.H. Revised Classification of Pteraspidae with Description of New Forms from Wyoming // *Fieldiana (Geology)*. – 1970. – 20. – P. 1-41.
22. Donoghue P.C.J. and Smith M.P. The anatomy of *Turinia pagei* (Powrie) and the status of the Thelodonti // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*. – 2001. – 92. – P. 15-37.
23. Elliott D.K. A new subfamily of the Pteraspidae (Agnatha, Heterostraci) from the Upper Silurian and Lower Devonian of Arctic Canada // *Palaeontology*. – 1983. – 27 (1). – P. 169-197.
24. Ferrón H.G. and Botella H. 2017 Squamation and ecology of thelodonts // *PLoS ONE*. – 2017. – 12 (2).
25. Halstead L.B. The heterostracan fishes // *Biological Reviews*. – 1973. – 48. – P. 279-332.
26. Janvier P. Les Céphalaspides du Spitzberg. Anatomie, phylogénie et systématique des Ostéostracés siluro-dévonien. Révision des Ostéostracés de la Formation de Wood Bay (Dévonien inférieur du Spitzberg). – Paris: CNRS, 1985. – 240 p.
27. Janvier P. Early Vertebrates. – Clarendon Press, Oxford. – 1996. – 393 p.
28. Janvier P. Early vertebrates and their extant relatives // *Early Vertebrates*. – Oxford University Press. – 1998. – P. 123-127.
29. Janvier P. and Blicek A. The Silurian-Devonian agnathan biostratigraphy of the Old Red Continent / J.A. Long (ed.). *Paleozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography*. – London, 1993. – P. 67-86.
30. Märss T. The structure of growth layers of Silurian fish scales as potential evidence of environmental changes // *Academia*. – 1992. – 1. – P. 41-48.
31. Martinez-Perez C., Dupret V., Manzanares E. & Botella H. New data on the Lower Devonian chondrichthyan fauna from Celtiberia (Spain) // *Journal of Vertebrate Paleontology*. – 2010. – 30 (5). – 2010. – P. 1622-1627.
32. Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. *Fishes of the World*. – 5th ed. – Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, 2016. – xli + 706 p.
33. Sansom I.J., Smith M.M. & Smith M.R. The Ordovician radiation of vertebrates / Ahlberg P.E. (ed.). *Major Events in Early Vertebrate Evolution: Palaeontology, Phylogeny, Genetics and Development*. – Taylor & Francis, London, 2001. – P. 156-171.
34. Scotese C.R., Bambach R.K., Barton C., van Der Voo R., and Ziegler A.F. Paleozoic base maps // *Journal of Geology*. – 1979. – 87. – P. 217-277.
35. Smith M.P., Donoghue P.C.J. & Sansom I.J. The spatial and temporal diversification of Early Palaeozoic vertebrates // *Special Publications. Geological Society*. – 2002. – 194. – P. 69-72.
36. Turner S., Jones P.J., Draper P.J. Early Devonian thelodonts (Agnatha) from the Toko Syncline, western Queensland, and a review of other Australian discoveries // *Australian Geology & Geophysics*. – 1981. – 6. – P. 51-69.
37. Turner S. Monophyly and interrelationships of the Thelodonti / Chang M.-M., Liu Y.-H. & Zhang G.-R., eds. *Early Vertebrates and Related Problems of Evolutionary Biology*. – Science Press, Beijing, 1991. – P. 87-119.
38. Turner S. Early Silurian to Early Devonian thelodont assemblages and their possible ecological

- significance / A.J. Boucot; J. Lawson. Palaeocommunities, International Geological Correlation Programme 53, Project Ecostratigraphy, Final Report. – Cambridge University Press, 1999. – P. 42-78.
39. Turner S. and Tarling D. Thelodont and other agnathan distributions as tests of Lower Palaeozoic continental reconstructions // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 1982. – 39. – P. 295-311.
40. Voichyshyn V. New osteostracans from the Lower Devonian terrigenous deposits of Podolia, Ukraine // *Acta Palaeontologica Polonica*. – 2006. – 51. – P. 131-142.
41. Voichyshyn V. The Early Devonian armoured agnathans of Podolia, Ukraine // *Palaeontologia Polonica*. – 2011. – 66. – 211 p.
42. Voichyshyn V.K. Devonian Fish Fauna. – Lviv, 2015. – 310 p. (Scientific collections of the State Natural History Museum; Issue 5).
43. Voichyshyn V. and Szaniawski H. Acanthodian jaw bones from Lower Devonian marine deposits of Podolia, Ukraine // *Acta Palaeontologica Polonica*. – 2012. – 57 (4). – P. 879-896.
44. Voichyshyn V. and Szaniawski H. New ischnacanthiform jawbones from the Lower Devonian of Podolia // *Acta Palaeontologica Polonica*. – 2018. – 63 (2). – P. 327-339.
45. Wilson M.V.H. and Märss T. Thelodont phylogeny revisited, with inclusion of key scale-based taxa // *Estonian Journal of Earth Sciences*. – 2009. – 58 (4). – P. 297-310.

Державний природознавчий музей НАН України, Львів
e-mail: vicv1415@gmail.com

Voichyshyn V. K.

Vertebrate fauna genesis in the Middle Paleozoic Podolian paleobasin

The formation of the Early Devonian ichthyofauna occurred under the combined influence of historical, paleogeographic and paleoecological factors. A consequence of evolutionary development at the beginning of the Devonian period arose a number of high-ranking taxa of sea vertebrates, which actively colonized the shallow water basins of new continent Laurussia. For representatives of local endemic faunas there was an opportunity to expand their habitats. There were exchanges of migrants between neighboring regional faunas. All this was accompanied by the evolution of ecosystems, the formation and development of new ecological niches. Early Devonian for most groups of vertebrates was marked by a sharp increase in the number of taxonomic units. The formation of Podillya regional ichthyofauna illustrates these trends of global biotic changes in that time.

Key words: *ichthyofauna, faunogenesis, paleogeography, paleoecology, Early Devonian, Podillya.*