

УДК 567.432:4:551.734(477.8)

РАНЬОДЕВОНСЬКІ ТАФОІХТІОКОМПЛЕКСИ ПОДІЛЛЯ

В. К. Войчишин

Державний природознавчий музей НАН України, вул. Театральна, 18, 290008 Львів, Україна

Одержано 31 травня 1996

Раннедевонские тафоихтиокомплексы Подолии. Войчишин В. К. — Рассмотрены тафоихтиокомплексы морских (Ягильница Стара, Добровляны, Залищыкы) и терригенных (Устечко, Городныця, Зарывынцы) отложений нижнего девона Подолии. Высказываются соображения относительно условий их формирования, а также тенденций изменения в подолевских отложениях девона.

К л ю ч е в ы е с л о в а: бесчелюстные, ихтиофауна, тафокомплекс, нижний девон, Подолье.

The Tapho-fishassemblages from Lower Devonian Podolia. Voichyshyn V. K. — The tapho-fishassemblages from marine (Jagilnyca Stara, Dobrivlany, Zalischyky) and non-marine (Usteczko, Horodnyca, Zaryvynyci) deposits of Podolian Lower Devonian were considered. Qualitative and quantitative composition of vertebrate remains in the tapho-assemblages mainly depends on facial conditions under which the including rocks were formed. Deep-water (off-shore) marine deposits are replaced by shallow-shelf and lagoonal (near-shore) ones, the number and variety of fishfaunal remains increase, the improvement of their state of preservation is marked. Reverse tendency is gradually observed when the marine deposits are replaced by non-marine ones. The tapho-assemblages of marine deposits consist mostly of the vertebrate microfossils. Macroremains of ichthyofauna can be found more often with the decrease of deposits depth. Practically in the terrigenous deposits the vertebrate fossils are represented by macroremains only because the microremains are inaccessible for study. The richest palaeozoic tapho-fishassemblages of Podolia which are timed to the epoch of replacement of marine deposits by terrigenous ones (Ivanie horizon — the base of Dniester series), are mixed, i. e. They include the fauna representatives of both salt and fresh waters. The remains of sea dwellers dominate in the earliest of such assemblages, but in due course the share of salt-water dwellers has diminished in favour of fresh-water fauna representatives.

К е у w o r d s: agnathans, ichthyofauna, tapho-assemblage, Lower Devonian, Podolia

Поняття тафокомплекс визначає сукупність решток давно вимерлих організмів, зосереджених у певному геологічному тілі або літологічній одиниці (верстві, шарі, лінзі тощо), а також відображає умови формування цієї сукупності. Оскільки можливість вивчення відкладів, що вміщують викопні рештки, в горизонтальній площині часто обмежена, а робоче поле має точковий характер, для позначення місця сукупності скам'янілостей у відкладах доцільно ввести поняття локалітету. Важливим для коректної реконструкції палеобіоценозів є те, що належність до одного тафокомплексу не обов'язково свідчить про належність до одного біокомплексу, хоч і не заперечує цього (Геккер, 1954).

Рештки панцирної палеоіхтіофауни умовно ділять на мікро- і макрозалишки. У вигляді мікрозалишків на Поділлі як правило представлені ранньодевонські риби (Gnathostomi), зовнішній покрив яких (за винятком представників класу Placodermi), так само як і телодонтів (Agnatha, Thelodonti), складався з дискретних панцирних елементів — шкірних зубців, тессер тощо, які після загибелі носія втрачали зв'язок між собою і розсіювалися по морському дну. Макрозалишки в основному належать до представників агнат з підкласів Heterostraci (циатаспіди і птераспіди) та Osteostraci, оскільки їх зовнішній покрив являв собою консолідований панцир, що був або суцільним (остеостраки), або ж складався з набору пластинок (гетеростраки). Саме панцирні безщелепні складають основну частину відомих на сьогодні видів ранньодевонської іхтіофауни Поділля.

Тафоіхтіокомплекси морських відкладів. Незважаючи на те, що рештки палеоіхтіофауни на Поділлі зафіксовані ще у верхах силуру, тафоіхтіокомплекси всієї товщі морських відкладів (борщівський, чортківський, значна частина іванівського горизонтів) нижнього девону склалися майже повністю з мікрозалишків телодонтів та риб. Починаючи з чортківського горизонту у відкладах відмічені також дрібні уламки панцирів гетеростраків (Agnatha, Heterostraci) (Обручев, Каратаюте-Талимаа, 1968); при цьому, з бігом геологічного часу спостерігалася стійка тенденція до зростання кількості та різноманітності, а також до поліпшення стану збереження решток хребетних у цих відкладах.

У зв'язку із сказаним, значний інтерес становлять тафокомплекси морських відкладів з макрозалишками хребетних. Таким є тафоіхтіокомплекс с. Ягільниця Стара, який за віком відноситься до іванівського часу. Матеріали з цього місцезнаходження, що зберігаються у фондах Державного природознавчого му-

зею НАН України, були зібрані В. Зихом в 1934 р., представлені численними уламками щитів, їх відбитками, а також ядрами панцирів гетеростраків, вміщеними в алевритистих аргілітах або вапняках. Характер порід вказує на їх морське походження. Фаціальні умови утворення цих відкладів, а також незначні розміри агнат у даному місцезнаходженні, сприяли збереженню у ряді випадків непошкоджених панцирних поверхонь, або навіть цілих панцирів. Видовий склад комплексу представлений переважно циатаспідами (ряд *Cyathaspidi-formes*) — *Ctenaspis kiaeri* Zych, *Irregulareaspis stensioi* Zych, *Poraspis siemiradzki* (Zych) та, можливо, *P. sturi* (Alth). Крім циатаспід, тут знайдені досить численні, малі за розмірами (порядку 2–4 см завдовжки) дорсальні та вентральні щити птераспід (ряд *Pteraspidi-formes*) невизначеної родової приналежності. Висловлено припущення (Blieck, 1984) про їх належність до *Podolaspis* (у нашому розумінні — *Parapteraspis*) ?-*lata* (Stensio). З цього ж місцезнаходження відомі нечисленні ядра (панцирний покрив відсутній) вентральних і, рідше, дорсальних платівок середніх (6–10 см) розмірів, які теж належали птераспідам невстановлених таксонів, а також два маленькі екземпляри *Zascinaspis* ?-*sp.*

Тафоіхтіокомплекс з Ягільниці Старої без сумніву морського типу. На це вказує як характер відкладів, у яких він виявлений, так і сукупність встановлених у ньому видів. Для нього характерні дві особливості. По-перше, це, за винятком небагатьох екземплярів, дуже малі розміри щитів птераспід. Складається враження, що вони, разом із співрозмірними їм панцирами циатаспід, були певним чином відсортовані. Іншими словами, величина переважної кількості захоронених тут щитів агнат одноманітно мала. Причому, якщо серед циатаспід мова йде про дефінітивні особини, то птераспіди представлені, очевидно, ювенільними організмами. Серед решток, поза дорсальними та вентральними, зовсім відсутні інші платівки панцира птераспід, наприклад, ростральні чи орбітальні. Отже, ймовірно, тут могло бути перезахоронення панцирних елементів, які відсортувалися і осіли на певній, однаковій в силу більш-менш однакової їх маси (розмірів), відстані від первинного захоронення. Дрібніші пластинки, чи уламки панцира, очевидно, могли бути віднесені течією далі, і розсіятись або захоронитись разом, однак уже в іншому місці. Ті ж відносно крупні рештки птераспід, про які вже згадувалось (ядра вентральних і дорсальних пластинок), теж були перевідкладені, проте до місця повторного захоронення вони, можливо, вже не переносилися течією у товщі води, а (внаслідок більшої ваги) перекочувались по дну, втративши при цьому панцирний покрив.

Друга особливість даного тафоіхтіокомплексу полягає у якісному складі представленої тут фауни. Ягільниця Стара — єдине з досі відомих місцезнаходжень, де виявлено більше одного виду циатаспід. Усі інші знахідки представників (видів) цієї групи є спорадичними, поодинокими. Ця обставина ще більше посилюється тим фактом, що усі досі відомі екземпляри *Ctenaspis kiaeri* походять саме з Ягільниці Старої. Даний тафоіхтіокомплекс унікальний ще й в тому плані, що є єдиним місцезнаходженням, де різноманітність циатаспід у видовому відношенні, а також їх чисельність, домінують над аналогічними показниками птераспід. Треба сказати, що “унікальність циатаспідного комплексу” із Ягільниці Старої носить дещо спекулятивний характер. Нам не відомі інші подібні комплекси, однак це не означає, що їх не існувало взагалі. У морських відкладах додністровської епохи макрозалишки безщелепних трапляються рідко, але це, мабуть, свідчить не стільки про убогість іхтіофауни взагалі, скільки про несприятливі умови накопичення решток агнат (наприклад, глибоководність відкладів тощо). На користь цього твердження можна навести той факт, що після *Irregulareaspis skalskiensis* Novitskaya, єдиний екземпляр якого описаний з верхів силуру* (Новицкая, 1986), наступні знахідки

*Точніше, з верхів скальського горизонту силуру відслонення у с. Дністрове (колишні Вовківці). Разом з нечисленними шкірними зубцями акантод, цей фрагмент є найдавнішим залишком вертебрал, знайденим на території України.

ірегуляреаспідів (і циатаспід взагалі) відомі аж з відкладів іванівського горизонту, тобто ні у борщівському, ні у чортківському горизонтах вони поки що не виявлені*. Тим не менше, наведений вище аналіз тафокомплексу Ягільниці Старої свідчить про певний еволюційний розквіт циатаспід у іванівському часі.

На відміну від циатаспід, немає скільки-небудь переконливих доказів на користь належності птераспід, представлених у тафокомплексі Ягільниці Старої, до мешканців басейнів з певною солоністю води. Незважаючи на те, що у пізніші часи птераспід, очевидно, були мешканцями прісних (проточних) вод, в цілому цій групі напевне була властива певна евригалінність, і, отже, у випадку даного тафоіхтіокомплексу вони могли бути супутниками циатаспід не лише у тафо-, але й у біоценозі. Такого висновку можна дійти і з наступного міркування: збереженість панцирного покриву щитів птераспід згаданого тафокомплексу не відрізняється від такої у циатаспід, отже шлях (чи його протяжність) перших з них від місця загибелі до місця захоронення і перезахоронення не надто відрізнявся від шляху останніх; іншими словами, обидві групи гетеростраків мешкали разом або недалеко одна від одної.

У місцезнаходженні Заліщики можна розрізнити принаймні два тафокомплекси. Перший з них зосереджений у вапняках, надзвичайно багатих на мікрозалишки іхтіофауни. Тут присутні рештки більшості відомих для Поділля видів телодонтів, численні рештки акантод та артродір, дрібні уламки панцирних покривів гетеростраків (зокрема, птераспід), а також фрагменти черепашок остракод. Однак у цьому тафокомплексі досить рідко зустрічаються макрозалишки безщелепних, як правило, у вигляді вентральних платівок птераспід. Проте з місцезнаходження у Заліщиках відомі достатньо повні ядра панцирів агнат, які, разом із цілими або майже цілими ядрами черепашок остракод вміщені у вапняках із значною домішкою глини. Ці породи формувалися у значно спокійніших, ніж попередні, умовах, що сприяло кращій збереженості скам'янілостей. Тому їх умовно можна об'єднати у другий тафокомплекс. Для нього характерні щити досить численних невеликих (з панциром завдовжки 6–8 см) птераспід, в основному *Podolaspis podolica* (Alth), зафіксований також фрагмент панцира *Larnovaspis* sp. Треба зазначити, що макрозалишки агнат в іванівському горизонті рідко досягають таких розмірів, як у низах дністровської серії, навіть якщо брати до уваги один і той же вид. Можливо, ця величина залежить в основному від фаціальних умов утворення відкладів, і не пов'язана з реальними розмірами представників відповідних іхтіофаун.

У Добрівлянах серед макрозалишків агнат знайдені найдавніший з *Osteostraci* Поділля *Parameteoraspis dobrovlensis* Afanassieva (Афанасьєва, 1991), щити *Poraspis sturi*, а також екземпляр ще не описаного виду циатаспід. Як ці знахідки співвідносяться з вапняковим тафоіхтіокомплексом Добрівлян, аналогічним заліщицькому, невідомо.

Відсутність точної прив'язки матеріалів з вказаних місцезнаходжень до розрізу відслонення не дозволяє провести детальний аналіз тафокомплексів. У цьому випадку можна лише говорити про явну зміну умов формування даних комплексів.

Тафоіхтіокомплекси теригенних відкладів. Ще більше змінюються ці умови при переході від іванівського до дністровського часу. Це пов'язано з тим, що відклади останнього почали формуватися головним чином з принесених із суходолу прісними водами (ріки, паводки) матеріалів (пил, пісок, змитий ґрунт). Для аналізу тафокомплексу важливе значення мають наступні обставини:

а) відклади стали більш грубозернистими — відносно м'які морські карбонатні породи змінились теригенними (кварцеві алевроліти та пісковики); ця обставина (зокрема, для решток морських агнат) поряд із збільшенням шляху (з ріки

* Фрагменти панцирів *Poraspididae* gen. indet. вказуються для чортківського горизонту Поділля (Обручев, Каратаюте-Талимаа, 1968).

в море) та динаміки (течія рік) транспортування відмерлих хребетних (для прісноводних агнат), негативно вплинула на стан збереженості викопних решток: панцирний покрив або руйнується цілком, або ж стираються його верхні шари;

б) виявилось неможливим дослідити породи цих відкладів стосовно вміщених у них мікрозалишків, оскільки аргіліти, алевроліти та пісковики не піддаються хімічному препаруванню;

в) масове перенесення теригенного матеріалу прісними водами (пил та пісок могли також здуватися у морський басейн вітрами, але еоловий фактор навряд чи міг відігравати суттєву роль у процесі осадоагроадаженія) супроводжувалося змивом решток представників прісноводної фауни; в результаті тафоіхтіокомплекси дністровського часу (можливо, меншою мірою й іванівського) могли містити одночасно панцирні елементи мешканців прісних, пересолених та нормальносолоних (лагунних і відкритоморських) вод.

Устечківська світа. Низи дністровської серії (устечківська світа) найбагатші макрозалишками панцирних вертебрал серед усього подільського розрізу нижнього девону, і не лише кількісно, а й з огляду на різноманітність життєвих форм та видового складу. В межах устечківського часу можна спостерігати майже повний спектр морфологічних типів цефаласпід (*Osteostraci*) Поділля, від найменшого з вивчених досі *Mimetaspis concordis* Voichyshyn (2 см довжини) до одного з найкрупніших — “*Zenaspis*” *podolica* (Balabai) (порядку 15 см), від опуклощитних, з розвиненими дорзальними шипами *Pattenaspis rogalai* (Balabai) та “*Cephalaspis*” *microlepidota* Balabai (Афанасьева, Войчишин, 1991), до представників роду *Benneviaspis* з широкими плоскими щитами, взагалі позбавлених шипа, від “класичного” підковоподібного *Heraspis kozłowskii* (Zych) до “*Cephalaspis*” cf. *acutirostris* Stensio, передній край щита якого витягнутий у рострум. Не менш розмаїті тут і птераспідиди, ряд видів яких (*Dnestraspis firma* Novitskaya, *Djurinaspis prima* Novitskaya та ін.) описаний лише з устечківської світи. Крім того, тут ще зустрічаються представники циатаспід (*Poraspis sturi*). Звертає на себе увагу та обставина, що у червоноколірних піщано-глинистих породах (фація “олд-реду”), на відміну від тих, що їм передували (вапняки), різко зростає і чисельність макрозалишків. Може скластися враження, що всі ці зміни спостерігаються завдяки винятково “новому” фактору утворення тафоіхтіокомплексів — інтервенції прісноводної фауни агнат. Однак слід пам’ятати, що нормальноморські відклади (зокрема, у нашому випадку, вапняки) доіванівського та іванівського часу формувалися на більших глибинах, ніж теригенні відклади у дністровську епоху. Тому більш чи менш крупні рештки (макрозалишки) мешканців прибережної смуги моря рідко потрапляли у зону накопичення морських відкладів. Проте вони захоронялися (і перезакоронялися) у тій же прибережній смузі, у якій жили, куди також зносилися рештки вертебрал з опріснених та прісних водою. Цим, зокрема, вірогідно слід пояснювати і багатство тафоіхтіокомплексів у низах дністровської серії.

Іхтіофауна устечківського часу з достатньою повнотою відображена у тафо-комплексах з сіл Устечка та Городниці.

В Устечко досить детально вивчено два “рибноносних” горизонти — “*Poraspis sturi*” (з тафоіхтіокомплексом однойменної назви) та “*Mimetaspis concordis*” (з тафоіхтіокомплексами “*Mimetaspis*”, “*Benneviaspis*”, “*Zenaspis*” і “*Zascinaspis*”), вертикальне віддалення між якими становить приблизно 15–20 м.

У першому з них, розташованому нижче, рештки іхтіофауни зустрічаються досить часто, але їх залягання в породі носить безсистемний, хаотичний характер, хоч просторова орієнтація панцирів нормального (“прижиттєвого”) типу. Вміщуюча порода має вигляд перервного проверстка, потужність якої може не перевищувати кількох міліметрів, а рештки іхтіофауни представлені собою дрібними і, загалом, малоінформативними уламками; якщо ж видима потужність проверстка досягає 5–10 см, то в його межах спорадично трапляються відносно цілі панцири чи їх крупні фрагменти. Домінуючими породами на цьому рівні є червоні аргіліти різного ступеня міцності, переважно верстуваті, але серед них трапляються також мало-потужні проверстки масивних відмін. Саме у цих останніх рибовмісний шар стає

потужнішим, і саме тут зустрічаються відносно краще збережені скам'янілості.

Даний рівень представлений, серед птераспід, видами *Zascinaspis heintzi* (Brotzen), *Parapteraspis plana*, *Podolaspis podolica*, звідси ж походить екземпляр, що належить, очевидно, до нової родини ряду Pteraspidoformis. Усі названі види зустрічаються поодинокими але порівняно добре збереженими дефінітивними екземплярами, які легко ідентифікуються. З цефаласпід тут виявлені окремі дорсальні щити *Pattenaspis rogalai*, *Heraspis kozłowskii*, "*Zenaspis*" *podolica*, можливо, також *Stensiopelta pustulata* Janvier. В цілому вони збережені значно гірше за птераспід, очевидно, зокрема, через свої відносно крупні розміри (крім *Pattenaspis*). Особливістю даного рівня є поширення у ньому відбитків чи ядер (рідко з фрагментами панцира) дорсальних та вентральних щитів пораспід (*Poraspis sturi*). Ці рештки теж не утворюють скупчень і зустрічаються окремими екземплярами, але у кількісному відношенні вони переважають всі інші разом узяті.

Другий "рибоносний" горизонт устечківської світи є збірним. Він представлений чотирма локальними скупченнями решток іхтіофауни (тафокомплексами), в силу приблизно однакової висоти їх залягання у відслоненні відносно рівня "*Poraspis sturi*". Ці тафоіхтіокомплекси, мабуть, є одновіковими (про що свідчить і подібність їх видового складу), але формувалися вони, очевидно, за дещо відмінних седиментаційних умов.

Тафоіхтіокомплекс "*Mimetaspis*", названий так за знахідкою в ньому 6 екземплярів *Mimetaspis concordis* (Войчишин, 1994), характеризується досить багатою іхтіофауною. Тут відмічені гетеростраки — *Podolaspis podolica*, *Dnestraspis firma*, *Zascinaspis heintzi*, *Z. sp.*, ?-*Belgicaspis crouchi* (Lankester), *Weigeltaspis altha* Brotzen, остеостраки (крім вже згаданого *Mimetaspis*) — *Stensiopelta pustulata*, *Pattenaspis rogalai* та "*Zenaspis*" *podolica*, з риб — *Kujdanowiaspis sp.* (Placodermi). Даний тафокомплекс представляє собою чітко виражену лінзу з рештками вертебрал, яка простягається по горизонталі приблизно на 1,5–2 м, з потужністю в центральній частині до 4 см. Рештки іхтіофауни представлені тут у вигляді дрібних і середніх уламків панцирів, вентральних та дорсальних щитів, окремих ростральних, іноді орбітальних, платівок птераспід, маленьких головотулубних щитів (*Mimetaspis*) або фрагментарних решток панцира остеостраків часом із залишками скульптури екзоскелету (*Stensiopelta*, *Pattenaspis*). Просторова орієнтація скам'янілостей безсистемна. Очевидно це скупчення пов'язане з динамічним наміванням решток хребетних у заглибленні дна поблизу русла основної течії (перезахоронення).

Тафоіхтіокомплекс "*Benneviaspis*" умовно виділений в описаній лінзі, в 1 см над сукупністю "*Mimetaspis*". Даний комплекс, на відміну від попереднього, відзначається поодинокими відносно добре збереженими панцирами переважно остеостраків (*Benneviaspis whitei* Belles-Isles & Janvier, *Stensiopelta pustulata*, *Pattenaspis rogalai*, *Zychaspis granulatus* Voichyshyn (Войчишин, у друці), "*Cephalaspis*" cf. *acutirostris*). Серед гетеростраків тут відмічені *Zascinaspis heintzi* та *Weigeltaspis altha*. Формування цього тафокомплексу відбувалося, вірогідно, у більш спокійних седиментаційних умовах, оскільки порода тут має дрібнозернисту структуру, із значною домішкою глинистих елементів. Можливо, для ряду екземплярів дане місце було місцем первинного захоронення (на що вказує прижиттєва орієнтація панцирів у поєднанні із непоганою збереженістю в ряді випадків панцирного покриву).

Обидва тафокомплекси із згаданої лінзи у фауністичному плані досить подібні. Тварини, чії рештки в них представлені, мешкали, очевидно, у прісних, відносно спокійних водах і належали до придонної фауни, проте більшість з них вела рухливий спосіб життя (про це свідчать загалом невеликі розміри тварин, полегшені панцирі, розвинена мускулатура хвостового відділу, широка сплюснена форма тіла у *Benneviaspis* і *Zascinaspis*, що дозволяла при плаванні використовувати підйомну силу донних течій).

Дві інші сукупності решток іхтіофауни з другого "рибоносного" горизонту відкладів у с. Устечко є значно біднішими кількісно та якісно від попередніх, хоч у даних ділянках відслонення (локалітетах) детально обстежено не менший обсяг породи. Одна з них представлена лише двома екземплярами остеостраків — *Zychaspis*

siemiradzki Janvier та “*Zenaspis*” *podolica* — дуже стертими, практично позбавленими не лише зовнішнього, але й середнього шару панцирного покриву рештками голово-тулубних щитів. Жодних інших слідів решток безщелепних у даному локалітеті, складеному сіро-зеленими алевролітами, не виявлено. Інша сукупність (тафокомплекс) містить, разом з фрагментами панцирів риб (*Kujdanowiaspis* sp.) численні ядра та відбитки дорсальних платівок *Zascinaspis heintzi*, серед яких також знайдено один екземпляр *Larnovaspis*?-sp. Панцирний покрив у всіх цих решток не зберігся, однак не внаслідок стирання при посмертному перенесенні течіями, оскільки на відбитках щитів у породі чітко проявляються деталі зовнішньої скульптури екзоскелету (відбитки дентинових гребінців). Рештки агнат у цьому тафокомплексі розташовані поруч або накладені один на одному, дорсальним щитом донизу або догори, із різною орієнтацією по горизонталі. Очевидно, відбувалося, більшою чи меншою мірою, масове відмирання засцінаспісів.

Матеріал по панцирних безщелепних, зібраний у кар’єрах с. Городниця, походить в основному з осипу. “Рибоносні” породи тут представлені червоними аргілітами та пісковиками (як і в Устечко), а також світло-сірими пісковиками. Видовий спектр іхтіофауни цього місцезнаходження майже такий же як і з обох “рибноносних” горизонтів у с. Устечко, але різноманітністю поступається останнім. На відміну від Устечко, в Городниці не відмічено представників роду *Poraspis* (і взагалі будь-яких циатаспід). Це може бути пов’язано з певними відмінами екологічних умов, на тлі яких формувались ці тафокомплекси (наприклад, наявність в Устечко і відсутність в Городниці спокійних солоноватих “лиманних” вод). Зате значно чисельнішими в Городниці є “*Zenaspis*” *podolica* (Osteostraci) та *Larnovaspis major* (Zych) (Heterostraci).

Хмельська та стрипська світи. З хмельського часу відомий тафоіхтіокомплекс із світло-сірих пісковиків нижньої частини кар’єру у с. Заривинці. Рештки іхтіофауни в даному локалітеті трапляються рідко і представлені майже виключно ядрами та відбитками панцирів (як правило, вентральних та дорсальних платівок) *Althaspis elongata* (Zych). Крім цього, тут відмічені фрагменти пластинок артродір (Placodermi). Скульптура панцирів вірогідно стерта піском в процесі неодноразового перезахоронення. Очевидно альтаспіси були представниками прісноводної фауни.

У відкладах хмельської світи зовсім відсутні циатаспіди. У зв’язку з цим можна висловити припущення, що вони були мешканцями прибережних мілін відкритого чи лагунного типу з солоними чи солоноватими водами. На користь цього свідчать невеликі розміри панцирів цих тварин, які отже не могли достатньо ефективно боротися з річковими та дельтовими течіями, а також та обставина, що в устечківських відкладах, які утворювались в умовах опріснених лагун, досі вірогідно знайдені представники лише одного, очевидно більш евригалінного, виду пораспід (*Poraspis sturi*).

Слід зазначити, що всі види, відомі з хмельської та стипської світ, мають високий рівень спеціалізації. Великі, 14–18 см завдовжки, альтаспіси набирають видовжених торпедоподібних форм. У них витягується ростральна платівка, значно збільшується довжина відхиленого назад дорсального шипа. Ці види були пристосовані до рухливого способу життя, стрімкого плавання та активного протистояння течії. З іншого боку бачимо крупних, широкощитних, сплосчених у дорсовентральному напрямі *Brachipteraspis* та *Europrotaspis*, які очевидно трималися ближче дна водойм, а завдяки своїм досить крупним розмірам та мускулатурі тулубохвостового відділу могли успішно перетинати ділянки зі значною течією. Згаданими морфологічними спеціалізаціями завершується еволюційний розвиток цих гілок птераспід, оскільки останні їх знахідки за часом майже співпадають з завершенням історії ряду Pteraspidoformes (Новицкая, 1986).

Подібних пристосувань до змінених умов існування набули і цефаласпіди. У хмельській та стрипській світах вони майже виключно представлені сплосченими дорсовентрально бенневіаспідами (Афанасьева, 1991), які, порівняно з

Benneviaspis whitei з устечківської світи, збільшились у розмірах (до 12 см ширини у *Benneviaspis zuchi* Afanassieva), хоч і не досягли такої величини, як їх родичі зі Шпіцбергена. Як і у широкощитних птераспід, сплющений панцир *Benneviaspis* та *Citharaspis* мав певні гідродинамічні переваги, дозволяючи використовувати динаміку течій для руху у потрібному напрямі. Натомість ми більше не бачимо видів, серед птераспід чи серед цефаласпід, котрі мали б вертикальний, чи близький до такої орієнтації дорсальний гребінь або шип. Очевидно, він втратив своє функціональне значення пасивного захисту, а в умовах більш чи менш швидкої течії радше перешкоджав, ніж допомагав остійному плаванню агнат.

Висновки. Якісний і кількісний склад решток хребетних у тафокомплексах нижнього девону Поділля в основному залежить від фаціальних умов утворення вміщуючих порід. При зміні глибоководних морських відкладів на мілководні шельфові та лагунні зростає кількість та різноманітність решток іхтіофауни, відмічається поліпшення стану їх збереження. Зі зміною морських відкладів на теригенні поступово спостерігається зворотня тенденція.

Тафоіхтіокомплекси морських відкладів складаються головним чином з мікрозалишків хребетних. Із зменшенням глибини утворення відкладів у тафокомплексах все частіше потрапляють макрозалишки іхтіофауни. В теригенних відкладах практично представлені лише останні, оскільки мікрозалишки недоступні для вивчення.

Найбагатші палеозойські тафоіхтіокомплекси Поділля, що відносяться до епохи зміни морських відкладів на теригенні (іванівський горизонт — низи дністровської серії), є змішаними, тобто складаються з представників фауни як солоних так і прісних вод. Якщо в перших таких тафокомплексах домінують рештки морських мешканців, то з часом частка останніх зменшується на користь представників прісноводної фауни.

Афанасьева О. Б. Цефаласпиды Советского Союза (Agnatha). — М., 1991. — 144 с.

Афанасьева О. Б., Войчишин В. К. К ревизии подольских остеоостраков // Палеонтол. журн. — 1991. — № 2. — С. 65–72.

Войчишин В. К. Новый представитель рода *Mimetaspis* (Agnatha) з нижнього девону Поділля // Палеонтол. зб. — 1994. — № 30. — С. 19–24.

Войчишин В. К. Новый представитель рода *Zuchaspis* (Agnatha) з дністровської серії (ранній девон) Поділля // Палеонтол. зб. (у друку).

Геккер Р. Ф. Наставление для исследований по палеоэкологии. — М.: Изд-во АН СССР, 1954. — 40 с.

Новицкая Л. И. Древнейшие бесчелюстные СССР. Гетеростраки: циатаспиды, амфиаспиды, птераспиды. — М., 1986. — 160 с.

Обручев Д. В., Каратаютте-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.

Blicek A. Les Heterostraces Pteraspidoformes, Agnathes du Silurien-Devonien du continent Nord-Atlantique et des blocs avoisinants: Systematique, phylogenie, biostratigraphie, biogeographie. — Paris, 1984. — 199 с.