

Міністерство освіти і науки України
Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича
Географічний факультет
Кафедра фізичної географії, геоморфології та палеогеографії

Викопні земноводні (Amphibia) у печерних відкладах заходу України
як палеоекологічні індикатори.

Кваліфікаційна робота
Рівень вищої освіти - перший (бакалаврський)

Виконала:

студентка IV курсу, 401 групи,
спеціальність 106 – Географія

Цугуй Альона Миколаївна

Керівник:

доктор географічних наук, професор

Рідуш Богдан Тарасович

До захисту допущено
на засіданні кафедри
протокол №__від 2025 р.
Зав. кафедрою проф. Рідуш Б. Т.

Чернівці 2025

Анотація

Цугуй А.М. Викопні земноводні (Amphibia) у печерних відкладах заходу України як палеоекологічні індикатори.

Спеціальність: - 106 – Географія. Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича. Чернівці 2025 рік

Дипломна робота присвячена вивченню викопних земноводних у печерних відкладах заходу України як індикаторів палеоекологічних умов. Земноводні, завдяки своїй екологічній чутливості, виступають на місці біоіндикаторів зміни клімату, гідрологічного режиму та ландшафтного середовища минулих геологічних епох. У роботі здійснено аналіз таксономічного складу амфібій, їх морфологічних характеристик, поширення у стратиграфічних горизонтах та порівняння з аналогічними ознаками з інших регіонів Європи. Важливе місце займає вивчення тафonomії — процесів зберігання та збереження залишків у печерному середовищі.

Ключові слова: Викопні земноводні, Amphibia, печерні відклади, палеоекологія, біоіндикатори, тафномія, стратиграфія, біорізноманіття, палеоландшафт, карстові печери, палеоклімат, фауна плейстоцену, біогеографія, спелеологія, польові дослідження, західна Україна, фауністичні комплекси, екологічна реконструкція, палеонтологія, мікрофауна.

This thesis is devoted to the study of fossil amphibians found in cave deposits of Western Ukraine as indicators of palaeoecological conditions. Due to their ecological sensitivity, amphibians serve as valuable bioindicators of climate change, hydrological regimes, and landscape environments of past geological epochs. The work includes an analysis of the taxonomic composition of amphibians, their morphological characteristics, stratigraphic distribution, and comparison with similar findings from other regions of Europe. Special attention is given to taphonomy — the processes of burial and preservation of remains in cave environments.

Keywords: Fossil amphibians, Amphibia, cave deposits, palaeoecology, bioindicators, taphonomy, stratigraphy, biodiversity, palaeolandscape, karst caves,

palaeoclimate, Pleistocene fauna, biogeography, speleology, field research, Western Ukraine, faunal complexes, ecological reconstruction, palaeontology, adaptations, microfauna.

Кваліфікаційна робота містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів наукових досліджень інших авторів мають посилання на відповідне джерело.

_____ Альона ЦУГУЙ

(підпис)

ЗМІСТ

ВСТУП	5
РОЗДІЛ 1. ВАЖЛИВІСТЬ ВИВЧЕННЯ ПЕЧЕРНИХ ВІДКЛАДІВ	
13 1.1 Геолого-геоморфологічна та гідрогеологічна роль печер	
13 1.2 Археологічне та палеонтологічне значення печер.....	
15 1.3 Біологічне та екологічне значення печер.....	
17 1.4 Поширення печер.....	
20 Висновки до 1-го розділу	
	25
РОЗДІЛ 2.	
СИСТЕМАТИКА	28
Головні ряди земноводних	29
Земноводні Західної України	30
Основні проблеми у систематиці	32
Висновки до 2-го розділу	33
РОЗДІЛ 3. ТАФНОМІЯ ПЕЧЕРНИХ МІСЦЕЗНАХОДЖЕНЬ	
35 3.1 Тафномія на відкритих територіях.....	
37 3.2 Тафномія в печерах.....	
40 3.3 Як залишки потрапляють у печери	
41 3.4 Порівняння тафномії в печерах і на відкритому повітрі.....	
43 Висновки до 3-го розділу	
	48
РОЗДІЛ 4. ВИДИ ЗЕМНОВОДНИХ, ЗНАЙДЕНІ У ПЕЧЕРНИХ ВІДКЛАДАХ	
.....	50
4.1 Порівняння відкладів з України та інших країн.....	53
Висновки до 4-го розділу	59
ВИСНОВКИ	61
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	
	63

ВСТУП

Актуальність дослідження

Дослідження викопних земноводних (Amphibia) у печерних відкладах заходу України є вкрай актуальним для сучасної палеонтології та палеоекології. Земноводні, з їхньою проникною шкірою та залежністю від вологості, є надзвичайно чутливими індикаторами стану довкілля. Це дозволяє нам реконструювати давні зміни клімату, гідрологічного режиму та рослинного покриву з високою точністю, що є критично важливим для розуміння палеоекосистем.

Печерні відклади відіграють унікальну роль, виступаючи природними "архівами" палеонтологічних даних. Вони створюють ідеальні умови для збереження крихких решток дрібних хребетних, які рідко зустрічаються в інших типах осадових порід. Це дає нам можливість отримати безцінну інформацію про видовий склад та структуру давніх біоценозів.

Крім того, захід України має особливе біогеографічне значення, оскільки є перехрестям різних фауністичних комплексів. Вивчення викопних амфібій цього регіону може пролити світло на шляхи міграції видів, процеси адаптації та вплив минулих кліматичних змін на формування сучасних фауністичних угруповань. Розуміння того, як земноводні реагували на зміни в минулому, є фундаментальним для прогнозування майбутніх наслідків глобальних змін клімату та розробки ефективних стратегій збереження біорізноманіття.

Об'єктом дослідження є викопні рештки земноводних (Amphibia), виявлені у печерних відкладах на території заходу України. Сюди входять окремі кістки (такі як хребці, елементи кінцівок), зуби, фрагменти черепів, а також їхні асоціації, що свідчать про давнє існування та життєдіяльність цих тварин.

Предметом дослідження виступає палеоекологічна та палеобіогеографічна інформація, отримана шляхом аналізу викопних решток земноводних. Це включає: Таксономічний склад: Визначення видової та родової належності викопних амфібій для встановлення давнього біорізноманіття. Кількісні характеристики: Аналіз чисельності та співвідношення різних видів для реконструкції структури давніх амфібійних угруповань.

Морфологічний аналіз: Дослідження адаптивних особливостей будови кісток, що можуть вказувати на палеоекологічні преференції (наприклад, водний чи наземний спосіб життя).

Палеогеографічне поширення: Реконструкція давніх ареалів видів та шляхів їхньої міграції.

Динаміка фауни: Аналіз змін у видовому складі та чисельності амфібій у різних стратиграфічних горизонтах для виявлення палеоекологічних подій та тенденцій.

Палеокліматичні реконструкції: Визначення давніх температур, рівнів вологості та сезонності на основі екологічних потреб існуючих та вимерлих видів земноводних.

Реконструкція палеоландшафтів: Відновлення типів давніх біотопів (наприклад, типів водойм, наявності лісового покриву чи відкритих просторів), де мешкали викопні амфібії, у взаємозв'язку з іншими компонентами фауни та флори печерних відкладів.

Метою дослідження є з'ясування палеоекологічного та палеобіогеографічного значення викопних земноводних із печерних відкладів заходу України шляхом аналізу їхньої таксономії та просторово-часового розподілу для реконструкції умов давнього середовища.

Основним завданням є комплексний аналіз викопних решток амфібій, виявлених у печерах заходу України. Передбачається аналіз таксономічного складу з метою визначення біорізноманіття, морфологічних особливостей кісток для виявлення екологічних адаптацій, кількісних характеристик фауни у стратиграфічному контексті для простеження змін біоценозів у часі. Також досліджується палеогеографічне поширення видів, що дозволяє зробити висновки про міграційні процеси, і проводиться аналіз палеокліматичних умов та палеоландшафтів, відображених у печерних відкладах.

Ключовими постатями у вивченні фауни печер стали Кость Татаринов і Георгій Бачинський, зокрема батрахофауни. Їхній внесок важко переоцінити, адже саме завдяки їхнім дослідженням печери почали сприймати не лише як

геологічні об'єкти, а й як середовище існування унікальних, у тому числі й вимерлих тварин.

Татаринов був одним із перших, хто системно вивчав викопних хребетних, знайдених у печерах західної України. Серед цих тварин були й амфібії — жаби, тритони, саламандри. Він описував, які саме види зустрічаються у викопному матеріалі, де саме їх було знайдено, і що це може сказати про колишній клімат, рослинність і ландшафт. Його дослідження допомогли краще зрозуміти, як змінювалась природа протягом тисячоліть і як печери зберігають цю інформацію.

Бачинський же зробив внесок з іншого боку — як фахівець з тафономії, тобто науки про те, як утворюються поховання тварин. Його роботи пояснюють, чому саме печери так добре зберігають рештки тварин, і як за цими рештками можна визначити вік і умови, в яких жила та чи інша тварина. Його методи дозволили з великою точністю датувати знахідки і краще зрозуміти роль печер у збереженні біологічної спадщини.

Під час написання цієї роботи авторка брала участь у польових палеонтологічних дослідженнях печерних відкладів України (печери Мартинівка, Баламутівський грот, Два Бички та похованій печері Вікно) та Польщі (печера Раніферова), а також у лабораторному опрацюванні матеріалів розкопок з печери Еміне-Баїр-Хосар.

Методи вивчення палеонтологічних решток у печерах. Палеонтологічні розкопки форма польових досліджень, спрямованих на виявлення, вилучення та подальший аналіз решток організмів, що існували в далекому минулому. У контексті печерних систем такі дослідження набувають особливого значення, оскільки саме печери, завдяки відносній стабільності мікрокліматичних умов (температури, вологості, відсутності світла та активного атмосферного впливу), створюють сприятливі умови для збереження органічних матеріалів протягом тривалих геологічних періодів. У печерних відкладах часто фіксуються як рештки викопної фауни, так і культурні артефакти, що зумовлює міждисциплінарний характер відповідних досліджень.

Методологія палеонтологічних розкопок у печерах базується на

дотриманні принципів стратиграфії, топографічної точності та мікро археології. Початковий етап передбачає збір і критичний аналіз геологічних, геоморфологічних та історичних даних з метою ідентифікації об'єктів, придатних для дослідження. Печери, що демонструють потенціал до виявлення викопних решток, підлягають попередньому польовому обстеженню, під час якого візуально фіксуються можливі рештки давньої фауни, натічних утворень або культурних відкладів.

Після підтвердження наукової доцільності розкопок, здійснюється їх підготовка: розмітка зони дослідження на умовні квадрати з точним закріпленням просторових координат та стратиграфічне зонування осадового профілю. У процесі розкопок використовується набір високоточних інструментів — шпателі, пензлі — з метою мінімізації механічного впливу на матеріал та збереження його просторового контексту. Будь-які виявлені об'єкти підлягають попередній фіксації, із зазначенням стратиграфічного горизонту, глибини залягання, морфологічних ознак та орієнтації у товщі відкладів.



Рис.1 Розкопки у залі Хом'яків у п. Буковинка 2019 рік (Фото Рідуш Б.)

Особливої уваги потребує процес консервації зразків безпосередньо у польових умовах. Зокрема, застосовуються методи зміцнення крихких решток за допомогою стрейч плівки та коробочок які надійно фіксують рештки, що

запобігає руйнуванню при транспортуванні. Після вибирання матеріалу проводиться його первинна наукова обробка, що включає лабораторне очищення, визначення таксономічної належності, а також ізотопне датування у разі наявності відповідних умов.

Уся інформація щодо перебігу розкопок фіксується в комплексній документації: складаються польові журнали, виконується фотографічна фіксація, створюються стратиграфічні схеми, тривимірні реконструкції розкопів (у тому числі з використанням ГІС-технологій або фотограмметрії). Це дозволяє зберегти просторово-часовий контекст знахідок, необхідний для подальшої реконструкції палеоекологічного середовища.

Промивка є одним із ключових етапів комплексного палеонтологічного дослідження печерних відкладів є промивка ґрунту, що дозволяє виявити дрібні залишки організмів, які не фіксуються під час стандартних розкопок. Такий метод застосовується з метою виділення мікрофауни, мікрофлори, фрагментів кісток дрібних ссавців, пташиних кісточок, зубів, мушель, вуглефікованих рослинних залишків, а також культурних об'єктів, таких як мікроліти чи дрібні артефакти.

Процедура промивки ґрунту передбачає добір контрольних проб з визначених стратиграфічних шарів печерного профілю. Важливою умовою є чітка фіксація обсягу та точного положення відібраного ґрунту, що забезпечує репрезентативність та дозволяє співвідносити результати з контекстом розкопок. Проби зазвичай беруться з горизонтів, де візуально не фіксується жодних помітних знахідок, однак є ймовірність накопичення мікрофауни.

Промивка здійснюється у кілька етапів. Спочатку зразки просіваються через ситову систему з комірками різного діаметру (зазвичай від 5 мм до 0,25 мм і менше). Після цього залишки на ситах промиваються великою кількістю води (часто з використанням механічного струшування або ручного перемішування) для відділення щільних мінеральних або органічних частинок. Отриманий залишок

висушується природним шляхом або в лабораторних умовах при контрольованій

температурі.



Рис.2 Проведення промивки (Фото Рідуш Б.)

Після завершення етапу промивки ґрунтових зразків, відібраних із печерних відкладів, дослідницький процес переходить до наступної критично важливої фази — перебирання решток. Цей етап дозволяє виявити дрібні рештки флори та фауни, які не піддаються виявленню під час безпосередніх польових розкопок.

Перебирання проводиться в лабораторних умовах, після повного висушування промитого матеріалу. Залишки, що залишилися на ситах, ретельно сортуються вручну за допомогою пінцетів, препарувальних голок і під лупою. У процесі сортування увага акцентується на виявленні залишків кісткових тканин, зубів дрібних ссавців, фрагментів черепів, скелетів птахів, панцирів комах, мушель молюсків, насіння та інших елементів органічного походження.



Рис.3 Проведення перебирання



Рис.4 Перебрані рештки

Усі знайдені об'єкти класифікуються за морфологічними ознаками, групуються за таксономічною належністю, а також фіксуються в польовій або лабораторній документації із зазначенням координат, глибини, стратиграфічного горизонту та об'єму дослідженої проби. У багатьох випадках результати

перебирання дають змогу встановити біоіндикаторні види, чутливі до певних кліматичних умов або середовища існування, що дає підстави для реконструкції палеоекологічної ситуації в печері на момент утворення відповідного шару.

Особливу цінність мають зуби мишоподібних гризунів, які відзначаються стійкістю до зовнішніх впливів і високою таксономічною інформативністю. За їхньою наявністю можна з великою точністю визначити геологічний вік осаду, співвідносити його з відомими палеофауністичними комплексами, а також зробити висновки про сезонність заселення печери й характер екосистеми.

РОЗДІЛ 1. ВАЖЛИВІСТЬ ВИВЧЕННЯ ПЕЧЕРНИХ ВІДКЛАДІВ

Печери – це унікальні природні порожнини в гірських породах, що формуються протягом тривалого часу під впливом геологічних, гідрогеологічних та геохімічних процесів. Вони є складними та динамічними геосистемами, які, незважаючи на свою прихованість від зовнішнього світу, тісно взаємодіють з поверхневими ландшафтами та відіграють важливу роль у формуванні рельєфу. У контексті сучасної географічної науки, печери розглядаються як інтегральні компоненти природного середовища, що відображають історію геоморфологічного розвитку, літологічні особливості та гідрогеологічний режим території.

1.1 Геолого-геоморфологічна та гідрогеологічна роль печер

Формування та морфологія печерних систем тісно пов'язані з тектонічною будовою території. Тріщини, розломи та зони зім'ятих порід, що утворилися внаслідок тектонічних рухів, стають основними шляхами для проникнення вод, які, в свою чергу, сприяють їх розширенню та утворенню підземних порожнин. Дослідження орієнтації та морфології печерних ходів, їхньої мережі та розташування дозволяє реконструювати напрямки тектонічних напружень, виявляти як давні, так і сучасні розломи, а також оцінювати інтенсивність тектонічних процесів у регіоні. Наприклад, вивчення тріщинуватості печерних мереж на Поділлі здійснюється з урахуванням структурного аналізу лабіринтів, дешифрування лінеаментів рельєфу та уявлення про планетарну (ротаційну) тріщинуватість, що дозволяє краще зрозуміти походження спелеоініціювальної тріщинуватості – початкових тріщин, які стали визначальними для подальшого розвитку печерних систем (Покалюк та ін., 2012). Отже, печери є своєрідними "геологічними атласами", що відображають історію тектонічних деформацій та структурні особливості земної кори.

Формування печер значною мірою залежить від літологічних особливостей гірських порід. Карстові печери, які є найбільш поширеними, утворюються в розчинних породах, таких як вапняки, доломіти, гіпси та солі. Хімічна взаємодія

води з цими породами призводить до їхнього розчинення та утворення порожнин різного розміру та форми. Вивчення мінерального складу стін печер, наявність специфічних мінеральних утворень, відомих як спелеотеми (сталактити, сталагміти, геліктити та інші), дозволяє ідентифікувати конкретні типи порід, у яких сформувалася печера, та оцінювати швидкість карстових процесів. Наприклад, в Українських Карпатах справжні карстові форми розвинені в ізольованих вапнякових брилах, які пронизані підземними порожнинами (Рідуш, 2010). Це яскраво демонструє критичну важливість вапнякових відкладів для розвитку карсту в цьому гірському регіоні.

Печери є невід'ємною частиною регіональних гідрогеологічних систем, слугуючи основними шляхами для підземних вод. Дослідження потоків води в печерах, їхнього хімічного складу (що відображає взаємодію води з породами), температури та швидкості дозволяє оцінювати обсяги підземних водних ресурсів, прогнозувати їх динаміку, а також виявляти потенційні джерела забруднення. Карстові водоносні горизонти є життєво важливими джерелами питної води для багатьох регіонів світу, тому їх вивчення та захист є пріоритетом. Аналіз четвертинних відкладів у печерах Українських Карпат дозволяє припустити, що у пліоцені – ранньому плейстоцені ці вапнякові брили складали більші карстові масиви з розгалуженою мережею водоносних горизонтів (Рідуш, 2010). Це підкреслює їхню роль у давніх гідрогеологічних системах.

Карстові печери є ключовими елементами для реконструкції геоморфологічного розвитку територій. Їх морфологія, розміри, глибина залягання, наявність відкладів та їхній склад дозволяють відтворити історію розвитку рельєфу, динаміку ерозійних та акумулятивних процесів протягом тривалих геологічних періодів. Морфологічний аналіз карстових форм в Українських Карпатах свідчить, що вони мають давній, щонайменше дочетвертинний вік початкового закарстування, яке активно розвивалося протягом антропогену (Рідуш- 2010). Це означає, що печери є важливими свідками тривалих процесів формування гірського рельєфу, інтенсивної денудації та карстогенезу. Вивчення карстових форм дає можливість оцінити

значну швидкість денудації вапнякових масивів протягом пізнього плейстоцену, що є важливим для розуміння ерозійних процесів у гірських регіонах (Рідуш, 2010). Цікаво, що великі карстові системи також можуть свідчити про давні морські рівні у віддалених регіонах, що підкреслює їхнє значення для глобальних геоморфологічних реконструкцій та палеогеографічних досліджень (Матвіїшина ін., 2016). Отже, карстові печери є безцінними індикаторами минулих геоморфологічних подій та процесів, що формували сучасний вигляд земної поверхні.

Особливу роль для палеокліматичних досліджень відіграють сталактити, сталагміти та інші спелеотеми – вторинні мінеральні утворення, що формуються в печерах. Вони утворюються шляхом поступового відкладення карбонату кальцію з розчинів, що просочуються крізь тріщини у гірських породах. Цей процес відбувається з надзвичайною повільністю, що дозволяє накопичувати інформацію про умови довкілля з високою роздільною здатністю.

1.2 Археологічне та палеонтологічне значення печер

Печери є одними з найважливіших об'єктів для палеонтологічних та археологічних досліджень, оскільки їхнє стабільне та захищене середовище сприяє збереженню органічних решток та культурних артефактів.

Унікальні мікрокліматичні умови печер (стабільна температура, вологість, відсутність світла, мінімальний вплив зовнішніх факторів) сприяють надзвичайній збереженості викопних решток тварин та рослин. Це дозволяє вченим знаходити скелети цілих організмів або їх добре збережені фрагменти, що рідко трапляються на поверхні. Наприклад, печери півдня Східної Європи, включаючи Україну та Молдову, відомі знахідками решток *Ursus spelaeus* (печерного ведмеда) та інших видів ведмедів. Загалом, рештки печерного ведмеда були виявлені у понад 40 печерах у всіх карстових регіонах (Рідуш, 2014). З 1998 року було відкрито кілька нових печерних місцезнаходжень, що містять залишки *U. spelaeus* та *U. arctos*, зокрема в печері Прийма І, яку доповнює список нових місцезнаходжень пізнього плейстоцену (Рідуш, 2014). Деякі з цих

знахідок дозволяють вивчати навіть ДНК давніх організмів, що відкриває нові можливості для розуміння їхньої еволюції та спорідненості. Вивчення цих решток дає можливість реконструювати склад палеофауни, визначити ареали розселення давніх видів, а також простежити їхню еволюцію та вимирання. Тафономічні дослідження печер дозволяють вивчати процеси накопичення, збереження та подальших змін органічних решток у печерах, що є критично важливим для правильної інтерпретації палеонтологічних даних (Рідуш, 2013).

Печери були природними укриттями для первісної людини протягом мільйонів років. Вони надавали захист від негоди, хижих тварин та ворогів, а також були місцем для проживання, приготування їжі, виготовлення знарядь праці та проведення ритуалів. Археологічні розкопки в печерах дозволяють виявляти багаточисельні стоянки, що містять кам'яні, кістяні та дерев'яні знаряддя праці, залишки вогнищ, кістки тварин, на які полювали, а також прикраси та предмети мистецтва.

На заході України перші палеолітичні та мезолітичні стоянки в печерах були відкриті між 1940 та 2004 роками (Мацкевий, 2005). Зокрема, зимовий мисливський табір у гроті Прийма I, розташований за 40 км на південь від Львова, належить до муст'єрського типу раннього палеоліту. Тут були знайдені чотири точкові знаряддя та відщеп, остеологічні рештки печерного ведмеда та людські кістки, датовані 45600 ± 450 роками до н.е. за радіовуглецевим методом (Ki-4583) (Мацкевий, 2005). Інші мисливські табори, як-от у скельному навісі Прийма I, датуються пізнім граветом (14200-1300 років до н.е. за 5 датами), а сім інших таборів належать до орін'якської традиції (з датуванням 27200-11800 років до н.е. за 4 датами), що свідчить про тривале та різноманітне використання печер давніми людьми (Мацкевий, 2005).

Відносна захищеність культурного шару пам'яток у печерах від згубної дії природних та антропогенних факторів сприяла кращій збереженості, особливо органічних решток, у порівнянні з відкладами на позапечерних територіях. Це дозволяє вченим отримувати більш повну та деталізовану інформацію про

повсякденне життя, технології, дієту та соціальні структури давніх суспільств.

Наскельне мистецтво – малюнки та гравюри на стінах печер – є ще одним безцінним джерелом інформації про духовний світ та світогляд первісних людей. Ці твори мистецтва, що датуються десятками тисяч років, відображають уявлення давніх людей про навколишній світ, їхні вірування, обряди та міфи.

1.3 Біологічне та екологічне значення печер

Знахідки викопної фауни та флори, а також пилковий аналіз відкладів у печерах, дозволяють вченим відтворити палеоекологічні умови, що існували в давні часи. Наприклад, видовий склад тваринних решток свідчить про типи рослинності, наявність водних джерел та кліматичні умови. Кількість і вік решток печерних ведмедів в одеських печерах свідчить про їхні міграції, пов'язані з кліматичними змінами в Європі (Рідуш, 2014). Це допомагає зрозуміти, як зміни клімату та навколишнього середовища впливали на біорізноманіття та на життя давніх людей. Наприклад, тафономічні дослідження дозволяють реконструювати процес формування кісткових скупчень у печерах, що є важливим для вивчення взаємодії між видами та їхнім середовищем (Рідуш, 2013).

Умови в печерах кардинально відрізняються від поверхневих: повна відсутність світла, постійна температура та висока вологість, обмеженість харчових ресурсів. Ці фактори спричинили еволюцію унікальних адаптацій у печерних організмів. Наприклад, багато спелеобіонтів (організмів, що постійно живуть у печерах) втратили зір, розвинувши натомість інші чуття – дотик, нюх, слух. Вони також часто мають депігментацію (втрату забарвлення) та сповільнений метаболізм, що дозволяє їм виживати в умовах дефіциту їжі. Дослідження цих адаптацій відкриває нові горизонти в еволюційній біології та фізіології. У збірнику "Фауна печер України" розглядаються особливості печерних регіонів та умов існування біоти у підземеллях, аналізується рівень розвитку спелеобіологічних досліджень в Україні, а також особливості використання печер та стан їх охорони як місць оселення унікальної біоти (Загороднюк, 2004). У збірнику представлено нариси систематичних груп, що є

типовими мешканцями печер, у тому числі нематод, ракоподібних, павуків і кліщів, різних груп комах, амфібій, птахів і ссавців, що підкреслює багатство та різноманіття печерної фауни (Загороднюк, 2004).

Біорізноманіття печер є чутливим індикатором екологічного стану регіону. Оскільки печерні екосистеми відносно ізольовані та стабільні, вони надзвичайно вразливі до будь-яких зовнішніх впливів, таких як забруднення ґрунтових вод, зміни гідрологічного режиму, антропогенний тиск (наприклад, неконтрольований туризм або видобуток корисних копалин). Зникнення окремих видів спелеофауни або зміни в їхній популяції можуть свідчити про серйозні екологічні проблеми на поверхні. Тому моніторинг біорізноманіття печер є важливим інструментом для оцінки загального екологічного здоров'я території.

Багато видів, що мешкають у печерах, є рідкісними або ендемічними, тобто вони зустрічаються лише в певних печерних системах і ніде більше на Землі. Це робить печери критично важливими об'єктами для збереження біорізноманіття. Знищення або пошкодження печерної екосистеми може призвести до безповоротної втрати цих унікальних видів. Тому, створення природоохоронних територій, що включають печерні системи, та розробка ефективних стратегій їх охорони є пріоритетними завданнями. Збірник "Фауна печер України" також представляє анотований список печер, найважливіших для включення в екомережу, що свідчить про їхнє значення для збереження біорізноманіття (Загороднюк, 2004). Крім фундаментальних наукових досліджень, печери мають значний прикладний потенціал, що використовується в різних галузях.

Особливий мікроклімат печер здавна приваблював людей своїми цілющими властивостями. Спелеотерапія – це метод лікування, що базується на використанні унікальних фізико-хімічних властивостей печерного повітря. Спелеокамери або "соляні кімнати", що моделюють печерний мікроклімат, створюються для лікування та профілактики широкого спектру респіраторних захворювань, таких як бронхіальна астма, хронічний бронхіт, алергічні риніти. Повітря в печерах характеризується високою вологістю, стабільною температурою, відсутністю алергенів, пилу та бактерій, а також наявністю певних

мікроелементів та аероіонів, що сприятливо впливають на дихальну систему та загальний стан організму. Це робить печери цінним ресурсом для розвитку медичного туризму та оздоровлення населення.

Основні загрози печерним системам.

Антропогенний тиск: Зростання населення, урбанізація, промисловий розвиток та сільськогосподарська діяльність призводять до деградації навколишнього середовища, що безпосередньо впливає на печерні системи. Це може проявлятися у зміні гідрологічного режиму (зменшення або збільшення надходження води), забрудненні ґрунтових вод та повітря, що потрапляє в печери.

Туризм: Незважаючи на потенційну користь для розвитку регіонів, неконтрольований та масовий туризм може мати руйнівні наслідки для печер. Це включає:

Вандалізм: Залишення сміття, написи на стінах, пошкодження сталактитів та сталагмітів.

Зміна мікроклімату: Велика кількість відвідувачів може призвести до підвищення температури та вологості, що негативно впливає на крихкі мінеральні утворення та життєдіяльність спелеофауни.

Порушення біорізноманіття: Надмірний шум, світло та присутність людей можуть порушувати природний життєвий цикл печерних організмів, призводячи до їх зникнення.

Забруднення: Стічні води, пестициди та промислові відходи, що просочуються крізь ґрунт, можуть потрапляти в підземні водні системи та забруднювати печери. Це загрожувє не тільки унікальним печерним екосистемам, але й джерелам питної води, що поповнюються з цих систем.

Видобуток корисних копалин: Карстові райони часто є місцями видобутку вапняку, гіпсу та інших корисних копалин, що може призвести до руйнування печерних систем, зміни гідрологічного режиму та деградації ландшафту.

Недостатня обізнаність: Низький рівень екологічної свідомості населення та недостатня інформованість про цінність печер часто призводять до їх ненавмисного пошкодження.

Необхідність збереження печер як частини природної спадщини. Збереження печер є критично важливим з кількох причин:

Унікальність екосистем: Печери є притулком для унікальних видів, які більше ніде не зустрічаються.

Наукова цінність: Вони є безцінними архівами інформації про геологічну історію, кліматичні зміни, палеоекологію та еволюцію життя.

Культурна цінність: Багато печер містять археологічні знахідки, що свідчать про життя давніх людей, та наскельне мистецтво.

Естетична та рекреаційна цінність: Печери є об'єктами естетичного захоплення та можуть використовуватися для сталого туризму.

1.4 Поширення печер



Рис. 1.1. Карстово-спелеологічне районування України [36]

Східно-Європейська Карстова Країна:

Ця обширна карстова країна охоплює значні частини Східно-Європейської платформи. Її характерною особливістю є переважно пластовий тип карсту, що розвивається у відносно горизонтально залягаючих розчинних породах. Тут

домінуючими є гіпсовий, вапняковий та крейдовий карст, які нерідко перекриті потужними шарами четвертинних відкладів, роблячи багато печер прихованими від прямого спостереження.

У межах Дніпровсько-Донецької западини, що поєднує глибоку тектонічну депресію та її периферію, карст формується у різноманітних осадових породах, включаючи солі, гіпси, вапняки та мергелі різних геологічних епох. У Дніпровській карстовій області, зокрема в Переяслівському та Павлоградському районах, підземні порожнини, якщо вони й існують, часто заповнені водою або осадами. Тут переважають суфозійно-карстові форми ([Дублянський, Ломаєв, 1980](#)), такі як западини та провали, що утворюються внаслідок розчинення підстилаючих порід та винесення дрібноземистого матеріалу.

Водночас, Дніпровсько-Донецька карстова область відзначається домінуванням соляного карсту, пов'язаного з потужними соленосними товщами пермського та тріасового періодів, що залягають на значних глибинах. Полтавський карстовий район є одним з найяскравіших прикладів соляного карсту в Україні. Тут утворюються великі підземні порожнини — камери та галереї, які, проте, рідко мають природний вихід на поверхню. Провали та осідання земної поверхні в цьому районі часто є наслідком техногенних факторів, таких як видобуток нафти, газу або солі, що активізує процеси карстогенезу ([Дублянський, Ломаєв, 1980](#)). На відміну від цього, у Ніжинському карстовому районі, де карстові процеси пов'язані з мергелями та вапняками, печери здебільшого дрібні, часто заповнені осадами і важкодоступні.

Далі на схід, у Донецько-Воронезькій карстовій області, карст розвивається переважно у крейдових відкладах. Старобельський карстовий район відомий невеликими тріщинними печерами, що формуються вздовж тріщин та розломів у крейді. Однак, Сумський карстовий район вирізняється інтенсивним гіпсовим карстом, що призводить до утворення великих, часто гідрологічно активних печерних систем, які слугують дренажними шляхами для підземних вод ([Дублянський, Ломаєв, 1980](#)). У Новгород-Сіверському карстовому районі печери, якщо вони існують, тісно пов'язані з суфозійно-карстовими процесами,

що створюють численні западини.

Донецька складчаста споруда, або Донбас, характеризується складною складчастою та розломною будовою, що значно впливає на формування карсту. Тут карст часто має тріщинний та тріщинно-жильний характер, розвиваючись у вапняках та гіпсах карбонового періоду. У Північному карстовому районі Донецької карстової області печери тісно пов'язані з тектонічними порушеннями, такими як розломи та тріщини. Вони можуть бути як горизонтальними галереями, так і мати вертикальні елементи, включаючи колодязі та шахти (Дублянський, Ломаєв, 1980). Гідрологія цих печер часто залежить від умов гірських масивів та річкових долин. Південний карстовий район, також пов'язаний з карбовими відкладеннями, може мати печерні системи з різною морфологією, що залежить від ступеня метаморфізму порід та інтенсивності тектонічних порушень.

На Південному схилі Українського щита, де кристалічні породи не карстуються, карстові явища розвиваються в осадових породах, що їх перекривають, особливо на схилах та в тектонічних зонах. Добруджинська карстова область, розташована на крайньому півдні Одеської області, є продовженням карстових районів Румунії. Тут можуть бути як поверхневі, так і значні підземні печерні системи, часто пов'язані з гідрологією Причорномор'я. Причорноморсько-Азовська карстова область, що охоплює рівнинні території Причорномор'я та Приазов'я, має карст, переважно замаскований четвертинними відкладами, але значно розвинений у вапняках, черепашниках та гіпсах неогенового віку (Дублянський, Ломаєв, 1980). У Нижньдніпровському карстовому районі печери, як правило, невеликі і є результатом комбінованого впливу розчинення та винесення дрібноземистого матеріалу. Причорноморський карстовий район всесвітньо відомий Одеськими катакомбами, які, хоч і мають переважно антропогенне походження як каменоломні, тісно взаємодіють з природними карстовими процесами та підземними водами, що робить їх унікальним об'єктом для вивчення, а також джерелом складних інженерно геологічних проблем.

Однак справжнім діамантом Східно-Європейської карстової країни є Південно-Західний схил Українського щита, відомий як Поділля, завдяки його унікальним гіпсовим печерам, що входять до числа найдовших у світі. Тут карст розвивається переважно у гіпсах неогенового віку. Молдавсько-Подільська карстова область, що охоплює південно-західні частини Поділля, відзначається наявністю великих печерних систем у гіпсах, зокрема в Поднестровському, Припрутському та Кодимському карстових районах, де вони часто пов'язані з гідрогеологією місцевих річок, утворюючи карстові джерела та озера. Подільсько-Буковинська карстова область є одним з найважливіших карстових регіонів світу ([Дублянський, Ломаєв, 1980](#)), що служить еталоном для вивчення гіпсового карсту. У Придністровському Правобережному карстовому районі розташовані найдовші гіпсові печери світу, такі як Оптимістична, Озерна та Попелюшка. Їхня морфологія надзвичайно лабіринтова, зі складною мережею ходів, часто заповнених вторинними глинистими відкладами. Генезис цих печер пов'язаний з розчиненням гіпсу підземними водами, що надходять з вищерозташованих водоносних горизонтів та інфільтруються з поверхні. Східно-Подільський та Центрально-Подільський карстові райони також мають значні гіпсові печери, хоча їхні особливості можуть відрізнятися за глибиною залягання гіпсів та гідрогеологічним режимом. Придністровський Лівобережний карстовий район також містить гіпсові печери, але зі своїми унікальними гідрогеологічними умовами.

На рівнинних територіях Полісся, у Поліській карстовій області, карст пов'язаний з вапняками, мергелями та крейдою крейдового та палеогенового періодів, часто перекритими потужними піщаними та болотними відкладами. У Мало-Поліському, Східно-Волинському та Західно-Волинському карстових районах характерні невеликі, часто заповнені осадами, печери, а також численні карстові озера та заболочені ділянки, що свідчить про активну взаємодію з поверхневими водами.

На Скіфській плиті, або в Рівнинному Криму, карст розвивається у вапняках

та мергелях крейдового, палеогенового та неогенового віку. Хоча поверхневі карстові форми тут поширені (Дублянський, Ломаєв, 1980), великі підземні порожнини зустрічаються рідше, ніж у Гірському Криму. Західно-Тарханкутський карстовий район вирізняється морськими карстовими формами, такими як гроти, арки та ніші вздовж узбережжя, а також невеликими суфозійними провалами. У Центрально-Кримському та Альмінському карстових районах можна зустріти невеликі печери та провали.

На Українському щиті, хоча він складається переважно з некарстуючих кристалічних порід, карст може розвиватися у вапнякових або інших розчинних осадових відкладеннях, що залягають на його схилах, у тектонічних грабенах або в зонах глибоких розломів. Карст тут часто має неглибоке залягання та обмежене поширення. У Південно-Придніпровській карстовій області, зокрема в Приазовському, Придніпровському та Кіровоградському карстових районах, печери, якщо існують, можуть бути менш вираженими або замаскованими. Аналогічно (Дублянський, Ломаєв, 1980), у Північно-Придніпровській карстовій області, включаючи Новоград-Волинський, Уманський та Бердичівський карстові райони, можливі невеликі провали та джерела, а також печери, пов'язані з вапняковими відкладеннями.

Карпатська Карстова Країна: Вертикальні Виклики Гір

Карпатська карстова країна охоплює гірські території Українських Карпат. Тут карст розвивається в умовах складної складчастої структури, значних перепадів висот та інтенсивної ерозії. Це обумовлює формування переважно тріщинно-жильного карсту (Дублянський, Ломаєв, 1980), часто з розвитком вертикальних печер, таких як колодязі та шахти, на відміну від горизонтальних систем платформного карсту.

У Східно-Карпатській гірсько-складчастій споруді, зокрема в Закарпатській карстовій області, карст розвивається у вапняках та доломітах юрського, крейдового та палеогенового віку. У Тячівському та Мукачівському карстових районах характерними є тріщинні печери, що можуть мати значні вертикальні амплітуди. Вони часто розвинені в ізольованих вапнякових брилах, пронизаних

підземними порожнинами.

Прикарпатська карстова область, що охоплює передгір'я Карпат, містить карст, розвинений в осадових породах, включаючи солі та гіпси неогенового віку. Стебникський та Калущський карстові райони відомі своїми соляними родовищами. Карст тут переважно соляний та гіпсовий, що призводить до утворення специфічних галерейних печер та значних просідань, особливо в районах видобутку солі.

Найбільш високогірні та складчасті частини Карпат належать до Центрально Карпатської карстової області. У Складчасто-флішевому карстовому районі карст розвивається у вапнякових лінзах та прошарках серед переважно нерозчинних флішевих відкладень. Тут характерні невеликі, часто вертикальні печери, що формуються вздовж тектонічних тріщин та розломів, і можуть бути важкодоступними. Стрімчаківський карстовий район, з вапняковими стрімчаками, сприяє утворенню як поверхневих форм, так і вертикальних печер-колодязів та шахт, що часто відкриваються у важкодоступних скельних масивах. Нарешті, Рахівсько-Чивчинський карстовий район у вапняках Рахівського та Чивчинського масивів характеризується глибокими печерами та значними перепадами висот, що робить їх привабливими для спелеологічних досліджень.

Висновки до 1-го розділу

Печери, як складні та динамічні геосистеми, є об'єктами непересічного значення для широкого спектру наукових дисциплін. Системне узагальнення їхньої ролі дозволяє зробити висновок, що їх вивчення є фундаментальним для розуміння ключових природних процесів, що відбувалися на Землі протягом мільйонів років, а також для прогнозування майбутніх змін.

Геологічне значення печер полягає в їхній ролі як унікальних джерел інформації про тектонічні процеси, літологію, гідрогеологію та геоморфогенез. Вони дозволяють реконструювати давні ландшафти, динаміку водних потоків та тектонічні рухи, а спелеотеми слугують безцінними кліматичними архівами. Палеонтологічна та археологічна цінність печер є неперевершеною, оскільки вони зберігають викопні рештки флори та фауни, а також свідчення про життя та

культуру первісної людини, що дозволяє відновити палеоекологічні умови та хронологію людської історії. Біоспелеологічні дослідження розкривають унікальні адаптації організмів до екстремальних умов та підкреслюють значення печер як осередків біорізноманіття, що є індикатором екологічного стану регіону.

Прикладні дослідження печер демонструють їхній потенціал у медицині (спелеотерапія), астробіології (моделювання позаземних умов) та туризмі. Проте, реалізація цього потенціалу вимагає ретельного планування та впровадження принципів сталого використання, щоб мінімізувати негативний вплив на крихкі печерні екосистеми. Проблеми охорони печер, пов'язані з антропогенним тиском, забрудненням та неконтрольованим туризмом, вимагають негайних та скоординованих дій на національному та міжнародному рівнях. Створення національних парків, заповідників та впровадження ефективних природоохоронних заходів є ключовими для збереження цих унікальних природних об'єктів.

Перспективи подальших географічних та геоекологічних досліджень печерних систем полягають у подальшому розвитку інтегрованих, міждисциплінарних підходів. Це включає застосування новітніх технологій (ГІС, дистанційне зондування, 3D-моделювання) для картографування, моніторингу та візуалізації печерних систем. Поглиблене вивчення взаємозв'язків між поверхневими та підземними процесами, розробка моделей прогнозування змін у печерних екосистемах під впливом кліматичних змін та антропогенного навантаження, а також розширення досліджень спелеофауни та мікробіомів печер – є пріоритетними напрямками. Зрештою, популяризація знань про печери та підвищення екологічної свідомості суспільства є запорукою їхнього збереження для майбутніх поколінь та подальшого розвитку наукового потенціалу.

РОЗДІЛ 2. СИСТЕМАТИКА

Земноводні, або амфібії (*Amphibia*), є однією з найдавніших груп наземних хребетних, що характеризуються подвійним способом життя: вони здатні існувати як у водному, так і в наземному середовищі, що відображено у їхній назві. Ця група тварин займає проміжне положення між водними та наземними хребетними, що відображається в їхній морфології, анатомії та біологічних циклах (Ігнатенко, 2010, с. 5).

Основні ознаки земноводних: Гола, слизиста, позбавлена луски шкіра, яка відіграє важливу роль у газообміні (шкірне дихання) та водній регуляції. Наявність слизових залоз захищає шкіру від пересихання та патогенів. У деяких видів шкіра містить отруйні залози. Дихання здійснюється за допомогою легень (у дорослих форм), шкіри та слизової оболонки ротоглоткової порожнини. Личинки дихають зябрами (Ігнатенко, 2010, с. 5). Для більшості земноводних характерний метаморфоз – складний життєвий цикл, що включає водну личинкову стадію (пуголовки), яка дихає зябрами, та дорослу наземну форму. Личинки мають хвіст та відсутність кінцівок, які зникають або видозмінюються в процесі метаморфозу. Земноводні є пойкилотермними (холоднокровними) тваринами, їхня температура тіла залежить від температури навколишнього середовища. Кровоносна система представлена трикамерним серцем (два передсердя та один шлуночок) та двома колами кровообігу – великим та малим (легеневим) (Ігнатенко, 2010, с. 5).

Основні групи (ряди): Сучасні земноводні поділяються на три основні ряди (Ігнатенко, 2010): Безхвості (*Anura*), Хвостаті (*Caudata* або *Urodela*) та Безногі (*Apoda* або *Gymnophiona*).

2.1 Головні ряди земноводних

Безхвості (Anura)

Ряд **Безхвості** є найчисленнішим і найпоширенішим серед земноводних. Їхня адаптація до стрибків і різноманітних середовищ існування дозволила їм заселити практично всі континенти, крім Антарктиди.

Жаби (родина *Ranidae*): Характеризуються гладкою або слабогорбистою шкірою, відносно довгими кінцівками, що дозволяють їм добре плавати та

стрибати. Більшість видів прив'язані до водойм. Прикладами видів в Україні є жаба ставкова (*Pelophylax lessonae*), жаба озерна (*Pelophylax ridibundus*), жаба гостроморда (*Rana arvalis*), жаба трав'яна (*Rana temporaria*) (Писанець, 2007; Смірнов, 2014)

Ропухи (родина Bufonidae): Мають масивне тіло, суху, горбисту шкіру з великою кількістю отруйних залоз (паротидів) позаду очей. Пересуваються переважно повзанням або короткими стрибками. Менш прив'язані до води, ніж жаби. В Україні поширені ропуха звичайна (*Bufo bufo*), ропуха зелена (*Bufo viridis*), ропуха очеретяна (*Epidalea calamita*) (Писанець, 2007; Смірнов, 2014).

Квакші (родина Hylidae): Невеликі земноводні з гладкою шкірою та дисками на кінцях пальців, що дозволяють їм легко пересуватися по рослинах. Ведуть переважно деревний спосіб життя. В Україні зустрічається квакша звичайна (*Hyla arborea*) (Писанець, 2007; Смірнов, 2014).

Кумки (родина Bombinatoridae): Невеликі за розміром, мають бородавчасту шкіру з яскравим черевцем, яке слугує попереджувальним забарвленням. Ведуть переважно водний спосіб життя. Прикладами видів в Україні є кумка червоночерева (*Bombina bombina*) та кумка жовточерева (*Bombina variegata*) (Писанець, 2007; Смірнов, 2014).

Джерелянки (родина Alytidae): Раніше входили до родини Discoglossidae. Мають вертикальні зіниці. В Україні представлені джерелянкою гірською (*Alytes obstetricans*) (Писанець, 2007; Смірнов, 2014).

Хвостати (Caudata або Urodela)

Ряд Хвостаті включає земноводних, які зберігають хвіст протягом усього життя. Вони, як правило, більш повільні, ніж безхвості, і часто мешкають у водоймах або вологих наземних середовищах.

Тритони (родина Salamandridae, рід Triturus та Lissotriton): Мають видовжене тіло, чотири кінцівки та хвіст, сплющений з боків. Для розмноження більшість видів потребують водного середовища. Прикладами видів в Україні є тритон гребінчастий (*Triturus cristatus*), тритон звичайний (*Lissotriton vulgaris*), тритон карпатський (*Lissotriton montandoni*) та тритон дунайський (*Triturus*

dobrogicus) ([Писанець, 2007](#); [Смірнов, 2014](#)).

Саламандри (родина Salamandridae, рід Salamandra): Мають яскраве попереджувальне забарвлення (чорне з жовтими або помаранчевими плямами), що вказує на наявність токсинів у шкірних виділеннях. В Україні зустрічається саламандра плямиста (*Salamandra salamandra*) ([Писанець, 2007](#); [Смірнов, 2014](#)).

Безногі (Apoda або Gymnophiona)

Цей ряд земноводних представлений червоподібними, сліпими або майже сліпими тваринами, що мешкають у ґрунті тропічних і субтропічних регіонів. Вони повністю відсутні у фауні України ([Ігнатенко, 2010](#); [Писанець, 2007](#)).

2.2 Земноводні Західної України

Західна Україна, що включає Карпати, Закарпаття та Поділля, є регіоном з високим біорізноманіттям земноводних завдяки різноманіттю ландшафтів, кліматичних умов та наявності гірських систем. Тут зустрічається значна частина видів, характерних для України, а також деякі специфічні гірські та передгірні форми.

Поширення земноводних у регіоні тісно пов'язане з наявністю специфічних біотопів та екологічних умов, які забезпечують їхні потреби на різних стадіях життєвого циклу.

Коротко про середовища їхнього життя: Земноводні потребують доступу до води для розмноження, оскільки їхні яйця не мають захисної оболонки від висихання, а личинки є водними організмами ([Ігнатенко, 2010, с. 5](#)). Тому водойми, такі як озера, річки, ставки, болота, струмки та калюжі, є критично важливими для їхнього існування ([Курек та ін., 2021, с. 10](#)). Дорослі особини можуть мешкати в різноманітних наземних біотопах, включаючи ліси, луки, поля, сади та навіть урбанізовані території, за умови наявності достатньої вологості та прихованих укриттів ([Курек та ін., 2021, с. 10](#)).

Гірські ландшафти (Карпати, Закарпаття): Гірські регіони Західної України характеризуються високою вологістю, різноманіттям водних джерел (гірські струмки, потічки, тимчасові водойми), що створює сприятливі умови для багатьох видів земноводних. Тут поширені види, адаптовані до низьких

температур і проточної води, такі як саламандра плямиста (*Salamandra salamandra*), яка надає перевагу прохолодним, вологим лісам (Андріїшин та ін., 2019), та тритон карпатський (*Lissotriton montandoni*), що є ендеміком Карпат і розмножується у гірських водоймах (Писанець, 2007). Кумка жовточерева (*Bombina variegata*) також є типовим мешканцем гірських регіонів, зустрічаючись у невеликих, часто тимчасових водоймах, потічках та калюжах (Смірнов, 2014). Жаба трав'яна (*Rana temporaria*) широко поширена в гірських лісах і на луках (Некросова, Марущак, 2023).

Лісові ландшафти: Ліси забезпечують земноводних укриттями, джерелами їжі та вологим мікрокліматом. У широколистяних і змішаних лісах Західної України, зокрема на Поділлі та в передгір'ях Карпат, мешкають такі види як ропуха звичайна (*Bufo bufo*), жаба гостроморда (*Rana arvalis*), квакша звичайна (*Hyla arborea*). Квакша, завдяки присоскам на пальцях, успішно освоює деревний ярус (Некросова, Марущак, 2023). У лісових масивах також часто зустрічаються тритони – тритон звичайний (*Lissotriton vulgaris*) та тритон гребінчастий (*Triturus cristatus*), які використовують лісові ставки, калюжі та навіть болота для розмноження (Писанець, 2007, с. 45-51).

Болота та водно-болотні угіддя: Болота, ставки, річки та інші постійні або тимчасові водойми є основними місцями розмноження більшості видів земноводних. Жаби ставкова (*Pelophylax lessonae*) та озерна (*Pelophylax ridibundus*) є домінантними видами у цих біотопах (Некросова, Марущак, 2023). Кумка червоночерева (*Bombina bombina*) також віддає перевагу стоячим або слабопроточним водоймам з густою рослинністю (Писанець, 2007). Ці території є також важливими кормовими угіддями та місцями зимівлі для багатьох амфібій.

2.3 Основні проблеми у систематиці

Систематика земноводних України, як і в багатьох інших регіонах, стикається з певними труднощами, що ускладнюють точне визначення деяких видів. Ці проблеми часто пов'язані з наявністю гібридних форм, морфологічною мінливістю та криптичними видами.

Гібридогенні комплекси: Найбільш яскравим прикладом є комплекс зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex), що включає жабу ставкову (*Pelophylax lessonae*), жабу озерну (*Pelophylax ridibundus*) та їхній гібридогенний нащадок – жабу їстівну (*Pelophylax esculentus*). Жаба їстівна є гібридом, що розмножується шляхом геміклонального розмноження, при якому один з батьківських геномів виключається під час гаметогенезу. Це призводить до складнощів у ідентифікації на основі лише морфологічних ознак, оскільки гібриди можуть бути дуже схожими на батьківські види. Для їх точного визначення часто необхідні генетичні дослідження, такі як каріотипування або аналіз ДНК (Писанець, 2007).

Криптичні види та морфологічна подібність: Деякі види можуть бути морфологічно дуже подібними, але генетично відрізнятися, утворюючи так звані криптичні види. Наприклад, серед тритонів існують групи, де зовнішні ознаки можуть бути недостатніми для точної ідентифікації без детального аналізу морфометричних даних або молекулярно-генетичних маркерів (Писанець, 2007).

Індивідуальна та географічна мінливість: Широка індивідуальна мінливість у межах одного виду, а також географічна мінливість, може ускладнювати визначення. Наприклад, забарвлення та візерунок саламандри плямистої може дещо відрізнятися в різних частинах її ареалу (Писанець, 2007). Це вимагає від дослідників знання регіональних особливостей морфології видів.

Мінливість у розмірах та пропорціях: Розміри та пропорції тіла земноводних можуть значно варіювати залежно від віку, статі, умов середовища та регіону проживання, що також додає складності у визначенні.

Застарілі таксономічні уявлення: У деяких випадках у літературі можуть зустрічатися застарілі таксономічні класифікації, які не відповідають сучасним даним молекулярної філогенетики, що може призводити до плутанини при порівнянні даних з різних джерел. Наприклад, певні роди або підроди можуть бути переглянуті або розділені на нові таксони.

Ці проблеми вимагають від герпетологів використання комплексного підходу до ідентифікації, який включає не лише морфологічний аналіз, але й

сучасні методи молекулярної біології та біоакустики, а також детальний аналіз ареалів поширення (Смірнов, 2014).

Висновки до 2-го розділу

Земноводні є унікальною групою хребетних, що адаптувалися до життя як у водному, так і в наземному середовищі, про що свідчать їхні ключові морфологічні та біологічні ознаки, включаючи шкірне дихання та складний метаморфоз. Фауна земноводних України представлена двома основними рядами – Безхвостими (Anura) та Хвостатими (Caudata), тоді як Безногі (Apoda) в межах країни відсутні. Кожен ряд включає види з характерними адаптаціями до різних біотопів: від водних мешканців, таких як жаби та тритони, до більш наземних ропух і деревних квакш.

Західна Україна, з її різноманітними ландшафтами, включаючи Карпати, Закарпаття та Поділля, є ключовим регіоном для вивчення земноводних, оскільки тут зустрічається значна частина видового розмаїття амфібій України. Особливо цінними є гірські види, такі як саламандра плямиста та тритон карпатський, що мають обмежені ареали та специфічні вимоги до середовища існування. Поширення видів тісно корелює з наявністю водних об'єктів для розмноження та наземних укриттів для дорослих особин, що підкреслює важливість збереження водних та лісових екосистем.

Незважаючи на значні досягнення у вивченні земноводних, систематика деяких видів залишається складною, зокрема через існування гібридогенних комплексів, як-от у зелених жаб (*Pelophylax esculentus* complex), а також наявність криптичних видів та значної індивідуальної й географічної мінливості. Ці проблеми вимагають подальших досліджень із залученням сучасних молекулярно-генетичних методів для уточнення таксономічного статусу та розмежування видів. Збереження земноводних та їхніх природних середовищ є критично важливим для підтримання біорізноманіття регіону, особливо враховуючи їхню чутливість до змін навколишнього середовища та зростаючий антропогенний тиск.

РОЗДІЛ 3 ТАФОНОМІЯ ПЕЧЕРНИХ МІСЦЕЗНАХОДЖЕНЬ

Тафonomia — це фундаментальний розділ палеонтології, який зосереджується на вивченні всіх процесів, що відбуваються з організмами від моменту їхньої смерті до перетворення на викопні рештки або до повного руйнування (Савельєв та ін., 2019). Цей термін, введений радянським палеонтологом І. А. Єфремовим у 1940 році. Тафonomia, таким чином, охоплює весь комплекс посмертних трансформацій біологічних матеріалів. Це включає в себе початкові етапи — загибель організму, його розклад (деградація м'яких тканин) та скелета, а також подальші процеси, такі як транспортування решток (переміщення водою, вітром, льодом), їхнє захоронення в осадах, діагенез (фізико хімічні зміни, що призводять до скам'яніння), і нарешті, ерозію або повторне оголення викопних решток (Савельєв та ін., 2019). Кожен з цих етапів залишає свій унікальний "слід" на викопних матеріалах, що дозволяє дослідникам реконструювати посмертну історію організму.

Після загибелі організму його залишки піддаються впливу численних факторів, які можуть як сприяти збереженню, так і призводити до повного руйнування. Ці фактори традиційно поділяють на біотичні та абіотичні, і їхня взаємодія визначає долю посмертних решток (Савельєв та ін., 2019).

Біотичні процеси

Діяльність мікроорганізмів: Бактерії, гриби та інші мікроорганізми є головними агентами розкладу м'яких тканин та органічних компонентів кісток. Їхня активність залежить від наявності кисню, вологості та температури. В аеробних умовах розклад відбувається швидко, тоді як в анаеробних (безкисневих) він значно уповільнюється (Савельєв та ін., 2019).

Діяльність детритофагів: Безхребетні, такі як комахи (наприклад, личинки мух), черви, а також деякі ракоподібні, харчуються органічними рештками, прискорюючи їхнє руйнування.

Діяльність падальників та хижаків: Великі тварини, такі як ссавці (вовки, гієни, ведмеді) та птахи (сови, орли, круки), часто розчленовують туші,

розгризають кістки, переносять їх на значні відстані, що призводить до фрагментації та дисперсії скелетних елементів (Маза, Стефаняк та ін. - 2020). Сліди зубів, кігтів та сліди травлення можуть бути виявлені на кістках, надаючи цінну тафономічну інформацію.

Абіотичні процеси — це вплив неживих факторів навколишнього середовища:

Фізичне вивітрювання: Включає руйнівну дію води (дощ, річки, повені), вітру (абразія піском), льоду (замерзання-відтавання), що призводить до розтріскування, фрагментації та абразії кісток (Савельєв та ін., 2019).

Хімічні реакції: Розчинення кісткового матеріалу кислотами (наприклад, гуміновими кислотами ґрунту), окислення, деградація органічних компонентів кісток (колагену) під впливом хімічно агресивних середовищ.

Температура та вологість: Екстремальні коливання температури та вологості прискорюють розклад та механічне руйнування кісток. Стабільні умови, навпаки, сприяють збереженню.

Механічний вплив: Переміщення решток водними потоками, зсуви ґрунту, обвали в печерах, а також проростання коренів рослин через кістки можуть спричинити їхнє фізичне пошкодження та фрагментацію (Mazza et al., 2020).

Комплексна взаємодія цих біотичних та абіотичних факторів визначає, наскільки повно та в якому стані збережуться органічні залишки, і чи матимуть вони шанс стати частиною викопного літопису.

Значення тафономії для палеонтологічних досліджень, особливо для вивчення викопних решток земноводних, є величезним і багатогранним. Без глибокого розуміння тафономічних процесів, інтерпретація палеонтологічних даних може бути помилковою, що призведе до неточних висновків про давнє життя.

Корекція систематичних помилок: Тафономія дозволяє відрізнити біологічні процеси (наприклад, хижацтво, природну смерть) від посмертних (наприклад, руйнування водою, перенесення) (Іванівна, 2024). Це допомагає уникнути

неправильних висновків про склад давніх біоценозів та взаємодії між видами. Наприклад, скупчення кісток в печері може бути результатом діяльності хижаків, а не місцем природної загибелі популяції.

Оцінка повноти викопного літопису: Викопний літопис є неповним, оскільки не всі організми, що жили в минулому, збереглися у вигляді скам'янілостей. Тафономія допомагає оцінити ступінь цього викривлення, пояснюючи, чому одні види або їхні частини представлені краще, ніж інші. Це дозволяє коригувати оцінки давнього біорізноманіття (Смірнов, 2014).

Реконструкція давніх екосистем та умов середовища: Характер збереження решток (наприклад, ступінь фрагментації, наявність слідів розкладу, посмертного перенесення) може надати цінну інформацію про умови, в яких організм загинув та був похований. Це допомагає реконструювати палеоклімат, тип водойм, швидкість осадонакопичення та інші фактори навколишнього середовища.

Діагностика палеопатології та життєдіяльності: Тафономія дозволяє відрізнити патологічні зміни кісток, що виникли за життя тварини, від посмертних пошкоджень, спричинених тафономічними процесами.

Ідентифікація місць концентрації викопних решток: Розуміння тафономічних пасток (наприклад, печер, бітумних ям) допомагає палеонтологам ефективніше планувати пошукові роботи та знаходити нові місцезнаходження з добре збереженими скам'янілостями.

Для земноводних, чий скелет часто є крихким і складається з дрібних елементів, тафономія є особливо критичною. Вона дозволяє зрозуміти, за яких умов могли зберегтися їхні рештки, і які фактори сприяли або перешкоджали їхній фосилізації, що є ключовим для реконструкції давніх ареалів та еволюції цих тварин.

3.1 Тафономія на відкритих територіях

На відміну від захищених умов, які пропонують печери, відкриті території, включаючи поверхню землі та неглибокі осадові відкладення, є значно менш сприятливими для довгострокового збереження органічних решток. Природне

середовище тут характеризується інтенсивним впливом атмосферних та біологічних факторів, що призводять до швидкої деградації.

Атмосферні опади: Дощ, сніг, град спричиняють фізичне вивітрювання кісток, вимивання дрібних фрагментів, а також можуть переносити рештки на значні відстані, розпорошуючи їх. Вода також сприяє хімічним процесам розчинення та деградації.

Сонячне випромінювання: Ультрафіолетове випромінювання та тепло від сонця сприяють розкладу органічних компонентів кісток, роблячи їх більш крихкими та схильними до руйнування.

Температурні коливання: Чергування циклів замерзання та відтавання (у помірних та холодних кліматах), а також значні добові та сезонні перепади температур, викликають розширення та стиснення матеріалів, що призводить до мікротріщин та подальшого руйнування кісток.

Діяльність вітру: Вітер може переносити абразивні частинки (пісок), які шліфують поверхню кісток, а також може переміщувати легкі кістки, розсіюючи їх по території.

Відкритий доступ до кисню: В аеробних умовах, типових для поверхні землі, активність аеробних бактерій та грибів значно прискорює розклад м'яких тканин та органічної матриці кісток.

Рослинність: Корені рослин, що проростають через ґрунт, можуть проникати у кістки, механічно руйнуючи їхню структуру. Також рослинний покрив може впливати на мікроклімат, створюючи певні умови для розкладу.

Всі ці фактори діють комплексно, що призводить до того, що рештки земноводних, які є особливо тендітними, рідко зберігаються на відкритих територіях протягом тривалого геологічного часу.

На відкритих територіях існує низка причин, що призводять до швидкого руйнування кісток та інших біологічних решток, унеможливлюючи їхню фосилізацію.

Біодеградація: Це основний фактор руйнування. Бактерії та гриби, які процвітають у вологому, теплому та насиченому киснем середовищі, швидко

розкладають м'які тканини та органічні компоненти кісток (колаген, ліпіди). Цей процес може тривати від кількох тижнів до кількох років, залежно від розміру організму та умов середовища ([Савельєв та ін., 2019](#)).

Діяльність некрофагів та хижаків:

Комахи-детритофаги (личинки мух, жуки-мертвоїди): Вони швидко знищують м'які тканини, а також можуть проникати в кістковий мозок, прискорюючи деградацію.

Хижаки та падальники (ссавці, птахи): Часто розчленовують туші, розгризають та дробять кістки, щоб отримати доступ до кісткового мозку або залишків м'яса. Це призводить до високого ступеня фрагментації та дисперсії решток, що робить їх важкими для ідентифікації та збереження ([Mazza et al., 2020](#)). На кістках можуть залишатися сліди зубів та подряпини.

Фізичне вивітрювання:

Водна ерозія: Дощі, повені, течії річок можуть переносити кістки, шліфувати їх, а також розбивати на дрібніші фрагменти. Тривале перебування у воді може також сприяти розчиненню мінеральної частини кістки.

Вітрова ерозія: Вітер, особливо в сухих регіонах, переносить пісок та дрібні частинки, які діють як абразив, стираючи поверхню кісток.

Температурний вплив: Повторювані цикли заморожування та відтавання (у вологих, помірних кліматах) або нагрівання та охолодження (у сухих, пустельних кліматах) спричиняють розширення та стискання кісткової тканини, що призводить до її розтріскування та дезінтеграції.

Механічний вплив:

Зсуви ґрунту, обвали: В гірських або нестабільних ґрунтах можуть відбуватися обвали, що механічно руйнують рештки.

Діяльність рослин: Корені дерев та інших рослин, проростаючи крізь ґрунт, можуть проникати в кістки та розривати їх.

Антропогенний вплив: Діяльність людини (сільське господарство, будівництво, руйнування ландшафту) також може призводити до знищення або розпорошення

решток.

Всі ці фактори діють разом, створюючи умови, за яких більшість решток земноводних, що гинуть на відкритих територіях, не мають шансів стати частиною викопного літопису. Лише швидке захоронення під товщею осаду може запобігти їхньому повному руйнуванню.

3.2 Тафономія в печерах

Печери є унікальними природними лабораторіями для тафономічних досліджень, оскільки вони забезпечують винятково сприятливі умови для збереження органічних решток, що кардинально відрізняються від умов на відкритих територіях. Ці особливості роблять печери безцінними джерелами палеонтологічної інформації, зокрема про земноводних, які мають дуже тендітні скелети.

Стабільний мікроклімат: Однією з найважливіших характеристик печер є відносна стабільність температури та вологості. Всередині печер коливання температури значно менші, ніж на поверхні, що запобігає циклам замерзання відтавання та розтріскуванню кісток. Висока, часто близька до 100%, вологість у більшості печер також сприяє збереженню, оскільки запобігає пересиханню та крихкості кісткової тканини.

Відсутність сонячного світла: В печерах панує повна темрява, що унеможлиблює ріст фотосинтезуючих організмів (рослин, водоростей) та обмежує активність багатьох мікроорганізмів, що залежать від світла. Ультрафіолетове випромінювання, яке на поверхні прискорює розклад органіки, в печерах відсутнє.

Обмежений доступ до кисню: Хоча печери не завжди є повністю анаеробними, у багатьох їхніх частинах, особливо у глибоких нішах або під шарами осаду, доступ кисню може бути дуже обмеженим. Це значно уповільнює активність аеробних бактерій, які є основними агентами розкладу м'яких тканин та органічних компонентів кісток.

Фізичний захист: Печери забезпечують природний захист від ерозійних

процесів (вітер, дощ, повені на поверхні), діяльності хижаків та падальників, а також від механічного пошкодження. Рештки, що потрапили в печеру, часто швидко покриваються осадам (глиною, піском, сталагмітовими відкладеннями), що створює сприятливі умови для їхньої консервації ([Савельєв та ін., 2019](#)).

Карбонатні відкладення: У карстових печерах процеси утворення сталактитів, сталагмітів та інших спелеотем (кальцитових утворень) можуть інкапсулювати та цементувати кістки, утворюючи міцні брекчії, що забезпечують винятковий захист від руйнування ([Савельєв та ін., 2019](#)).

Ці унікальні умови роблять печери справжніми "капсулами часу", що дозволяють зберігати палеонтологічну інформацію, яка була б повністю втрачена на відкритих територіях.

3.3 Як залишки потрапляють у печери

Механізми потрапляння залишків тварин у печери є різноманітними і часто впливають на тафономічні особливості їхнього збереження.

Природні пастки: Багато печер мають вертикальні входи (колодязі, провали) або круті схили, що діють як природні пастки. Тварини, що випадково падають у них, не можуть вибратися і гинуть ([Рідуш, 2014](#)). Такий механізм призводить до накопичення цілих скелетів або їхніх значних частин, які не зазнали значного перенесення. Це особливо актуально для амфібій, які можуть шукати притулок у печерах, а потім опинятися у пастці.

Діяльність хижаків та падальників: це один із найважливіших механізмів формування печерних кісткових накопичень.

Хижі птахи: сови (особливо сипухи) часто використовують печери та скельні навіси як місця для гніздування або притулку. Вони накопичують неперетравлені рештки своєї здобичі, що містять кістки дрібних ссавців, птахів, а також земноводних, у великих кількостях ([Mazza et al., 2020](#)). Ці кістки часто добре збережені, але можуть нести сліди травлення.

Хижі ссавці: великі хижаки, такі як ведмеді, гієни, вовки, лисиці, часто використовують печери як лігвища, місця для споживання здобичі або виховання

потомства. Вони затачують до печер рештки великих тварин, але також можуть приносити дрібну здобич, включно з земноводними (Рідуш, 2014; Vremir et al., 2000). Кістки, що були здобиччю хижаків, часто несуть сліди розгризання, подряпин або фрактурування.

Водні потоки: вода є важливим агентом транспортування осадів та решток у печерах. Річки, струмки або сезонні водні потоки можуть заносити кістки та фрагменти скелетів з поверхні або з інших частин печерної системи (Рідуш, 2014). Такі рештки часто мають ознаки абразії та сортування за розміром і вагою.

Природна загибель: тварини, зокрема земноводні, можуть заходити в печери для зимової сплячки, розмноження, як притулок від несприятливих погодних умов або хижаків, і гинути там з природних причин (вік, хвороби). У таких випадках рештки можуть зберігатися в анатомічному порядку.

Обвали: обвали породи всередині печер можуть захоронювати рештки, що знаходяться на дні, забезпечуючи їх швидке покриття та захист від подальшого руйнування.

Розуміння механізмів надходження решток у печери є ключовим для правильної палеоекологічної інтерпретації, оскільки це дозволяє розрізнати автохтонні (місцеві) та алохтонні (занесені) фауністичні комплекси.

Клімат і умови печер. Стабільний мікроклімат та унікальні умови печер є вирішальними для виняткового збереження органічних решток. Ці фактори уповільнюють або зупиняють процеси, що на відкритому повітрі швидко призводять до руйнування.

Постійна температура: на відміну від значних коливань температури на поверхні, у більшості печер температура залишається відносно постійною протягом року, близькою до середньорічної температури регіону (Рідуш, 2014). Це запобігає розтріскуванню кісток через термічне розширення та стиснення, а також унеможливорює цикли замерзання-відтавання, які механічно руйнують пористу кісткову тканину.

Висока та стабільна вологість: більшість печер мають високу вологість, часто близьку до 100%. Це запобігає пересиханню кісток, що робить їх крихкими та

схильними до руйнування. Вологість також сприяє збереженню органічних компонентів, уповільнюючи їхнє окислення.

Відсутність світла: повна темрява в печерах унеможливорює фотосинтез, а отже, ріст рослин, які своїми коренями можуть руйнувати кістки. Крім того, відсутність ультрафіолетового випромінювання, яке на поверхні активно руйнує органічні молекули, сприяє збереженню органічної матриці кісток.

Обмежений доступ кисню: хоча печери не завжди повністю анаеробні, у багатьох їхніх частинах, особливо під шарами осадів або в глибоких, погано вентильованих нішах, рівень кисню може бути значно знижений. Це обмежує життєдіяльність аеробних мікроорганізмів, які є основними агентами розкладу, і сприяє збереженню органічної речовини (Савельєв та ін., 2019).

Швидке захоронення та ізоляція від поверхневих процесів: Рештки, що потрапляють у печери, часто швидко покриваються шарами глини, піску, мулу або карбонатних відкладів. Це ізолює їх від атмосферних впливів, біологічного розкладу та механічного руйнування.

Геохімічні умови: у карстових печерах, де переважають карбонатні породи, може відбуватися осадження кальциту навколо кісток. Це може призвести до їхнього цементування та утворення міцних брекчій, що забезпечують фізичний захист решток і запобігають їх подальшому руйнуванню (Савельєв та ін., 2019).

Усі ці умови в комплексі створюють ідеальне середовище для тафономічної консервації, дозволяючи зберігати навіть найтендітніші рештки земноводних, які на поверхні були б миттєво зруйновані.

3.4 Порівняння тафономії в печерах і на відкритому повітрі

Порівняльний аналіз тафономічних процесів на відкритих територіях та в печерах виявляє глибокі відмінності, які мають фундаментальне значення для палеонтологічних досліджень, особливо для вивчення таких тендітних груп, як земноводні.

Швидкість розкладу: на відкритому повітрі процеси розкладу, спричинені мікроорганізмами та хімічними реакціями (особливо в присутності кисню та

вологи), відбуваються дуже швидко. Рештки можуть повністю розкладатися за місяці або роки (Савельєв та ін., 2019). У печерах, завдяки стабільному мікроклімату, обмеженому кисню та відсутності світла, розклад значно уповільнюється, що дозволяє зберігатися навіть м'яким тканинам у виняткових випадках, а кісткам – тисячоліттями та мільйонами років (Рідуш, 2014).

Ступінь фрагментації та дисперсії: На поверхні рештки часто піддаються механічному руйнуванню (вітрова та водна ерозія, діяльність падальників), що призводить до високого ступеня фрагментації та розсіювання кісток. У печерах рештки, що потрапляють в пастки або швидко захоронюються, можуть зберігатися в анатомічному порядку або з мінімальною фрагментацією. Це особливо важливо для земноводних, чиї скелети складаються з дрібних і крихких кісток.

Наявність слідів біологічної активності: На відкритому повітрі сліди діяльності падальників, гризунів, комах-некрофагів на кістках є дуже поширеними. У печерах, хоча такі сліди також можуть бути присутніми (особливо якщо печера використовувалася як лігвище), їхня інтенсивність та характер можуть відрізнятися, а також можуть бути виявлені сліди, унікальні для печерного середовища (наприклад, від гризунів-троглодибонтів).

Селективне збереження: на поверхні, як правило, зберігаються лише найміцніші та щільніші кістки. Тонкі, пористі або дрібні кістки, характерні для земноводних, рідко зберігаються (Савельєв та ін., 2019). Печери, навпаки, можуть зберігати повні скелети, включаючи дрібні фаланги, хребці та інші елементи, що дозволяє отримати набагато повнішу картину морфології вимерлих видів.

Вплив водних потоків: на відкритому повітрі вода часто переносить рештки на великі відстані, сортуючи їх за розміром та формою. У печерах водні потоки також можуть переносити рештки, але в закритій системі, що може призвести до утворення локалізованих скупчень.

Діагенетичні процеси: у печерах часто відбувається цементация кісток карбонатними відкладеннями, що створює міцні брекчії, забезпечуючи додатковий захист від подальшого руйнування (Савельєв та ін., 2019). На

відкритих територіях такі процеси рідкісні, і фосилізація відбувається переважно шляхом заміщення мінералів.

Значні тафономічні відмінності між печерними та відкритими місцезнаходженнями мають глибокий вплив на методику та результати палеонтологічних досліджень, особливо коли йдеться про викопних земноводних.

Повнота даних для систематики та філогенії: завдяки винятковому збереженню в печерах, дослідники отримують доступ до повніших скелетів, що дозволяє детально вивчати морфологічні ознаки. Це є критично важливим для точної ідентифікації викопних видів земноводних, їхньої класифікації та встановлення філогенетичних зв'язків ([Загороднюк, 1999](#)). На відміну від фрагментарних знахідок на відкритих територіях, печерні матеріали дають змогу описувати нові види з високим ступенем достовірності.

Точність палеоекологічних реконструкцій: наявність великої кількості добре збережених решток у печерах дозволяє проводити більш точні палеоекологічні реконструкції. Можна визначати видовий склад давніх фауністичних комплексів, співвідношення різних груп тварин, що, у свою чергу, дає інформацію про палеоклімат, рослинність, наявність водойм та інші аспекти давнього середовища ([Смірнов, 2014](#)). Наприклад, присутність певних видів земноводних в печері може свідчити про наявність лісових масивів або постійних водойм поблизу.

Реконструкція біорізноманіття: печерні відкладення часто містять записи про дрібні та рідкісні види, які на відкритих територіях не зберігаються взагалі. Це дозволяє отримати більш повну картину давнього біорізноманіття регіону та виявити групи, які вважалися вимерлими або мали інше поширення ([Савельєв та ін., 2019](#)).

Вивчення еволюційних змін: довготривалі послідовності відкладів у печерах можуть містити рештки різних геологічних епох, що дозволяє простежити еволюційні зміни в морфології та поширення земноводних протягом значних періодів часу.

Виявлення причин вимирання: Аналіз тафономічних особливостей (наприклад, скупчення великої кількості загиблих особин) може допомогти виявити причини масової загибелі або локальних вимирань, пов'язаних, наприклад, зі змінами клімату або природними катастрофами.

Розуміння тафономічних біасів: порівняння даних з обох типів місцезнаходжень дозволяє дослідникам усвідомити тафономічні біаси (викривлення), що існують у викопному літописі. Це допомагає коригувати інтерпретації та робити більш обґрунтовані висновки про реальне давнє біорізноманіття ([Савельєв та ін., 2019](#)).

Отже, печери є незамінними для палеонтології земноводних, надаючи унікальні та деталізовані дані, які суттєво доповнюють і розширюють інформацію, отриману з відкритих місцезнаходжень.

Україна та сусідні регіони мають значний потенціал для тафономічних досліджень, зокрема, завдяки наявності численних карстових печер, які містять багаті палеонтологічні матеріали. Ці місцезнаходження є ключовими для вивчення викопних земноводних.

Приклади відомих печерних місцезнаходжень:

Печера Буковинка (Західна Україна): це одне з важливих місцезнаходжень, яке містить пізньоплейстоценові хребетні тафоценози (скупчення решток, що відображають посмертні процеси) ([Vremir et al., 2000](#); [Рідуш, Купріч, 2003](#)). Дослідження в цій печері дозволяють вивчати склад фауни та умови, за яких вона була сформована, надаючи цінну інформацію про давніх земноводних регіону.

"Ведмежі печери" (південь Східної Європи): цей термін об'єднує низку печерних систем, зокрема в Україні та Молдові, які відомі своїми значними відкладеннями пліоцен-плейстоценових ссавців ([Рідуш, 2014](#)). Наявність великої кількості решток великих тварин вказує на те, що ці печери служили місцями їхнього проживання, пастками або лігвищами хижаків, що створювало сприятливі умови і для консервації решток менших тварин, включаючи земноводних. Вивчення цих комплексів допомагає зрозуміти загальні умови збереження в

подібних системах.

Карстові порожнини Українських Карпат: хоча печери в Українських Карпатах нечисленні через обмежене поширення карстових порід, деякі з них, особливо в Угольському карстовому районі, містять цінні палеонтологічні записи (Рідуш, 2010). Палеонтологічні матеріали в цих осадах представлені переважно хребетними, і можуть включати також рештки земноводних.

Ці місцезнаходження є важливими не лише для палеонтології, але й для тафономічних досліджень, оскільки вони дозволяють вивчати конкретні умови збереження решток у різних геологічних періодах.

Дослідження тафономії в печерах суттєво збагатили наші знання про давнє життя, зокрема про земноводних. Завдяки унікальному збереженню, вчені змогли отримати інформацію, недоступну з інших типів місцезнаходжень.

Розширення уявлень про давнє біорізноманіття: печерні відкладення часто містять рештки видів, які були б повністю втрачені на відкритих територіях через їхню крихкість або рідкість. Це дозволяє виявляти нові вимерлі види земноводних та доповнювати фауністичні списки регіонів для різних геологічних епох (Загороднюк, 1999).

Точна реконструкція давніх ареалів поширення: завдяки знахідкам у печерах, які є відносно локалізованими та географічно прив'язаними, дослідники можуть точніше визначати межі поширення давніх видів земноводних, що допомагає у розумінні їхньої палеогеографії (Смірнов, 2014)

Оцінка кліматичних та екологічних умов: видовий склад земноводних у печерних тафоценозах є чутливим індикатором давніх кліматичних умов та типу рослинності. Наприклад, присутність певних видів жаб чи саламандр може вказувати на наявність лісів, водойм або певного температурного режиму (Смірнов, 2014).

Аналіз процесів накопичення решток: тафономічні дослідження дозволяють розрізнити, чи були рештки занесені хижаками (наприклад, совами, ведмедами), чи вони загинули безпосередньо в печері, чи були перенесені водою. Наявність певних

пошкоджень на кістках (сліди зубів, сліди травлення) є ключовим для такої діагностики (Vremir et al., 2000; Mazza et al., 2020). Це допомагає уникнути помилкових висновків про склад давніх біоценозів.

Вивчення еволюційних тенденцій: довгі послідовності відкладень у печерах можуть містити рештки, що охоплюють значні проміжки часу, дозволяючи простежити еволюційні зміни в морфології, розмірах та адаптаціях земноводних.

Ідентифікація тафономічних біасів: порівняння даних з печер та відкритих територій допомагає усвідомити, які фактори навколишнього середовища найбільше впливають на збереження, і як це може викривляти уявлення про давнє біорізноманіття.

Висновки до 3-го розділу

Тафономія в печерах має низку унікальних особливостей, які відрізняють її від процесів, що відбуваються на відкритих територіях, і роблять печери винятково цінними для палеонтології земноводних. Головні з них:

Стабільність середовища: Печери забезпечують стабільну температуру та високу вологість, а також відсутність сонячного світла, що значно уповільнює біологічний розклад та фізичне вивітрювання кісток.

Захист від зовнішніх факторів: Внутрішні простори печер ізольовані від прямого впливу атмосферних опадів, вітрової ерозії, а також більшості падальників та хижаків, що активно руйнують рештки на поверхні. Сприятливі умови для фосилізації: Низький рівень кисню та швидке захоронення решток у печерних відкладеннях, а також процеси цементації карбонатами, сприяють високому ступеню консервації та скам'янінню, зберігаючи навіть найменші та найтендітніші кістки. Накопичення різноманітних тафоценозів: Печери можуть містити скупчення решток, утворені різними механізмами – пастками, діяльністю хижаків, водними потоками – що відображає комплексний характер формування викопних асоціацій.

Всі ці фактори створюють у печерах унікальне середовище, що дозволяє зберігати палеонтологічну інформацію про земноводних, яка була б повністю втрачена в інших умовах. Розуміння цих тафономічних процесів є критично

важливим для точної інтерпретації викопного літопису, дозволяючи реконструювати давнє біорізноманіття, еволюцію та палеоекологію земноводних з високим ступенем деталізації.

РОЗДІЛ 4. ВИДИ ЗЕМНОВОДНИХ, ЗНАЙДЕНІ У ПЕЧЕРНИХ ВІДКЛАДАХ

Серед виявлених викопних форм особливе місце посідає рід *Palaeoproteus* з родини *Batrachosauroididae*. Згідно з дослідженнями ([Vasilyan, Yanenko, 2020](#)), новий вид *Palaeoproteus miocenicus* був описаний з раннього пізнього міоцену (11- 9 млн років тому) відкладів Австрії та України. Ця знахідка є наймолодшим записом родини *Batrachosauroididae* у неогені Європи. *P. miocenicus* відрізнявся великим розміром тіла порівняно з палеогеновими представниками роду та мав унікальні морфологічні особливості, виявлені за допомогою мікро-КТ сканування (наприклад, довге переднє розширення Меккелевої борозни та характерна форма одонтоїдного відростка на зубній кістці). Присутність цього виду свідчить про існування вологих кліматичних умов із середньорічною кількістю опадів понад 900 мм у період його існування, а також розширює палеогеографічне поширення роду на Східну Європу.

Крім вимерлих видів, значна кількість решток належить до сучасних видів земноводних, що вказує на їхнє минуле та сьогоденне поширення в регіоні. Аналіз фауністичних даних з печерних відкладів Подільсько-Буковинської карстово-спелеологічної області (табл. 1) дозволяє виділити наступні таксономічні групи: *Ряд безхвості* (Anura):

Ропухи (*Bufo*): представлені двома видами: *Bufo bufo* (ропуха звичайна) та *Bufo viridis* (ропуха зелена). Їхні рештки були виявлені у печері Кришталева, а *Bufo bufo* також у Баламутівці та Славці. Присутність цих видів свідчить про наявність як більш вологих (для *B. bufo*), так і відносно сухих (для *B. viridis*) наземних біотопів поблизу вхідних частин печер.



Рис. 4.1 Ропуха звичайна (*bufo bufo*) в печері Буковинка (фото Рідуш Б)

Райки (*Hyla*): Виявлені як *Hyla arborea* (квакша звичайна) та *Hyla* sp. (невизначений вид квакші). *H. arborea* знайдена у печерах Кришталева, Львів VII, Прийма, що вказує на наявність деревної або чагарникової рослинності біля водойм. *Hyla* sp. присутня у Баламутівці, Горішній Вигнанці та Синяково. **Жаби** (*Rana*): цей рід є найширше представленим. Ідентифіковано *Rana ridibunda* (жаба озерна), *Rana temporaria* (жаба трав'яна), а також *Rana* sp. (невизначений вид жаби). *R. ridibunda* зустрічається у Кришталевій, Горішній Вигнанці, Львів VII та Прийма, що вказує на присутність великих постійних водойм. *R. temporaria* виявлена у Кришталевій, Перлині, Славці та Упорній, що свідчить про поширення трав'яних та лісових біотопів.

Ряд хвостаті (Caudata):

Саламандри (*Salamandra*): зазначений як рід *Salamandra*, що в умовах України, імовірно, стосується саламандри плямистої (вогняної саламандри) (*Salamandra salamandra*). Рештки цього виду були виявлені у печерах Перлина, Горішня Вигнанка та Упорна. Це наземні тварини, що мешкають у вологих лісах, часто біля струмків, що свідчить про відповідні біотопи поблизу печер.

Тритони (*Triturus*): представлені *Triturus cristatus* (тритон гребінчастий),

знайдений у печері Озерна, та *Triturus vulgaris* (тритон звичайний), виявлений у Славці. Ці знахідки свідчать про наявність як дрібних тимчасових, так і більших постійних водойм поблизу печер, необхідних для розмноження тритонів.

Окрім перелічених, у кількох печерах (Два Бички, Буковинка, Мартинівка, Гребінь) були знайдені невизначені види земноводних, що підкреслює необхідність подальших детальних досліджень та застосування сучасних методів аналізу (наприклад, палеогенетики) для точнішого визначення таксономічного статусу решток.

Вид / Печера	2 Б и ч к и	Балам утівк а Бичк и		Буко винк а	Горішня Вигнанк а	Криш талев а	Льві в VI	Март инівк а	Оз ер н а	Пер лин а	Пр ий ма	Син яков о	Сл ав ка	Уп ор на	Гр ебі нь	Гр иці В
<i>Bufo bufo</i>		+				+							+			
<i>Bufo viridis</i>						+										
<i>Peloba t es</i>					+											
<i>Hyla arbore a</i>						+	+				+					
<i>Hyla sp.</i>		+			+							+				
<i>Rana ridibun da</i>					+	+	+				+					

Присутність решток земноводних у печерних відкладах є важливим індикатором палеоекологічних умов. Кожен вид амфібій має специфічні вимоги до середовища існування, що дозволяє робити висновки про клімат, наявність водойм, тип рослинності та загальний ландшафт у періоди формування відкладів. Наприклад, виявлення *Palaeoproteus miocenicus* підтверджує існування вологих, теплих умов у міоцені. Знахідки *Rana ridibunda* свідчать про наявність великих постійних водойм, тоді як *Hyla arborea* вказує на лісисті або чагарникові біотопи. Різноманіття ропух (*Bufo bufo*, *Bufo viridis*) відображає мозаїчність середовищ – від відносно сухих до помірно вологих наземних біотопів поблизу печерних входів.

4.1 Порівняння відкладів з України та інших країн

Дослідження четвертинних відкладень, що містять викопну фауну, флористичні рештки та археологічні артефакти, є наріжним каменем для комплексного розуміння палеогеографічних умов, глобальних та регіональних кліматичних змін, а також розвитку біорізноманіття протягом геологічної історії. Україна, завдяки своєму унікальному географічному положенню на перетині Східної та Центральної Європи, а також різноманіттю геологічних утворень, займає винятково важливе місце в цьому контексті. Порівняння її четвертинних відкладень з аналогічними комплексами з інших європейських країн дозволяє не лише виявити спільні тенденції у розвитку природних процесів, а й ідентифікувати регіональні відмінності, що є критично важливим для палеонтології, археології, стратиграфії та палеоекології.

Вивчення печерних відкладень є складним і багатогранним процесом, що потребує інтеграції різноманітних наукових дисциплін, включаючи археологію, палеонтологію, геологію, геоморфологію та седиментологію. В Україні, як і в Польщі, систематична наукова розвідка печерних відкладень має більш ніж столітню історію. Польські дослідники, наприклад, активно вивчають осадові товщі завтовшки 2-8 метрів, що складаються переважно з кластичних компонентів (піску, глини, уламків порід), і часто містять супровідні залишки

тварин ([Madeyska, Cyrek, 2002](#)). Ці відкладення надають цінну інформацію про динаміку формування печер та навколишнього середовища.

В Україні аналогічні методи застосовуються, зокрема, у Подільсько-Буковинській карстово-спелеологічній області, де здійснюється комплексне вивчення четвертинної фауни печерних відкладів ([Ridush, 2022](#)). Ці дослідження включають не тільки детальний аналіз літологічного складу та стратиграфічної послідовності відкладень, але й ретельний опис та таксономічну ідентифікацію знайдених біологічних решток. Такий підхід дозволяє реконструювати палеосередовище, що існувало в різні періоди четвертинного часу.

Окрім того, печерні відкладення є важливими для палеогеографічних реконструкцій, особливо у карстових регіонах. У східній частині Українських Карпат, де карстові печери відносно нечисленні через обмежене поширення карстових порід, більшість відомих порожнин зосереджені в Угольському карстовому районі, пов'язаному з Мармароською Кліпповою зоною. Ці порожнини розглядаються як релікти давніх, ймовірно, дочетвертинних гіпогенних карстових водоносних систем, які були частково зруйновані та модифіковані інфільтраційними та конденсаційними водами протягом плейстоцену ([Савельєв та ін., 2019](#)). Кластичні печерні відкладення в цих печерах, що містять переважно хребетних, є безцінним джерелом інформації для розуміння еволюції карстових ландшафтів та їхньої ролі у збереженні біорізноманіття.

Палеолітичні пам'ятки є важливим індикатором присутності давньої людини та її культурної діяльності, дозволяючи відстежувати міграції, технологічні інновації та адаптації до мінливих природних умов. В Україні, зокрема в Середньому Подністров'ї, виявлено численні палеолітичні місцезнаходження, включаючи багатошарові стоянки, що свідчать про неодноразове заселення цих територій. Особливу увагу приділяють знахідкам крем'яних виробів палеолітичного вигляду з печер, розташованих неподалік села Баламутівка на Дністрі ([Кононенко та ін., 2022](#)). Ці відкладення надають свідчення про тривале використання печер як притулків, майстерень або

сезонних таборів для давніх популяцій. Аналіз типології та технології виготовлення крем'яних знарядь дозволяє ідентифікувати культурні традиції та хронологічні рамки заселення.

Порівняно з іншими регіонами Європи, польські печери також демонструють значну археологічну цінність. Наприклад, у Польщі виявлено понад 30 об'єктів з культурними шарами, артефактами або іншими слідами діяльності палеолітичних людей ([Madeyska, Cyrek, 2002](#)). Це свідчить про широке розповсюдження давнього населення по всій території Центральної та Східної Європи, що, ймовірно, було пов'язано з доступністю ресурсів та придатних для проживання ландшафтів. У Польщі також були вивчені відкладення, що дозволяють реконструювати умови Еемського інтергляціалу, використовуючи залишки хребетних ([Stefaniak et al., 2023](#)). Ці дані дозволяють синхронізувати археологічні знахідки з палеокліматичними подіями, надаючи більш повне розуміння взаємодії людини та навколишнього середовища.

Фауністичні комплекси є основними індикаторами для біостратиграфічних реконструкцій, дозволяючи датувати відкладення та реконструювати палеоекологічні умови. Дослідження четвертинних відкладень в Україні дозволило ідентифікувати різноманітні види хребетних, що дозволяє визначити вік та палеоекологічні умови. Наприклад, у Подільсько-Буковинській карстово-спелеологічній області виявлені багаті фауністичні комплекси, що включають залишки ссавців, птахів, рептилій та амфібій ([Ridush, 2022](#)).

Порівняно з іншими країнами, особливий інтерес викликають дослідження ранньоплейстоценової фауни, яка є критично важливою для встановлення хронологічних рамок. У Південній Угорщині, наприклад, знайдено залишки *Allophaiomys* (Arvicolidae, Rodentia) з верхнього вілланы (ранній плейстоцен) ([Nadachowski et al., 2011](#)). Ці мікромамалії є відмінними біостратиграфічними маркерами, дозволяючи провести біостратиграфічні паралелі між відкладеннями України та сусідніх регіонів, оскільки ці гризуни мають високу еволюційну швидкість та широке географічне розповсюдження.

Також, знахідки макрофауни, такі як хижі (Carnivora), з Середнього

плейстоцену Козі Гржбіет у Свентокшиських горах, Польща ([Nadachowski et al., 2011](#)), доповнюють картину розповсюдження великих ссавців у плейстоцені. Ці дані дозволяють реконструювати палеоекосистеми та виявити вплив кліматичних коливань на структуру фауністичних угруповань.

Вивчення герпетофауни (амфібій та плазунів) з печерних відкладів є надзвичайно цінним для оцінки палеокліматичних умов та біогеографічних зв'язків, оскільки ці тварини чутливі до змін температури та вологості. В Румунії, зокрема у Падуря Краюлуйських горах, зафіксовано присутність *Salamandra salamandra* у чотирьох печерах ([Iancu et al., 2012](#)). Це свідчить про адаптацію цих амфібій до підземних середовищ, які можуть служити притулком під час несприятливих кліматичних періодів.

Порівняння відкладів земноводних:

Особливе значення для розуміння біогеографічних зв'язків та еволюційних шляхів мають залишки земноводних. В Україні, у Національному науково природничому музеї НАН України, зберігається значна порівняльна остеологічна колекція сучасних амфібій та плазунів. Ця колекція включає повні або фрагментовані скелети, черепи та ізольовані кістки, що належать до 104 видів, 65 родів, 23 родин та п'яти рядів (хвостаті, безхвості, крокодили, черепахи, лускаті) ([Yanenko et al., 2018](#)). Ця колекція є критично важливим інструментом для ідентифікації викопних залишків та проведення детального порівняльного аналізу з герпетофауною інших регіонів.

Знахідки *Palaeoproteus miocenicus*, нового виду саламандр, з раннього пізнього міоцену (11-9 млн років тому) Австрії та України, є наймолодшим свідченням родини Batrachosauroididae в Неогені Європи ([Vasilyan, Yanenko, 2020](#)). Цей вид відрізняється від палеогенових представників роду за 12 ознаками, включаючи великий розмір тіла та особливості будови кісток, зокрема, подовжене переднє розширення Меккелевої борозни та розмір і форму одонтоїдного відростка на зубній кістці. Мікрокомп'ютерна томографія кісток нового виду виявила нові особливості (наприклад, переднє розширення Меккелевої борозни,

взаємопов'язану мережу каналів та дрібні порожнини в атласі), що спостерігаються лише у цього виду. Виявлення *P. miocenicus* розширює часовий діапазон роду щонайменше на 30 мільйонів років та збільшує палеогеографічне поширення роду в Східну Європу. Це свідчить, що *P. miocenicus* населяв водні середовища, що існували в умовах вологого клімату із середньорічною кількістю опадів понад 900 мм ([Vasilyan, Yanenko, 2020](#)). Це відкриття має значне значення для розуміння еволюції та розповсюдження саламандр в Європі, вказуючи на давні міграційні шляхи та адаптації.

Порівняно з цим, у Румунії також виявлено нові види лісамфібій та лускатих плазунів з маастрихтського басейну Хацег ([Folie, Codrea, 2005](#)). Наприклад, знахідки саламандроподібного албанерпетона (*Albanerpeton* sp.) та двох видів жаб дискогlossид (cf. *Eodiscoglossus* sp. та cf. *Paradiscoglossus* sp.) є значущими. Присутність *Albanerpeton* у цьому регіоні підтверджує, що цей рід з'явився в Європі щонайменше в пізній крейді, а не в міоцені, як вважалося раніше. Також виявлено ящірки, включаючи теїда *Bicuspidon hatzegiensis* sp. nov., та вперше для пізньокрейдового місцезнаходження – два види парамаселлодид *Becklesius* ([Folie, Codrea, 2005](#)). Ці дані вказують на можливий вплив північноамериканської фауни на східноєвропейські амфібії та ящірки в маастрихті, що свідчить про складні біогеографічні зв'язки між континентами.

Зокрема, "Фауна печер України", упорядкована під редакцією І. Загороднюка ([Загороднюк, 2004](#)), надає систематизований опис герпетофауни, виявленої у печерах України. Цей посібник включає інформацію про низку видів амфібій, які були задокументовані в печерних екосистемах країни. Серед них:

Salamandra salamandra (саламандра плямиста)

Triturus cristatus (гребінчастий тритон)

Bombina bombina (жерлянка червоночерева)

Bombina variegata (жерлянка жовточерева)

Pelobates fuscus (часничниця звичайна)

Bufo bufo (ропуха звичайна)

Rana temporaria (жаба трав'яна)

Rana dalmatina (жаба прудка)

Rana ridibunda (жаба озерна)

Ці дані, разом з інформацією про місця їхнього виявлення та екологічні особливості, є цінним джерелом для порівняння з герпетофауною інших регіонів, наприклад, з Італії, де також вивчається використання печер як місць розмноження *Salamandra salamandra* (Manenti et al., 2011). Такий порівняльний аналіз дозволяє виявити спільні екологічні адаптації до підземних умов, а також регіональні відмінності, пов'язані з кліматичними, географічними та біогеографічними факторами. Це також підкреслює значення печер як важливих сховищ біорізноманіття, особливо для видів, чутливих до змін поверхневих умов.

Порівняння відкладень з України та інших країн дозволяє робити важливі палеогеографічні та палеокліматичні висновки, що є основою для реконструкції еволюції ландшафтів та клімату. Наприклад, наявність спільних видів фауни або подібних седиментологічних послідовностей вказує на з'єднання або подібність екологічних умов у минулому, що може бути пов'язано з існуванням сухопутних мостів, міграційних коридорів або однорідних кліматичних зон.

Концепція Південної Іспанії як "мосту" між Африкою та Альпійською областю (Nadachowski et al., 2011) є яскравим прикладом того, як географічне положення впливає на біогеографію. Хоча Україна не є "мостом" у такому ж розумінні, її положення на перетині Східної та Центральної Європи також робить її важливою для розуміння міграційних шляхів та еволюції фауни на континенті. Дослідження четвертинних відкладень в Україні дозволяють реконструювати зміни ландшафтів, клімату та рослинності, що впливали на розповсюдження видів (Савельєв та ін., 2019). Вивчення пилку, спор та інших мікропалеонтологічних решток у поєднанні з макрофауною дозволяє створити більш детальну картину палеоекосистем (Іваніна, 2024).

Висновки до 4-го розділу

Порівняння печерних відкладів з України та інших європейських регіонів демонструє високу цінність регіональних досліджень для формування всебічної

картини четвертинного періоду. Україна має значний науковий потенціал, який залишається частково нереалізованим, зокрема у контексті нових знахідок палеолітичних пам'яток, викопної фауни та багатого палеоекологічного архіву, що зберігається у печерах.

Особливе значення мають рештки земноводних, що є високочутливими до змін середовища та виступають точними біоіндикаторами. Аналіз видового складу амфібій (наприклад, *Palaeoproteus miocenicus*, *Rana ridibunda*, *Hyla arborea*, *Bufo bufo*, *Bufo viridis*) дає змогу реконструювати палеокліматичні умови, визначити характер гідромережі, типи рослинності та просторову мозаїчність середовищ поблизу печер у минулому. Виявлені види свідчать про наявність вологих, теплих кліматичних фаз, стабільних водойм, лісистих або чагарникових біотопів, а також про екологічну різноманітність ландшафтів.

У цьому контексті застосування сучасних аналітичних підходів — зокрема ізотопного аналізу, аналізу древньої ДНК, мікротомографії — у поєднанні з широким міждисциплінарним співробітництвом дозволяє суттєво поглибити наше розуміння еволюції клімату, біорізноманіття та людини впродовж четвертинного періоду.

Такі дослідження підкреслюють тісний взаємозв'язок між геологічними процесами, регіональними кліматичними змінами та еволюцією живих організмів. Отримані дані є цінними не лише для реконструкції минулого, але й для прогнозування можливих екологічних сценаріїв у майбутньому в умовах глобальних змін клімату. Поглиблення порівняльних досліджень, зокрема із фокусом на земноводних та інші чутливі групи організмів, становить перспективний напрям для розвитку палеоекологічної науки в Україні.

ВИСНОВКИ

У відповідності до поставленого завдання, було проведено аналіз таксономічного складу викопної фауни амфібії, що дозволило не лише визначити біорізноманіття регіону в минулі епохи, але й, завдяки кількісним характеристикам фауни у стратиграфічному контексті, простежити зміни біоценозів у часі. Ідентифікація видів, таких як *Palaeoproteus miocenicus*, *Rana*

ridibunda, *Hyla arborea*, а також різних представників роду *Bufo* (*Bufo bufo*, *Bufo viridis*), стала ключовою для інтерпретації палеоекологічних умов.

Морфологічні особливості кісток цих викопних земноводних дозволили виявити екологічні адаптації та зробити конкретні висновки щодо палеокліматичних умов та палеоландшафтів, що існували на заході України в періоди формування печерних відкладів. Так, присутність *Palaeoproteus miocenicus* є прямим свідченням вологих та теплих міоценових умов, *Rana ridibunda* вказує на наявність великих постійних водойм, *Hyla arborea* асоціюється з лісистими або чагарниковими біотопами, а різноманіття ропух демонструє мозаїчність наземних середовищ від сухих до помірно вологих біотопів поблизу входів до печер.

Хоча детальний опис палеогеографічного поширення видів та висновки про міграційні процеси потребують ширшого контексту, отримані дані щодо видового складу є основою для подальшого розуміння цих аспектів.

Загалом, результати дослідження підтверджують, що викопні земноводні у печерних відкладах заходу України є надзвичайно ефективними палеоекологічними індикаторами. Їхній комплексний аналіз дозволяє не лише збагатити знання про давнє біорізноманіття, а й отримати фундаментальні дані для реконструкції динаміки клімату, еволюції ландшафтів та загальної екологічної історії досліджуваних територій, повністю відповідаючи поставленому завданню. Подальші інтегровані, міждисциплінарні дослідження, із залученням сучасних аналітичних методів, відкривають значні перспективи для поглибленого розуміння взаємозв'язків між геологічними процесами, кліматичними змінами та еволюцією біорізноманіття, що є критично важливим для прогнозування майбутніх екологічних викликів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Андріїшин Б., Решетило О., Струс В., Струс Ю., Осієва А.-А., Баландюх Н., Коваль Н. (2019). Недавні знахідки земноводних Червоної книги України на території Закарпаття. Матеріали Міжнародної зоологічної конференції «Фауна України на межі XX–XXI ст. Стан і біорізноманіття екосистем природоохоронних територій»" (м. Львів – смт Шацьк, 12–15 вересня 2019 р.). Львів: Сполом. С. 27–30.
2. Бачинський Г.О. (1967). Тафономія антропогенових і неогенових місцезнаходжень наземних хребетних України. Київ: Наук. думка. 132 с.
3. Дублянський В. Н., Ломаєв А.А. (1980). Карстові печери України. Київ: Наук. думка. 175 с.
4. Загороднюк І. (1999). Види і надвидові групи нижчих тетрапод України // Загороднюк І. В. (ред.). *Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції*. Київ, С. 73–92.
5. *Фауна печер України* / за ред. І. Загороднюка. Київ, 2004. С. 81-84.
6. Загороднюк І. Земноводні. *Фауна печер України* / за ред. І. Загороднюка. Київ, 2004. С. 81-84. (Серія: Праці Теріологічної Школи, вип. 6).
7. Іваніна, А. (2024). Методика фаціальньо-палінологічних досліджень: крок за кроком. Палеонтологічний збірник, (56), 44–53.
8. Ігнатенко І. А. (2010). Батрахогерпетологія: [посібник для студентів денної та заочної форми навчання напряму підготовки 7.070402 – Біологія] / укл.: І.А. Ігнатенко. – Черкаси, друкарня «Everest» ПП Пономаренко Р.В. 175 с.
9. Кононенко О. М., Рідуш Б. Т., Поп'юк Я. А. (2022). Палеолітичні пам'ятки в околицях села Баламутівка на Дністрі. *Археологія і давня історія України*. Вип. 4(45). С. 115–126. DOI: 10.37445/adiu.2022.04.07.
10. Курек Р. Т., Рибакі М., Солтисьяк М. Посібник з охорони земноводних. Охорона диких тварин у проектуванні дорожніх інвестицій. Проблеми та хороші практики (Переклад з польської). Київ, 2021. 168 с.
11. Матвіїшина Ж., Рижов С., Кармазиненко С. (2016). Великий Шолес –

нове місцезнаходження нижнього палеоліту на Закарпатті. *Проблеми геоморфології і палеогеографії Українських Карпат і прилеглих територій*. Львів, Вип. 1(6). С. 158-172.

12.Мацкевий Л. (2005). Підсумки досліджень палеоліту та мезоліту в печерах заходу України. Матеріали і дослідження з археології Прикарпаття і Волині. Львів. Вип. 9. С. 90–133.

13.Писанець Є. (2007). Земноводні України: Посібник для визначення амфібій України та суміжних країн. Київ: Вид-во Раєвського. 192 с.

14.Покалюк В. В., Аронський А. А., Шафранська Н. В., Матошко А. А. (2012). Тріщинуватість печер Поділля. *Геофізичний журнал*. Т. 34, № 6. С. 101.

15.Рідуш Б. Т. (2010). Динаміка карстових масивів Українських Карпат за даними відкладів печер Стрімчакового карстового району. *Геополітика та екогеодинаміка регіонів*. Вип. 1. С. 21–31.

16.Рідуш Б., Купріч П. (2003). Печери Чернівецької області. Чернівці: Прут, 2003. 68 с.

17.Рідуш Б.Т. (2013). Палеогеографічні реконструкції природних умов пізнього кайнозою півдня Східної Європи за результатами досліджень відкладів печер. Автореф. дис. ... док. геогр. наук. Київ. 46 с.

18.Рідуш Б.Т. (2014). «Ведмежі печери» на півдні Східної Європи. *Спелеологія і карстологія*. № 12. С. 26–41.

19.Савельєв О. Г., Олійник М. О., Янущенко Д. В. (2019). Палеонтологічні дослідження: метод. рекомендації. Запоріжжя. 40 с.

20.Смірнов Н.А. (2014). Земноводні Передкарпаття та Зовнішніх Карпат: дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2014. 342 с.

21.Татаринов К.А. (2000). Пізньокайнозойські хребетні заходу України. Луцьк: Надстир'я. 251 с.

22.Folie A., Codrea V. (2005). New lissamphibians and squamates from the Maastrichtian of Hătege Basin, Romania. *Acta Palaeontologica Polonica* 50(1): 57– 71.

23.Ianc R., Cicort-Lucaciu A.-Ş., Ilies D., Kovács É.-H. (2012). Note on the

presence of *Salamandra salamandra* (Amphibia) in caves from Padurea Craiului Mountains, Romania. North-Western Journal of Zoology. Vol. 8, no. 1. P. 202–204.

24.Madeyska T., Cyrek K. (2002). Cave fillings - a chronicle of the past. *Acta Geologica Polonica* 52(1) : 75–95.

25.Manenti, R., Ficetola, G. F., Marieni, A., & De Bernardi, F. (2011). Caves as breeding sites for *Salamandra salamandra*: habitat selection, larval development and conservation issues. North-Western Journal of Zoology, 7(2), 304–309.

26.Mazza P. P. A., Orłowska J., Cyrek K., et al. (2000). Biśnik Cave, Southern Poland. Sings of a depot and workshop of naturally shed cervid antlers?. *INQUA SEQS 2020 Conference Proceedings*. P. 84–85.

27.Nadachowski A., Stefaniak K., Szykiwicz A., Marciszak A., Socha P., Schick P., August Cz. (2011). Biostratigraphic importance of the Early Pleistocene fauna from Zabia Cave (Poland) in Central Europe. *Quaternary International*. Vol. 243. P. 204–218.

28.Nekrasova O., Marushchak O. (2023) Records of common species of amphibians and reptiles widespread in northern, central, western and southern Ukraine... Biodiversity Data Journal 11. Art. e99036. P.1-15. DOI: 10.3897/BDJ.11.e99036

29.Ridush B. (2022). The Quaternary vertebrate fauna of cave deposits of the Podillia Bukovynian Karst-Speleological Area (Western Ukraine). *Stratigraphy & Timescales* (Ed. M. Montenari). V.7. Pp. 157-219. <https://doi.org/10.1016/bs.sats.2022.10.002>

30.Ridush B. (2012). Palaeogeographic records in sediments of karst caves in Ukrainian Carpathians. *GEOREVIEW*. Vol. 21, no. 1. P. 7–15. DOI: 10.4316/GEOREVIEW.2012.21.1.7.

31.Stefaniak K., Kovalchuk O., Marciszak A., et al. (2023). Environmental conditions across Poland during the Eemian Interglacial reconstructed from vertebrate remains. *Acta Geologica Polonica* 73(3) : 379–410. DOI: 10.24425/agp.2023.145621.

32.Vasilyan D., Yanenko V. (2020). The last Palaeoproteus (Urodela:

Batrachosauroididae) of Europe. *Scientific Reports*. DOI: 10.1038/s41598-020- 59255-1.

33.Vremir M., Ridush B., Codrea V. (2000). The Late Pleistocene Vertebrate Taphocenosis of Bukovinka Cave (Western Ukraine): Preliminary Results. *Karst Studies and Problems: 2000 and Beyond: Proceedings of the joint meeting of Friends of Karst, Theoretical and Applied Karstology and International Geological Correlation Program 448*. Cluj-Napoca. P. 158-161.

34.Yanenko, V. O., O. M. Kovalchuk, N. A. Smirnov (2018). Amphibians and reptiles in the comparative osteological collection of the National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine. *Geo&Bio*. Vol. 16: 20-30.

35. Yanenko, V., & Kovalchuk, O. (2023). Late Miocene Turtles of Grytsiv (western Ukraine) with Rodent Gnaw Marks on the Carapace Surface. *Zoodiversity*, 57(4). <https://doi.org/10.15407/zoo2023.04.311>

36. Посилання на мапу Карстово спеологічне районування України: <https://geomap.land.kiev.ua/zoning-11.html>