

зує для печ. Червона. У Закарпатті відомі ті самі два види з печ. Перлинна, Станіонар, Лабіринтова, Затоплена; а у печ. Білих стін — ці два види + *Vanessa io*, у печ. Молочний Камінь — *Triphosa dubitata* [8]. Для Львівщини (печ. Медова і Страдецька) також характерні *Scoliopteryx libatrix* L. та *Inachis io* L. (розділ 4.5).

Перетинчастокрилі (Hymenoptera) — Крим, печ. Віллябурунська — Ichneumonidae: *Diphys quadripunctorius* Muell. [13]; Закарпаття, печ. Романія, Білих Стін — Ichneumonidae gen. sp., печ. Станіонар — Ceraphronoidea gen. sp. [8].

Двокрилі (Diptera) — За В. Книсом, є лише 1 троглофіл з Криму — *Limonia nubeculosa* Mg. [12]. Крим: печ. Скельська — *Limonia nubeculosa* Mg. (“багато в усіх печерах”), *Sciara spectrum* Wurtz., *Phora pulicaria* Fall., *Trichocera maculipennis* Meig., *Exechia* sp. [3]. Слідом за Лебедевим (1914), Я. Бірштейн [3] відмічає *Sciara spectrum* ще для 4-х печер: Сюдюрлю, Узунджська, Коккозської-2, Капли-Каянської, а для печ. Червона — *Heteromyza atricornis* Meig. (імаго, личинки, лялечки) та *Amoebalera* (?) *spectabilis* Lw. В печ. біля р. Жовтої знайдено *Amoebalera* (?) *spectabilis* Lw. та *Rhytosia* sp. Останній відмічено і в Аю-Тешик [3]. Коваль [13] вказує на знахідки 3-х видів Heleomyzidae в печ. Віллябурунська: *Heteromyza atricornis* Meig., *Eccoptomera emarginata* Lw., *Scoliocentra amplicornis* Czerny. В Закарпатті невизначені Diptera вказані для печер: Упорна (личинки і дорослі), Романія, Гребінь, Перлинна, Білих Стін, Молочний Камінь, Каньйон-Нова, Довгаруна, Кузій, Станіонар і Лабіринтова [8], а для печ. Сифон вказано наявність “безкрилих кровососок” [8]: Nycteribiidae.

Блохи (Siphonoptera) — Крим, печ. Віллябурунська: Hystrichopsyllidae: *Ctenophthalmus proximus* (Wagner), Leptopsyllidae: *Leptopsylla taschenbergi* (Wagner) [2].

Раритетні види

Розглянуті тут групи найменш досліджені біоспелеологами. Визначення роду і виду є переважно в давніх працях (початку та середини 20 ст.), натовість у більшості сучасних праць матеріал визначено лише до рядів. Троглобіонтами є лише по одному виду багатоніжок і косариків; троглофіли відомі серед псевдоскорпіонів (1 вид), двокрилих (1) і лускокрилих (2).

Найбільш унікальними серед них є: 1) багатоніжка *Lythobius scelicus* Zal. з печ. Скельська, зі статусом троглобіонта, ендеміка і третинного релікта [4]; 2) косарик *Buresiola coecum* Greze, 1911, поширений в печерах Криму, також троглобіонт [12]; 3) псевдоскорпіон *Pseudoblothrus roszhkowskii* Red., троглофіл, відомий також з печер Криму, має статус третинного релікту [12]. Ці види, як і згадані вище троглофіли, характерні саме для печер Криму.

Джерела інформації. [1] — Амелічев, 2005; [2] — Амелічев та ін., 2004; [3] — Бірштейн, 1963; [4] — Бірштейн, Левушкин, 1967; [5–7] — Варгович, 2004а–в; [8] — Варгович, Мониц, 2004; [9] — Головач, 1978; [10] — Залеская, 1963; [11] — Залеская, 1978; [12] — Книс, 2001; [13] — Коваль, 2001; [14] — Левушкин, 1962; [15] — Щербак, 1994; [16] — Recommendation, 1992.

Юлія Зізда, Ігор Загороднюк

Розділ 3. Огляд систематичних груп хребетних

Цей розділ включає нариси про окремі систематичні групи хребетних, які виявлені в печерах України і є одними з основних постачальників органіки. У їх числі дві групи амфібій (саламандрові та стрибуни), три групи ссавців (кажани, хижі та гризуни) і птахи. Подано нарис історії розвитку спелеофаун України протягом четвертинного періоду.

Chapter 3. Review of systematic groups of vertebrates

This chapter includes the descriptions of the separate systematic groups of the vertebrates, that inhabit caves of Ukraine, and that are the most important suppliers of organics. Among them, there are two groups of amphibians (caudates and anurans), three groups of mammals (carnivores, bats, rodents), and birds.

Sketch of natural history of speleofaunas during the Quaternary of Ukraine is presented.



3.1. Земноводні (Lissamphibia)

Amphibians (Lissamphibia). — Igor Zagorodniuk. — Review of the records of recent amphibians in the caves of Ukraine. There are 5 species, recorded in caves: *Salamandra salamandra* (Red Data Book of Ukraine), *Triturus vulgaris*, *Rana temporaria*, *Bufo bufo*, *Bufo viridis*. First of them (salamander) is registered in both adult and larval stages. Caudate amphibians are registered in the Carpathian and the Podillia region (2 sp.), anurans are known from the Podillia (3 species) and the Crimea (1 sp.). All these amphibians are the casual inhabitants of the caves. Amphibians commonly are finding in the caves in the autumn to spring, and they probably appeared in the caves during their autumn migrations to hibernation sites. Amphibians are considered as important source of the allochthone organics in the caves.

Вступ

Роль амфібій у функціонуванні підземних ценозів в межах України незначна. Хоча в межах цієї групи відомо деякі еутроглобійонти форми (зокрема, протеї з підземних вод Балканського півострова), в межах сучасної фауни України немає навіть троглофільних форм. Попри це, в деяких випадках амфібії як троглоксени, що потрапили у природні пастки, виконують у печерних ценозах важливу роль природного джерела алохтонної (приносної) органіки. В Україні не проведено жодного спеціального дослідження амфібій у печерах, за винятком праці І. Загороднюка та Я. Петрушенка [5], матеріали якої з певними доповненнями покладено в основу цього нарису.

Обсяг групи

Із 20 сучасних видів (7 хвостатих і 13 стрибунів), відомих у складі батрахофауни України [2], 5 видів відмічено в підземних порожнинах (2 види Caudata і 3 Salientia). Окрім того, з печер України описано чимало викопних форм амфібій, як вимерлих, так і сучасних, у т. ч. протеїв (*Proteus*), тритонів (*Triturus*), часничниць (*Pebobates*), жаб (*Rana*), ропух (*Bufo*) ([2, 13, 15]. Сучасна фауна амфібій значно бідніша [5, 12].

В. Таращук у спеціальному випуску “Фауни України”, присвяченому земноводним [11], не згадує знахідок амфібій у печерах в жодному з видових нарисів; у огляді груп, відомих з підземель, В. Кнісс [7] наводить для печер лише ропух (*Bufo* spp.). Наводимо перелік видів, зареєстрованих нами при обстеженні печер у 1993–2004 рр. переважно в зимовий час, коли активність амфібій в наземних екосистемах припиняється [5].

Види амфібій, виявлені у печерах

Саламандра плямиста — *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758). Вид виявлено у печері Романія (=Дружба) в Угольському масиві Закарпаття [5]. Тут цей вид відмічено як взимку (лютий, 8 екз.), так і влітку (червень, 4 екз.). Всі знахідки — на дні вхідного колодязя, куди тварини могли потрапити лише внаслідок падіння (28 м). Всі особини були дорослими різного віку і знайдені у схованках під камінням. Іншим місцем реєстрації виду є штольні Кузійського масиву, де у потоці, що протікає через штольню, мешкало ~20 неотенічних личинок (25–60 мм) (червень 1993 р.). Знахідки саламандри в кількох печерах Закарпаття — Романія, Упорна, Перлинна, Гребінь, Черлений камінь і Станіонар (с. Глибоке) — згадано в праці Р. Варговича і Л. Мониш [3]. В усіх випадках знахідки саламандри у підземеллях збігаються з місцями їх відносно високої чисельності у наземних ценозах, зокрема у низькогірному Закарпатті [9, 17].

Тритон звичайний — *Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758). Цей вид нерідко знаходять в погребках, криницях, дренажних системах та інших штучних підземеллях, куди він потрапляє у пошуках місць для зимівлі. Відомі дві реєстрації у лабіринтових печерах західної України. Перша знахідка — самка цього виду виявлена у травні 1993 р. у Медовій печері (Львів), між II і III залами [6]. Тварина очевидно провела тут всю зиму. Друга знахідка виду — у печері Славка (Поділля): один екземпляр виявлений у листопаді 1998 р. в одній з віддалених ділянок печери у напівколодязному заглибленні південно-східного району печери (тут бувають сезонні водойми). Вважається, що печера має лише один вхід, яким користуються спелеологи, проте очевидно, що дістатися цим шляхом тварина не могла (велика відстань і наявність колодязів). Проникнення тритона в печеру могло статись через норіві системи гризунів або промоїни у тріщинах в час його влаштування на зимівлю або випадково із водостоком (над цим районом печери розташований ліс із джерелом і потічком, який під час дощів збільшується).

Таблиця 1. Види амфібій, відомі з печер, та розподіл знахідок за печерами *

Вид амфібій	Карпати	Буковина	Поділля	Крим
<i>Salamandra salamandra</i>	Романія (12+), Кузій (20), Упорна (+), Перлинна (+), Гребінь (+), Черлений камінь (+), Станіонар (+)	—	—	—
<i>Triturus vulgaris</i>	Медова (1)	—	Славка (1)	—
<i>Rana temporaria</i>	Романія (+)**	—	Славка (8)	—
<i>Bufo bufo</i>	Глибоке (4)	Баламутівська (+)**	Славка (2)	—
<i>Bufo viridis</i>	—	—	—	Червона (1)

* дані з позначкою “+” з літератури (Карпати — [3], Буковина — [10]. ** визначено як “*Rana* sp.” [3] та як “*Bufo* sp.” [10].

Ропуха звичайна — *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758). Вид є звичайним у більшості наземних екосистем, розташованих над дослідженими нами печерами, проте у підземеллях реєструється не часто. Нами виявлений лише двічі [5]. Обидві знахідки відносяться до печери Славка, перша — до того ж району, де знайдено тритона звичайного (див. вище); друга — до передвхідного району цієї печери (13.02.2002 р.). Ропухи сиділи вільно, не зарившись у ґрунт. Варто зауважити, що у печерах часто зустрічаються порії, які можуть бути місцями закопування ропух у ґрунт (проте такі припущення експериментально не перевірені). Щонайменше 4 ропух відмічено автором на початку зими 2004 р. в штольнях с. Глибокого (Закарпаття). Б. Рідуш і В. Коржик [10] наводять згадку про спостереження однієї особини *Bufo* sp. у струмку в печері Баламутівська (Буковина).

Ропуха зелена — *Bufo viridis* Laurenti, 1768. Як і попередній вид, є звичайним у всіх печерних регіонах України. Під час обстеження печер ця ропуха виявлена нами лише раз, у печері Червона (=Кизил-Коба), що у Криму. Ропуха знайдена 26.02.2001 р. неподалік від одного зі входів, забраного ґратами, через які амфібії могли вільно потрапляти до печери і виходити з неї. Як і в попередніх випадках, ропуха вибрала печеру як потенційно сприятливе місце для зимівлі, і потрапила в пастку.

Жаба трав'яна — *Rana temporaria* Linnaeus, 1758. Цей фоновий на поверхні вид тричі зареєстрований нами у печері Славка. Перший раз одна жаба знайдена нами восени (листопад 1997) в привхідному районі печери. У лютому 2001 та 2002 рр. цей вид зареєстровано в тому ж районі (по 5 та 2 екз., відповідно). Очевидно, вони падали у печеру, як у пастку (одна з них сиділа на сходинці драбини у вході до печери). Всі жаби були активними і вґодованими, хоча очевидно, були в пастці. Треба зазначити, що трав'яні жаби змушують переважно у водоймах. Знахідку *Rana* sp. в печері Романія згадано в праці Р. Варговича та Л. Монич [3].

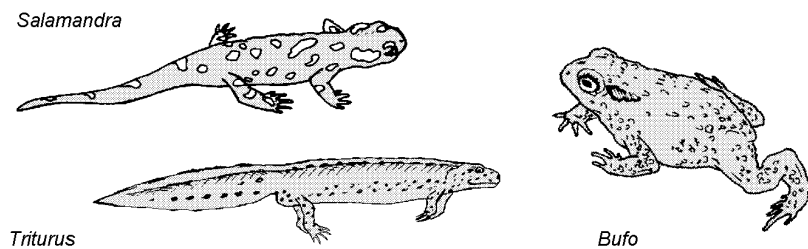


Рис. 1. Амфібії, що часто зустрічаються в печерах: саламандра, тритон, ропуха (рис. І. Коцержинської та І. Загороднюка).

Закономірності знахідок амфібій у печерах

Загальні особливості знахідок амфібій в печерах. Модель "поведінки" амфібій в печерах досить проста. Всі вони знайдені живими і не схудлими. Більшість знахідок мали місце у період, коли амфібії в наземних екосистемах припинили свою активність. У печерах існують умови для довготривалого перебування амфібій у стані, наближеному до зимового "сну": достатність вологи, недоступність їжі, низькі позитивні температури. Шляхи потрапляння в підземелля різні: це — входи і нори, потоки. В усіх випадках нами виявлено дорослих особин, проте 1 раз це були личинки тих саламандр, які напевно потрапили в печеру вздовж потоку і там народили личинок. Можливості нових знахідок нових видів досить великі. Насамперед, це стосується тих видів, які є звичайними для місць розташування підземель (зокрема, видів, що є наземними за літньою екологією та умовами зимівлі).

Географічні особливості. Існують певні відмінності видового складу і частоти потрапляння амфібій у печерні системи. Ці відмінності можна пояснити географічними змінами таксономічного різноманіття амфібій, і, отже, вони залежать від складу наземних угруповань. Так, хвостаті амфібії загалом виявлені у печерах західних областей: саламандри — у Карпатах, тритони — на Львівщині. Натомість, види роду *Bufo* (ропуха), пристосовані до життя у ксероморфних типах угруповань, виявлені на Поділлі та у Криму. При цьому кримські знахідки амфібій у печерах обмежені саме цим родом, а в огляді Г. Амелічева з кол. [1] амфібії взагалі не згадані.

Роль амфібій в печерних ценозах. Попри низьку чисельність амфібій відіграють суттєву роль у життєдіяльності печер. Амфібії практично не живляться в печерах, проте темпи привнесення ними органіки часто не менші за кажанів, оскільки для більшості амфібій печери є пасткою, і вони врешті гинуть. Так, 20 кажанів за рахунок екскрементів забезпечують надходження до 10 гр сухої органіки (за даними з: [8], одна амфібія своїм життям привносить ту саму кількість. Окрім того, кажани вносять органіку найчастіше восени, коли формуються зимівельні колонії, а амфібії — протягом усієї зимівлі, з якої повертаються далеко не всі, що забезпечує більш рівномірний темп надходження органіки до підземель, що важливо.

Джерела інформації: [1] — Амелічев, 2005; [2] — Бурчак-Абрамович, 1936; [3] — Варгович, Монич, 2004; [4] — Загороднюк, 1999; [5] — Загороднюк, Петрушенко, 2003; [6] — Дикий, особ. повідомл.; [7] — Книсс, 2001; [8] — Ковтун, Жукова, 1986; [9] — Покин'ячерда, 1995; [10] — Рідуш, Коржик, 2004; [11] — Тарашук, 1959; [12] — Татаринов, 1962; [13] — Татаринов, 2000; [14] — Щербак, 1994; [15] — Чхи-квадзе, 1984; [16] — Щербак, 1966; [17] — Щербак, Щербань, 1980.

Ігор Загороднюк



3.2. Птахи (Aves) в підземеллях заходу України

Birds (Aves) in underground sites of the Western Ukraine. — Igor Skilsky. — On an example of region of the Ukrainian Carpathians and adjacent territories, the peculiarities of use of underground cavities by birds are considered. More often such places are occupied by Eagle-owl, *Bubo bubo* (Red Book of Ukraine). Much less often, they are used as temporary or seasonal refuges by Long-eared owl (*Asio otus*), Little owl (*Athene noctua*), Jay (*Garrulus glandarius*), Chaffinch (*Fringilla coelebs*), and by some other species. Besides, various undergrounds matter as a place of accumulation of osteological remains of fossil representatives of avifauna.

Різноманітні підземні порожнини в орнітологічному аспекті мають, насамперед, важливе значення як місця накопичення остеологічних решток викопних представників фауни. Про це свідчать багатющі матеріали, зібрані в карстових печерах, гротах, різноманітних нішах протягом середини — другої половини ХХ ст. на Поділлі [1, 9, 11, 16, 19, 22–24], в Середньому Придністров'ї [3, 7, 8, 10, 12, 15, 17, 18, 20, 24, 27], на Закарпатті [25], в південній частині України [2] та в інших місцях. Більшість захованих датовані пізнім (голоцен) і середнім (плейстоцен) антропогеном.

Рецентних тварин, за особливостями перебування в підземеллях, можна розділити на постійних, сезонних, тимчасових і випадкових мешканців [6]. Особливості використання печер та інших подібних утворень птахами ми покажемо на матеріалах, зібраних у регіоні Українських Карпат (Чернівецька, Івано-Франківська та Закарпатська області).

Досить часто в таких місцях виявляли пугача, *Bubo bubo* (L.). Зокрема, К. Татаринів [14, 20, 21 з уточн.] 29.08.1961 р. спостерігав пугача у великому гроті на правому стрімкому березі р. Дністер поблизу с. Баламутівка Заставнівського району. Підземні порожнини пугачі можуть використовувати не лише як схованки чи місця відпочинку, але і для гніздування. Про це свідчать наступні відомості. В 1950–1960 роках пугачі гніздилися у гротах і нішах уздовж Дністра неподалік від с. Маринопілля Галицького р-ну [особ. повід. місцевого жителя]. 7.06.1965 р. в печері біля с. Василівка Сокирянського р-ну знайдено 2 добре оперених пташенят [13].

За даними С. Лісничого [особ. повід.], у 1999 р. виявлено кладку з 2 яєць у ніші берегового урвища Дністра; у 2000 р. пара гніздилася тут знову. Про те, що пугачі, а також інші сови і дрібні соколи, активно відвідували різнома-



Bubo bubo

нітні підземелля й раніше, свідчать знахідки захованих кісткових решток дрібних і середніх за розмірами хребетних тварин, датовані пізнім плейстоценом і раннім голоценом, які були виявлені свого часу в багатьох пунктах Поділля серед відслонень вапнякових піщаників у тріщинах і нішах скель, печерах і гротах [21, 26]. Ці залишки накопичувались тут протягом тривалого часу у вигляді пелеток хижих птахів.

На Закарпатті, зокрема в печерах Берегівського, Ужгородського і Тячівського районів виявляли не тільки пугача, а й вухату сову, *Asio otus* (L.), і хатнього сича, *Athene noctua* (Scop.) [5, 6]. Перелічені види використовують підземні порожнини як тимчасові чи сезонні сховища.

В усіх випадках печери повинні бути сухими, з великою кількістю виступів на стінах. Часто в одному підземеллі збиралося (взимку) по кілька особин вухатої сови. Вхід до печери (тобто її освітлена частина) може бути місцем гніздування білої пліски, *Motacilla alba* L. [6, з уточн.].

Окрім того, в різноманітні порожнини з тих чи інших причин можуть залітати деякі горобині види птахів. Вони, як правило, ховаються тут від негоди, шукають поживу серед занесеного вітром листя. За таких обставин у печерах Тячівського району виявляли широко розповсюджених у навколишніх лісах зябликів, *Fringilla coelebs* L., дроздів, *Turdus* sp., сойок, *Garrulus glandarius* (L.) та інших птахів [4].

Отже, підземні порожнини використовуються птахами не надто активно. Певні види птахів з'являються в цих місцях зовсім випадково, і лише окремі авіфауністичні елементи можуть вважатися тимчасовими мешканцями (гніздяться, зимують) печер, гротів, ніш у берегових урвищах тощо.

Джерела інформації: [1] — Брюзгина (Уманская), 1975; [2] — Воинственский, 1960; [3] — Дегтяренко, 2002; [4] — Колошев, 1966; [5] — Крочко, 1970; [6] — Крочко, 1973; [7] — Марисова, 1962а; [8] — Марисова, 1964; [9] — Марисова, 1968; [10] — Марисова, 1974; [11] — Марисова, Татаринів, 1962; [12] — Рідуш, 1999; [13] — Скильський, Годованец, 1994; [14] — Татаринів, 1962; [15] — Татаринів, 1964; [16] — Татаринів, 1965а; [17] — Татаринів, 1966а; [18] — Татаринів, 1966б; [19] — Татаринів, 1966-в; [20] — Татаринів, 1969; [21] — Татаринів, 1973; [22] — Татаринів, 1974; [23] — Татаринів, 1979; [24] — Татаринів, 1990; [25] — Татаринів, 1998; [26] — Татаринів, Крочко, 1988; [27] — Татаринів, Марисова, 1971.

Ігор Скільський



3.3. Птахи (Aves) у підземеллях Криму

The birds in the undergrounds of Crimea. — Nataliya Atamas & Yaroslav Nedrya. — In the limestone quarry and caves of Crimea 10 species of birds were registered. Among them *Perdix perdix*, *Coturnix coturnix*, *Merops apiaster*, *Lanius minor*, *Oenanthe oenanthe* were found as subfossil remains. It served as a prey of predators, which inhabits here. Fauna of natural subterranean cavities (caves) has poor species composition in comparison with limestone quarry at the nesting. Only *Columba livia* inhabits such conditions and is characterized as a troglophile. *Columba livia*, *Athene noctua*, *Coracias garrulus*, *Hirundo rustica*, *Oenanthe pleschanka* are registered in the quarry at the nesting and fall within troglophiles.

Вступ

Сучасна орнітофауна підземних порожнин Криму досить бідна і погано досліджена. Присутність птахів тут носить переважно випадковий характер. У гротах і печерах природного походження Гірського Криму у гніздовий період присутні переважно сизі голуби (*Columba livia* Gml.). Штучні підземні порожнини степового Криму, насамперед, Керченського півострову, демонструють значно ширший склад орнітофауни.

Характер перебування у підземних порожнинах

Нами відмічено рештки представників 5-ти видів птахів, що випадково потрапляють до печер і каменоломень як здобич хижаків — непостійних мешканців підземних порожнин. Знахідки рештків скелету і пір'я сірої куріпки (*Perdix perdix* L.) і перепілки (*Coturnix coturnix* L.) відносяться до кормових столиків лисиці. Рештки кам'янки звичайної (*Oenanthe oenanthe* L.), бджолоїдки (*Merops apiaster* L.) і сорокопуда чорнолобого (*Lanius minor* Gm.) зустрічалися у підземеллях у пелетках домового сича (*Athene noctua* Scop.).

Протягом 10 років дослідження печер Гірського Криму та 5 років дослідження каменоломень степового Криму автори неодноразово спостерігали птахів. У печерах Криму найчастіше відмічено сизого голуба (*Columba livia*). Це фоновий вид у привхідних частинах більшості печер гротового типу і субвертикальних печер, що мають широкі вхідні частини, часто порослі деревами і чагарниками. Привхідна частина каменоломень є місцем перебування низки видів птахів, що належать до скельно-степового орнітокомплексу. Купи каміння, наявність великої кількості порослих чагарником вхідних отворів та — часто — значна висота ходів каменоломень приваблюють у гніздовий період види, яких можна вважати троглофілами.

Видовий склад птахів підземних порожнин Криму

Сизий голуб (*Columba livia*) — один з фонових видів скельно-степового орнітокомплексу. За даними Я. Недрі щороку влітку (1998–1999) до 200 особин сизого голуба гніздилося у печері Бездонній у центральній частині плато Чатир-Даг (печера вертикальна, довжина 195 м, без водотоку, в першому колодязі діаметром 50 м ростуть дерева). Взимку птахів не спостерігали. Гнізда влаштовані на полицях бічних стін. При турбуванні (спелеологами) від голубів стоїть потужна луна. Очевидно, на дні є потужний шар гуано. Влітку 1999–2001 рр. Я. Недря спостерігав близько 10 особин сизого голуба, переважно парами, на деревах схилу привхідної частини печери Великий Бузулук, що у центральній частині плато Карабі-яйла (вхід діаметром 40 м, нахилений хід довжиною 81 м, в печері є постійний льодовик).

Близько 10 особин сизого голуба трималося влітку 1998 р. у печері Папиній (гротового типу, недалеко від печери Бузулук, на пд.-зах. частині плато Карабі-яйла) Окрім того, за даними Я. Недрі у цій печері виявлене велике гніздо з пташенятами. Гніздо на виїмці стіни в освітленій частині, Ø до 1 м і товщиною 30–40 см. В гнізді 3 пташенят (одне випало при турбуванні, уважно оглянуте: розміром з голуба, сіре, не совеня, проте “хижого” вигляду).

У каменоломнях Керченського півострова, а саме вздовж узбережжя Арабатської затоки Азовського моря сизого голуба вказує на гніздуванні Ю. Костін [3]. Близько 30 поліморфних особин цього виду знайдено нами влітку 2004 р. в одному із гротів Петрівських каменоломень (околиці с. Ленінське). Взимку 2005 р. 5 поліморфних особин спостерігали у Ак-Монайських каменоломнях (Л. Годлевська, особ. повід.).

Сич хатній (*Athene noctua*). Виводок цього виду — 4 особини, було знайдено у кам'яній воронці каменоломен у околицях с. Бондаренкове Ленінського р-ну влітку 2004 р. Поодиноких особин виявлено у каменоломнях уроч. Пічка (пд.-сх. Керченського півострова) і Петровських каменоломнях. В цих місцях також знайдено велику кількість пелеток сича. Зимові, а також пелетки цього року знайдено навесні 2005 р. у привхідних частинах старих напівзасипаних каменоломень околиць селищ Новоалександрівка та Тургенево Белогорського району республіки Крим. У лютому 2005 року значну кількість пелеток сича хатнього було знайдено у привхідній частині Ак-Монайських каменоломень.

Сиворакша (*Coracias garrulus* L.). Пару птахів спостерігали у привхідній частині Каралавських каменоломень наприкінці травня у 2003 і 2004 рр. (північна частина Керченського півострову). У гніздовий період у кавернах Петровських каменоломень відмічено 3 пари, а у кавернах каменоломень уроч. Пічка — одна. Також одну пару спостерігали в урвищах привхідної частини Малих Аджимушкайських каменоломень в окол. м. Керч.

Ластівка сільська (*Hirundo rustica* L.). Вихідними місцями гніздування цього виду вважають скелі та гроти гірської місцевості. На Тарханкуті цей вид відмічено на гніздуванні у вапнякових урвищах на узбережжі Чорного моря [4]. У літературі згадують знахідку колонії сільської ластівки у старих штольнях г. Опук на Керченському півострові [3]. 27.05.2002 р. у привхідній гротівій частині Ак-Монайських каменоломень нами знайдено повністю збудоване, але порожнє гніздо. Наприкінці травня 2004 р. ми спостерігали гніздобудування птахів цього виду у привхідній частині Каралавських каменоломень високо під стелею.

Кам'янка лиса (*Oenanthe pleschanka* Lerechin). Типовим гніздовим біотопом цього виду є уривчасті скельні стіни і схили, кам'яні щілини та гребені, взагалі різноманітні вертикальні поверхні [1–3]. На території Ак-Монайських каменоломень кам'янка лиса масово зустрічається на гніздуванні у численних карстових лійках і проваллях. Її гніздові ділянки тут розмішені досить щільно і нагадують колонію. 26.05.2002 в. у майже цілком затемненій привхідній частині однієї з каменоломень у нішах стіни нами знайдено 2 гнізда кам'янки лисою із слабо насидженими кладками по 6 яєць у кожній. Відстань між гніздами була близько 3–4 м. Протягом трьох років (2002–2004) на одній і тій самій ділянці у привхідній частині Каралавських каменоломень ми спостерігали пару птахів цього виду. Наприкінці липня 2004 р. 4–5 пар трималося у кавернах і серед куп каміння біля завалених привхідних частин Петровських каменоломень. Така сама кількість пар (5) зареєстрована у сильно затемнених входах каменоломень на горі Ташкалак (узбережжя Чокракського озера на Керченському півострові). Масово відмічено самців і самиць кам'янки лисої у відкритих кар'єрах з купами щебеню на території каменоломень в околицях с. Бондаренкове.

Джерела інформації: [1] — Аверин, 1951; [2] — Іваницкий, 1980; [3] — Костин, 1983; [4] — Черничко, Черничко, 1999.

Наталія Атамась, Ярослав Недра



3.4. Кажани (Chiroptera)

Bats (Chiroptera). — **Yaroslav Petrushenko.** — It is submitted the review of the bat species registered in caves of Ukraine, including list of all registration points for each species known from literature sources and personal researches. Character of residence of bats in caves, their quantity and distribution are characterized.

Обсяг групи

З 26 відомих в Україні видів кажанів 14 є троглофілами, у тому числі 10 видів — типові троглофіли¹. До троглофілів відносяться: підковик малий — **Rhinolophus hipposideros*, підковик великий — **Rhinolophus ferrumequinum*, довгокрил звичайний — **Miniopterus schreibersii*, вухань звичайний — *Plecotus auritus*, вухань австрійський — *Plecotus austriacus*, широкоух звичайний — **Barbastella barbastellus*, нічниця гостровуха — **Myotis blythi*, нічниця велика — **Myotis myotis*, нічниця довговуха — *Myotis bechsteinii*, нічниця вусата — *Myotis mystacinus*, нічниця водяна — *Leuconoe daubentonii*).

Типові троглофіли більшу частину життєвого циклу проводять в підземних порожнинах. Зрідка також у підземеллях можна зустріти поодинокі особин нічниці війчастої — *Myotis nattereri*, нічниці триколірної — *M. emarginatus*, нічниці ставкової — *Leuconoe dasycneme*, вечірниці дозірної — *Nyctalus noctula*, нетопира малого — *Pipistrellus pipistrellus*, пергача пізнього — *Eptesicus serotinus*, які в підземних порожнинах звичайно не зустрічаються.

Опис груп

Для всіх видів кажанів, зареєстрованих у печерах України, далі наведено перелік печерних місцезнаходжень, згрупованих за основними природними печерними регіонами (Закарпаття, Прикарпаття, Буковина, Поділля, Крим). Огляд включає всю суму даних, як оригінальних, так і даних з літератури. Серед найважливіших джерел необхідно назвати публікації з кадастровою інформацією: В. Абеленцева і Б. Попова по кажанах України в цілому [1], Р. Варговича по західних регіонах [6–8], І. Загороднюка по групах [19–22, 26, 27, 62–64], Ю. Крочка та В. Покиньючереда по Карпатах [2, 31–36, 42, 43, 60], А. Волоха, А. Константинова та А. Дулицького по Криму [10, 15–18, 29, 30], Н. Полушиної і К. Татарінова [2, 46, 48, 50, 52–54] по Львівщині та Поділля, праці автора та його колег [3, 12, 40, 55, 56, 64]. Чимало інформації містить

¹ Назви типових троглофілів відмічено у списку зірочками.

нешодавній огляд колекцій кажанів І. Загороднюка та О. Годлевської [25]. Стислий огляд печерних кажанів вміщений у праці автора [39].

Родина *Rhinolophidae* Gray, 1825

Rhinolophus hipposideros (Bechstein, 1800). Знайдений в наступних підземеллях: **Закарпаття:** печери Романія (=Дружба), Перлина, Білих Стін, Вів, Обвальна, Експедиційна, Затишок, Шкільна, Гніздо, Гребінь, Молочний Камінь, Верхня, Система Червоний Камінь, Гальярська Діра, Оноківська (1-2); штольні Кузій-верхня, Довгаруна, Лабіринтова, Затоплена, Стаціонар, Буковник, тунель біля с. Кольчине; **Прикарпаття:** печери Затишна, Вертикальна, Стрімка, Катакомби біля с. Незвисько; **Поділля:** печери Атлантида, Залучанська, Чаплинські штольні, Христинка, Млинки, Вертеба, Вітрова, Оптимістична, Озерна, Кришталева, Середня, Славка, Ювілейна; **Буковина:** печери Елефантна, Баламутівська, Дуча, Піонерка, Кадубівська; **Крим:** печери Вухо Землі, Червона, Єні-Сала-1, Єні-Сала-2, Скельська, Зміїна, Номерна, печери г. Басман, печера на г. Демерджи; Бешуйські копалини; печерні міста Ескі-Кермен, Чуфут-Кале; гроти Карадагу [5, 6, 8, 10, 11, 25, 29, 30, 38, 43, 45, 47, 50–54, 59, 61–65]. Троглофіл.

Rhinolophus ferrumequinum (Schreber, 1774). **Закарпаття:** печери Романія, Перлина, Білих Стін, Вів, Обвальна, Експедиційна, Гребінь, Молочний Камінь, Система Червоний Камінь, Гальярська Діра; штольні Кузій-верхня, Кузій-нижня, Довгаруна, Лабіринтова, Затоплена, Стаціонар, Буковник, Берегівські каолінові, тунель біля с. Кольчине; **Буковина:** печери Піонерка, Молочні Браття; **Крим:** печери Вухо Землі, Червона, грот Кропивного, Летючих Мишей, Єні-Сала-1, Єні-Сала-2, Зміїна, печери г. Басман, печера на г. Агармиш, печери в долині р. Бурульча, печери і каменоломні в околицях м. Сімферополь; каменоломні Ак-Монайські, Каралавські, Багеровські, Аджимушкайські, Опукські, Партизанські, Мамайські, Бешуйські копалини; печерні міста Тепе-Кермен, Чуфут-Кале; Наскрізний грот, Мишача щілина [1, 5, 6, 8, 10–12, 25, 29, 30, 38, 40, 43, 45, 59–65]. Троглофіл.

Rhinolophus cf. mehelyi Matschie, 1901. **Крим:** печера Червона [17]. Троглофіл.

Rhinolophus cf. euryale Blasius, 1863. **Закарпаття:** печера Вів; **Крим:** печера Червона [17, 61]. Троглофіл.

Родина *Vespertilionidae* Gray, 1821

Miniopterus schreibersii (Kuhl, 1817). **Закарпаття:** печери Романія, Молочний Камінь; штольня Довгаруна; тунель біля с. Кольчине; **Крим:** печера Червона; Ак-Монайські каменоломні; Мишача Щілина [1, 4–6, 18, 25, 30, 41, 43, 61]. Троглофіл.

Myotis blythii (Tomes, 1857). **Закарпаття:** печери Романія, Гребінь, Молочний Камінь; штольні Черемшина, Кузій-верхня, Довгаруна; **Прикарпаття:** Катакомби біля с. Незвисько; **Поділля:** печера Угринь; **Крим:** печери Скельська, Летючих Мишей, колодязь на г. Великий Агармиш; каменоломні Ак-Монайські, Каралавські, Опукські, Партизанські; печерне місто Тепе-Кермен; Наскрізний грот, Голубина щілина, Мишача щілина [1, 5, 6, 8, 12, 25, 29, 30, 40, 43, 47, 61, 65]. Троглофіл.

Myotis myotis (Borkhausen, 1797). **Закарпаття:** печери Романія, Перлина, Білих Стін, Експедиційна, Ведмеже Ікло, Гребінь, Молочний Камінь, Соколець; штольні Черемшина, Кузій-верхня, Кузій-нижня, Довгаруна, Лабіринтова, Затоплена, Стаціонар, Берегівські каолінові; **Прикарпаття:** печери Затишна, Вертикальна, Стрімка, Катакомби біля с. Незвисько; **Поділля:** печери Атлантида, Христинка, Млинки, Угринь, Вертеба, Вітрова, Кришталева, Славка; **Буковина:** печери Баламутівська, Буковинка, Дуча, Піонерка; **Галичина:** печери Медова, Страдецька, Страдецький грот [1, 6, 8, 23, 25, 43, 45, 47, 48, 50, 51, 53, 54, 61, 65]. Троглофіл.

Myotis blythii/myotis (неідентифікована пара). **Закарпаття:** печери Романія, Перлина, Експедиційна, Гребінь, Верхня, Молочний Камінь, Верхня, Система Червоний Камінь; штольні Черемшина, Довгаруна; **Галичина:** печера Медова [8, 43, 60, 61, 65].

Myotis bechsteinii (Kuhl, 1817). **Закарпаття:** печери Гніздо, Гальярська Діра; штольні Кузій-верхня, Лабіринтова, Затоплена, Стаціонар; **Прикарпаття:** печера Затишна; **Поділля:** печери Атлантида, Ювілейна; **Галичина:** печери Медова, Страдецька [1, 7, 8, 12, 23, 25, 32, 34, 43, 45, 55, 61, 65]. Троглофіл.

Myotis nattereri (Kuhl, 1817). **Закарпаття:** печера Романія; штольні Лабіринтова, Затоплена, Стаціонар; **Крим:** печерні міста Ескі-Кермен, Тепе-Кермен, Мангуп-Кале [1, 13, 29, 30, 34, 43, 55, 65]. Сезонний троглофіл.

Myotis emarginatus (Geoffroy, 1806). **Закарпаття:** печери Романія, Гребінь, Гальярська Діра; штольні Лабіринтова, Затоплена, Стаціонар; **Буковина:** печера Баламутівська; **Крим:** печера Єні-Сала, печера біля с. Карасівка; печерне місто Тепе-Кермен; щілина на Карадазі, грот біля с. Міжгір'я [6, 8, 29, 30, 43, 61]. Троглофіл.

Myotis brandtii (Eversmann, 1845). **Закарпаття:** печера Романія [44]. Троглофіл.

Myotis mystacinus (Kuhl, 1817). **Закарпаття:** печери Романія, Гребінь; штольня Затоплена, Стаціонар; **Поділля:** печера Вітрова; **Буковина:** печера Баламутівська; **Галичина:** печера Страдецька; **Крим:** печери Червона, Холодна, Армійська; каменоломні Ак-Монайські, Каралавські, Опукські; печер-

не місто Ескі-Кермен; щілина в бухті Барахта на Карадазі [1, 6, 8, 10, 12, 23, 29, 30, 38, 40, 43, 47, 48, 61, 65]. Троглофіл.

Leuconoe daubentonii (Kuhl, 1817). **Закарпаття:** печери Романія, Перлина, Білих Стін, Експедиційна, Гребінь, Система Червоний Камінь; штольні Кузій-верхня, Кузій-нижня, Затоплена; **Прикарпаття:** печера Стрімка; **Поділля:** печери Атлантида, Залучанська, Христинка, Залужанська, Млинки, Угринь, Вертеба, Кришталева; штольні Гуменецькі, Іванківські, Чаплинські; **Буковина:** печери Буковинка, Піонерка; **Галичина:** печери Медова, Страдецька; **Одеса та обл.:** Нерубайські катакомби; **Східна Україна:** Липецькі печери; **Київ та обл.:** лесова печера Геліограф; ДШС (дренажно-штольневі системи), бункер і доти біля с. Віта-Поштова [1, 6, 8, 9, 23, 25, 43, 51, 56, 60, 61, 65]. Троглофіл.

Leuconoe dasycneme (Voie, 1825). **Східна Україна:** Липецькі печери; **Київ та обл.:** лесова печера Геліограф; ДШС [9, 65]. Троглофіл.

Plecotus auritus (Linnaeus, 1758). **Закарпаття:** печери Романія, Білих Стін, Вів, Ведмеже Ікло, Перелісна, Гребінь, Молочний Камінь, Система Червоний Камінь, Гальярська Діра, Оноківська (1-2); штольні Кузій-верхня, Стаціонар; **Прикарпаття:** печери Думка, Затишна, Вертикальна, Стрімка, Катакомби біля с. Незвисько; **Поділля:** печери Атлантида, Млинки, Угринь, Вертеба, Вітрова, Кришталева, Середня, Славка, Ювілейна; **Буковина:** печери Баламутівська, Буковинка, Піонерка; **Галичина:** печери Медова, Страдецька; **Крим:** печера Вялова; Ак-Монайські каменоломні; **Східна Україна:** Печери Святогірського монастиря [1, 6, 8, 10, 23, 25, 28, 43, 47, 48, 51, 53, 54, 60, 61, 63, 65]. Троглофіл.

Plecotus austriacus (Fischer, 1829). **Закарпаття:** печери Романія, Молочний Камінь; **Поділля:** печери Кришталева, Середня; **Буковина:** печера Буковинка; **Галичина:** печери Медова, Страдецька; **Крим:** печера Номерна; Опускські каменоломні [6, 12, 23, 25, 33, 37, 43, 61, 63, 65]. Троглофіл.

Plecotus auritus/austriacus. **Буковина:** печери Скитська, Елефантна, Баламутівська, Буковинка; **Крим:** Ак-Монайські каменоломні [40, 65].

Barbastella barbastellus (Schreber, 1774). **Закарпаття:** печери Романія, Білих Стін, Вів, Обвальна, Ведмеже Ікло, Молочний Камінь, Система Червоний Камінь, Соколець; штольні Черемшина, Довгаруня, Стаціонар; **Поділля:** печера Кришталева; **Галичина:** печери Медова, Страдецька; **Крим:** печери Червона, Холодна, Гугерджин, Тисячоголова, Вялова, Еміне-Баїр-Хосар, Армійська; Бешуйські копальні; печерне місто Тепе-Кермен; Наскрізний грот [1, 6, 10, 14, 25, 29, 30, 38, 43, 45, 47, 48, 51, 53, 60, 61, 65]. Троглофіл.

Nyctalus noctula (Schreber, 1774). **Крим:** Одиначна знахідка в Ак-Монайських каменоломнях у лютому 2001 р. [12, 40]. Троглоксен.

Pipistrellus pipistrellus (Schreber, 1774). Двічі знайдений на зимівлі у печері Червона в 1960 [11] та 1961 р. [29, 30], а також влітку в печерному місті Тепе-Кермен [29, 30]. Троглоксен.

Eptesicus serotinus (Schreber, 1774). **Закарпаття:** печери Романія, Білих Стін, Молочний Камінь, Оноківська (1-2); штольня Стаціонар; **Поділля:** Кришталева; **Буковина:** печера Буковинка; **Галичина:** печери Медова, Страдецька; **Крим:** печера Червона; каменоломні Керченського півострова; Наскрізний грот; **Східна Україна:** Печери Святогірського монастиря [1, 6, 8, 11, 23, 25, 28, 29, 30, 43, 47, 48, 61, 65]. Троглоксен.

Біологічні особливості групи

Характер перебування у печерах. Загалом знахідки кажанів відомі з близько 100 підземних місцезнаходжень. Зимові знахідки відомі для 14 видів (підковиків малого та великого, довгокрила звичайного, нічниці гостровухої, великої, довговухої, триколірної, вусатої, водяної та ставкової, вуханів звичайного та австрійського, широковуха звичайного, пергача пізнього) і, як виняток, для ще 2-х видів (нетопира малого і вечірниць дозірної). Для зимівлі кажани використовують звичайно підземелля природного походження зі стабільною температурою і вологістю. Літні скупчення не характерні для природних підземель, проте часто відмічені у гротах і каменоломнях, які добре прогріваються. Поодинокі особини постійно зустрічаються у печерах.

Материнські колонії відомі для великого та малого підковиків (підземелля Закарпаття [печери Угольського масиву КБЗ, штольні Довгаруня та Черемшина]) та Криму (печера Червона, Каралавські каменоломні), великої нічниці (підземелля Закарпаття [печери Угольського масиву КБЗ, штольні Довгаруня та Черемшина]), гостровухої нічниці (печери Закарпаття [печери Угольського масиву КБЗ], Буковини [Буковинка] та Криму [Летючих Мишей, Каралавські та Опускські каменоломні, гроти Карадагу]).

Загальна чисельність. Найбільші сучасні скупчення відомі в західних областях та в Криму. Вони нараховують до кількох тисяч особин: печера Романія (взимку до 1200, влітку — поодинокі [6, 42, 43, 61]), комплекс печер Середнього Придністров'я (взимку близько 1000 [6, 8, 51, 52, 54, 62, 64, 65]), гроти Карадагу (влітку до 500 [29, 30, 57, 58, 65]), штольневі каменоломні Керченського півострова (до 7 тис. влітку, кілька сотень — взимку [10, 12, 29, 30, 40, 65]). В інших регіонах, де присутні переважно невеликі штучні підземелля, відомі невеликі зимові скупчення: дренажні штольневі системи Києва (до 300 особин взимку, одиночно влітку [65]).

Всі типові троглофіли (див. список на початку цього розділу) — рідкісні види, внесені у різноманітні “червоні списки”, і лише великі нічниці демонструють відносно добрий стан популяцій.

Значення в структурі спелеобіот. Кажани за своєю чисельністю і біомасою займають одне з перших місць у структурі більшості підземних фауністичних угруповань. Продукти їх життєдіяльності та загиблі тварини є основним джерелом органіки для тварин-сапрофагів, які складають найбільшу частку підземних біот, і велика кількість яких завдяки цьому є справжніми троглобіонтами (евтроглобіонтами) [24].

Фактори уразливості. Антропогенний вплив: невірне обладнання більшості підземель (особливо входів), що використовуються людиною з різними (в першу чергу рекреаційними) цілями; непокоєння тварин у сховищах під час гібернації та виведення малюків; пряма агресія з боку людини.

Джерела інформації: [1] — Абеленцев, Попов, 1956; [2] — Абеленцев и др., 1968, 1969, 1970; [3] — Башта, 2000; [4] — Белоконь, 1963; [5] — Бескаравайный, 1988; [6] — Варгович, 1993б; [7] — Варгович, 1997а; [8] — Варгович, 1998; [9] — Влащенко, 2001; [10] — Волох, Кармышев, 2001; [11] — Вшивков, 1963; [12] — Годлевская, 2003; [13] — Годлевська та ін., 2001; [14] — Дикий та ін., 1998; [15] — Дулицкий, 1974; [16] — Дулицкий, 2001; [17] — Дулицкий и др., 2001; [18] — Дулицкий, Михайлова, 2001; [19] — Загороднюк, 1998; [20] — Загороднюк, 1999а; [21] — Загороднюк, 1999б; [22] — Загороднюк, 2001а; [23] — Загороднюк, 2001б; [24] — Загороднюк, 2004 (ця збірка); [25] — Загороднюк, Годлевська, 2001; [26] — Загороднюк та ін., 1997; [27] — Загороднюк та ін., 1999; [28] — Загороднюк та ін., 2002; [29] — Константинов, Дмитриева, 1962; [30] — Константинов и др., 1976; [31] — Крочко, 1964; [32] — Крочко, 1975; [33] — Крочко, 1980; [34] — Крочко, 1984; [35] — Крочко, 1992; [36] — Крочко, 1993; [37] — Петрушенко, 2000; [38] — Петрушенко, 2001а; [39] — Петрушенко, 2001б; [40] — Петрушенко, Годлевська, 2001; [41] — Покинйчереда, 1991; [42] — Покинйчереда, 1997; [43] — Покинйчереда, 1998; [44] — Покинйчереда, 1999; [45] — Покинйчереда, Довганич, 1998; [46] — Покинйчереда, Покинйчереда, 1998; [47] — Полушина, 1998; [48] — Полушина, Боровец, 1988; [49] — Ридуш, Коржик, 2004 (ця збірка); [50] — Татаринов, 1956; [51] — Татаринов, 1962; [52] — Татаринов, 1972; [53] — Татаринов, 1973; [54] — Татаринов, 1974б; [55] — Тищенко, 1999; [56] — Тищенко, 2002; [57] — Черемисов, 1986; [58] — Черемисов, 1990; [59] — Kovalyova, 1997; [60] — Postawa et al., 2000; [61] — Vargovich, 2000; [62] — Zagorodniuk, 1999; [63] — Zagorodniuk, 2001; [64] — Zagorodniuk et al., 2000; [65] — власні дані.

Ярослав Петрушенко



3.5. Хижі ссавці (Carnivora)

Carnivore mammals (Carnivora). — Ihor Dykyu. — Thirteen out of 22 presently occurring in Ukraine species of carnivores were registered visually or on the base of their remains and traps in the subterranean cavities, among them (asterisk marks troglaphiles): *Meles meles**, *Martes martes*, *Mustela putorius*, *Mustela erminea*, *Mustela nivalis*, *Lutra lutra*, *Canis familiaris*, *Vulpes vulpes**, *Vulpes corsac*, *Felis catus*, *Felis silvestris*, *Lynx lynx*, *Ursus arctos*. Only five species (marked by the asterisk) spend part of their life cycle in the caves or use subterranean cavities for making lairs. Moreover, fossil remains of four, already extinct from the Ukrainian territory, species were found, viz.: *Spelaearctos spelaeus**, *Crocota spelaea**, *Panthera spelaea**, *Aloplex lagopus*.

Обсяг групи

З 22 сучасних видів хижаків, відомих в Україні [2], 13 відмічено — (візуально, за слідами життєдіяльності, рештками скелетів) — в підземних порожнинах. Цей список складають: борсук *Meles meles* L.*, куниця лісова *Martes martes* L., тхір лісовий *Mustela putorius* L., горностаї *Mustela erminea* L., ласка *Mustela nivalis* L., видра *Lutra lutra* L., собака свійський *Canis familiaris* L., лисиця *Vulpes vulpes* L.*, корсак *Vulpes corsac* L., кіт свійський *Felis catus* L., кіт лісовий *Felis silvestris* Schr., рись *Lynx lynx* L., ведмідь бурий *Ursus arctos* L.

З цього числа лише 5 видів є троглофілами, які частину життєвого циклу проводять у підземних порожнинах або використовують підземелля для влаштування лігв (їх назви позначено зірочкою). З них лише 2 види мешкають зараз в Україні і відмічені нами у підземеллях: борсук і лис. Разом з тим, виявлені рештки 4-х видів, які зникли з території України: печерний ведмідь (*Spelaearctos spelaeus* Ros.*), гієна печерна (*Crocota spelaea* Gold.*), лев печерний (*Panthera spelaea* Gold.*), песець (*Aloplex lagopus* L.) [4–7].

Характер перебування у печерах

Викопні хижі відомі переважно за скелетами та фрагментами кісток плейстоценового віку [4–7], що накопичувалися в результаті загибелі видів-троглофілів, занесення трупів тварин іншими хижакими і первісною людиною, шляхом змиву кісткових решток в підземелля водою. Такі знахідки відносяться для 16 видів: *M. meles* (Поділля — печери Кришталева, Кармалюка; Львівщина — Прийма; Закарпаття — Білих Стін, Чур, Вів), *M. martes* (Кар-

малюка; Прийма; Білих Стін), *M. putorius* (Кармалюка, Прийма), *M. erminea* (Кришталева, Прийма), *M. nivalis* (Кришталева, Кармалюка), *L. lutra* (Прийма), *C. familiaris* (Кармалюка), *V. vulpes* (Кармалюка, Прийма, Білих Стін; Чернівецька обл. — Буковинка), *V. corsac* (Прийма), *A. lagopus* (Кришталева, Прийма), *F. catus* (Кришталева, Кармалюка), *F. silvestris* (Білих Стін), *P. spelaea* (Прийма), *U. arctos* (Прийма), *S. spelaeus* (Прийма; Білих Стін, Чур, Вів, Ведмеже Ікло, Буковинка), *C. spelaea* (Прийма, Буковинка).

В сучасний період в природних підземеллях, гротах та каменоломнях влаштування лігв або тимчасових схованок відомі для 4-х видів: *M. meles* (Закарпаття — штольні біля с. Глибоке, Борсуча (Вів та Білих Стін); Поділля — п. Оптимістична-Вітрова; Прикарпаття — карстові порожнини заказника “Козакова Долина” [1]), *V. vulpes* (Поділля — Оптимістична-Вітрова, Кришталева-Лисячий хід; Львівщина — Лисяча Нора; Буковина — печери урочища Лекече, Буковинка [5]; Крим — Каралавські, та Опукські каменоломні [8]), *L. lynx* (Закарпаття — Гребінь), *F. silvestris* (Буковина — Піонерка [5]), *C. familiaris* (Крим — Ак-Монайські каменоломні) [8].

Полювання в підземних порожнинах на кажанів та ін. тварин, під’їдання харчових відходів за людиною відмічено для 4-х видів: *V. vulpes* (Львівщина — Лисяча Нора і Страдецькі печери; Оптимістична-Вітрова, Кришталева-Лисячий хід, печери урочища Лекече, Буковинка, Піонерка) [5, 8], *C. familiaris* (Крим — Ак-Монайські каменоломні, Одеські катакомби) [8], *F. catus* (Медова; Кизил-Коба, Каралавські, Ак-Монайські та Опукські та Одеські каменоломні) [8], *M. martes* (штольня Довгаруня).

Загальна чисельність

Найбільш чисельні знахідки викопних решток стосуються 10 видів хижих ссавців: *S. spelaeus* (п. Прийма: n=22; Білих Стін: 18; Буковинка: n=?), *U. arctos* (Прийма: 13), *L. lutra* (Прийма: 14), *M. erminea* (Кришталева: 11; Прийма: 1), *M. nivalis* (Кришталева: 10, Кармалюка: 2), *C. spelaea* (Прийма: 8;

Буковинка: n=?), *M. meles* (Прийма: 7; Кришталева: 1; Кармалюка: 1; Білих Стін: 2; Чур та Вів: 4), *A. lagopus* (Кришталева: 2; Прийма: 6), *V. vulpes* (Кармалюка: 3; Прийма: 5; Кришталева: 1; Білих Стін: 1; Буковинка: n=?), *P. spelaea* (Прийма: 5). Відносно мало знахідок 6-ти інших видів хижаків, як: *M. martes* (Кармалюка: 1; Прийма: 1; Білих Стін: 1), *M. putorius* (Кармалюка: 1; Прийма: 1), *C. familiaris* (Кармалюка: 1), *V. corsac* (Прийма: 1), *F. catus* (Кришталева: 1, Кармалюка: 1), *F. silvestris* (Білих Стін: 2) [6, 7].

На даний час в природних підземеллях, гротах і каменоломнях обліковано три види — борсук, лисиця та рись. Борсук (*M. meles*) відмічений у штольнях біля с. Глибоке (n=2); у печері Борсуча (Вів — Білих Стін) (n=2); у комплексі Оптимістична-Вітрова (n=2-4); у карстових порожнинах заказника Козакова Долина (n=5-6) [1]. Лисиця (*V. vulpes*) відмічена у печерному комплексі Оптимістична-Вітрова (n=2), у комплексі Кришталева-Лисячий хід (n=2); у Каралавських каменоломнях (n=2), в Опукських каменоломнях (n=4-6); Піонерка (n=2-4), уроч. Лекече (n=4-5), Буковинка (n=2). Рись (*L. lynx*) відома за єдиною знахідкою у печері Гребінь (n=1). Одна особина дикого kota (*F. silvestris*) спостерігалася візуально в печері Піонерка [5].

Фактори уразливості

Турбування з боку відвідувачів підземних порожнин, трансформація і деградація місць перебування, ознаками якої є розкопка нових ходів, руйнація і засипання старих, затоплення водою.

Джерела інформації: [1] — Дикий, 2000; [2] — Загороднюк, 1999в; [3] — Корнєєв, 1967; [4] — Крочко та ін., 1993; [5] — Рідуш, Коржик, 2004 (ця книга); [6] — Татаринів, Бачинський, 1968; [7] — Татаринів, 2000; [8] — дані Я. Петрушенка та О. Годлевської (особисте повідомлення).

Ігор Дикий



Борсук — типовий троглофіл. Рисунок за: О. Корнєєвим (1967).



3.6. Гризуни (Glires)

Rodents (Glires). — Igor Zagorodniuk. — Group is presented by 4 troglonous species, and one of them (dormouse) can be classified as seasonal troglophile species.

Обсяг групи

Із 55 видів наряду гліресів, відомих у складі фауни України [4], а саме — 3-х видів зайцеподібних (Leporiformes), 20 видів мишоподібних гризунів (Non-Muroidea) та 32 видів муroidних (Muroidea) — у складі сучасної спелеофауни зареєстровано лише окремі види. Ступінь вивченості групи як компоненту сучасних спелеофаун невелика. Це пов'язано із випадковим характером перебування гризунів у печерах та переважною увагою дослідників-теріологів до, насамперед, кажанів.

У сучасних печерних комплексах відомі знахідки лише 3-х видів трьох родин: *Myoxus glis* (Myoxidae), *Myodes glareolus* (Arvicolidae), *Sylvaemus tauricus* (Muridae). У викопному стані з печерних місцезнаходжень відома більшість родів зі складу відповідних регіональних фаун. Особливо часто дослідники знаходять кісткові рештки відносно крупних гризунів: *Sciurus*, *Spermophilus* (= *Citellus*), *Myoxus* (= *Glis*), *Cricetus*, *Rattus* та інші, а також *Apodemus*, *Mus*, *Microtus* тощо [3, 6, 7, 8]. Більшість цих знахідок відноситься до місць колишніх присад хижих птахів, кормових столиків і лігв хижих ссавців, стоянок людини тощо, і ці знахідки не можуть говорити про хоч якусь роль цих груп у складі печерних угруповань. Важливим є і те, що у складі глірофауни немає жодного характерного мешканця підземель (вкл. *Myoxus*). Відповідно, всі ці групи відносяться лише до категорії троглоксенів, тобто випадкових мешканців підземель.

Характер перебування у печерах

Переважна кількість видів гризунів у печерах відома у викопному стані [7, 8], при цьому переважна кількість матеріалу може бути віднесена до кісткових залишків дрібних гризунів, які потрапили у печери, найімовірніше, шляхом переносу кісткового матеріалу совами у складі пелеток і “появи” на кормових столиках хижих ссавців [3, 5, 7]. Сучасні види за типом перебування в печерах формують дві екологічні групи. Перша — випадкові візитери “з квитком в один бік” (мишоподібні гризуни), яких виявляють живими чи загиблими від голоду у привхідних частинах печери. Таких особин (зокрема,

Myodes glareolus & *Sylvaemus tauricus*) ми неодноразово відмічати у закарпатських і подільських лабіринтах (зокрема, печ. Романія і печ. Кришталева).

Друга група — гризуни, схильні до відвідування підземель. Такими, зокрема, є види родини вовчкових (Myoxidae), які на зимовий час переселяються в підземні порожнини, де проводять зимівлю у стані сплячки (гібернації). Загалом за близько 25–30 обстежень великих підземних порожнин нами виявлено лише 3 особини вовчка сірого (в 2-х випадках загиблі), *Myoxus glis*. Відносно часто в печерах виявляють відбитки лап на ґрунті і ще частіше — слід, місцями рясно розкиданий в галереях і на осипах ґрунту, до 5–10 конкрецій/м² в місцях концентрації слідів (звичайно він помітний через великі розпливчасті темні плями на субстраті навколо посліду). Очевидно, що вовчки використовують підземелля як “продовження” своїх нір у ґрунті, і нерідко ми бачимо сліди такого відвідування вовчками печер. Часто їх можна зустріти не у привхідних районах, а у віддалених (напр., в Галереї Стрімких Пацюків в печ. Романія, або на Проспекті Мао-Дзе-Дуна в печ. Славка)¹.

Загальна чисельність

Чисельність видів Glires у спелеофауністичних угрупованнях низька і загалом визначається чисельністю їх популяцій у наземних фаунах. Фактично нечисленні знахідки сучасних видів є віддзеркаленням їх відносно високої чисельності на поверхні. За одне обстеження в печері рідко знаходять сліди перебування більше 3–5 особин гризунів (дані автора). В деяких печерах із входами колодезного типу (напр., печера Романія) в окремі періоди йде накопичення особин, що впали у шахту і вижили після падіння (зокрема, близько 10 нориць рудих на дні 20-метрового колодезя).

Огляд знахідок

Myoxus glis (як “*Glis glis*”) — (Myoxidae) — печ. Романія, Закарпаття (спостереження слідів та знахідка кістяка загиблої під час сплячки соні) (дані автора та [2]), печ. Затоплена (спостерігаються зимові сплячки сімей) [2], печ. Славка, Поділля (в різний час послід 3–5 особин взимку 2000–2003 рр.) (дані автора);

Myodes glareolus (Arvicolidae) — печ. Романія, Закарпаття (до 10 особин на дні вхідного колодезя, жовтень); п. Кришталева, Поділля, вхідна галерея (дані автора); *Sylvaemus uralensis* Pall. (як “*Apodemus sylvaticus*”) — (Muridae) — печ. Віллябурунська, Крим (без деталей) [1];

Sylvaemus tauricus Pall. (як “*Apodemus flavicollis*”) — печ. Романія, Закарпаття (без деталей) [2]; там само + п. Кришталева, Поділля (вхідна галерея) (дані автора).

¹ Аналогічним шляхом міркувань можна пояснити знахідку, про яку повідомив В. Марченко (Кієво-Могилянська Академія): при обстеженні печери Атлантида взимку 2003 р. (8 січня) ним виявлено землерийку (за описом визначена як *Sorex araneus*). Звіра спостерігали в глибині печери, в залі “Радість”, за 300 м від входу; землерийка була активною, без ознак виснаження.

Роль в печерних ценозах

Через незначну і загалом випадкову присутність гризуни не відіграють помітної ролі в структурі підземних ценозів, принаймні як консументи. Висока частка кісткових залишків гризунів в печерних тафоценозах при рідкісних їх зустрічах в сучасних спелеофаунах не може розглядатися як зміна їх екологічної ролі та чисельності, а є наслідком того, що кісткові захоронення формувалися внаслідок використання печер хижаками, зокрема совами [3].

Очевидно, що ця група хребетних не може виступати як закономірний компонент спелеофаун, і вони є уразливими від самих умов підземель, оскільки не адаптовані до них (сенсори, температура, їжа). Проте, як і деякі інші групи (напр., амфібії), гризуни формують постійний “органічний струмок” із наземних екосистем у печерні ценози. Особливо це стосується усіх вовчкових та видів-домінантів з числа мишоподібних. Погіршення стану їх популяцій у суміжних з печерами наземних ценозах закономірно веде до погіршення загального стану спелеобіотних угруповань.

Джерела інформації: [1] — Амелічев та ін., 2005; [2] — Варгович, Монич, 2004; [3] — Громов, 1961; [4] — Загороднюк, 1999в; [5] — Підоплічко, 1937; [6] — Татаринов, 1962; [7] — Татаринов, 2000; [8] — Татаринов, Бачинський, 1968; [9] — Петрушенко, особ. повідомл.



Myoxus glis

Ігор Загороднюк



3.7. Хребетні у складі викопних троглофаун

Vertebrates as component of fossil troglifaunas. — Bogdan Ridush. — The most of the fossil fauna cave sites are situated in the main speleologic regions of Ukraine: Crimea, Northern Black Sea coast, Podillja, Pre-Carpathian area, Carpathian Mt., Bukovyna. The most ancient site belongs to Miocene time, but the Late Pleistocene sites are the most numerous. Among the fossil vertebrates the most trogliphilic groups are Chiroptera, Carnivora and Rodentia.

Вступ

Викопні фауністичні рештки у печерах є важливим джерелом інформації не лише про печерні фауни минулих епох, але й про рецентні зооценози. Процес утворення місцезнаходжень решток викопних організмів складається з трьох послідовних етапів: нагромадження решток (з утворенням танатоценозу), їх захоронення (з утворенням тафоценозу) та фосилізації (з утворенням ориктоценозу) [34]. Накопичення фауністичних решток у печерах має ряд особливостей. Так, танатоценоз не завжди з плином часу переходить у тафоценоз, і навпаки, фосилізація може відбуватись прискореними темпами.

Формування печерних тафоценозів, а згодом ориктоценозів, відбувалось протягом усіх геологічних епох, відколи існували печери і теріофауна. Проте сучасне різноманіття печерних тафоценозів значно обмежене особливо активною денудацією, яка супроводжує геологічний розвиток карстових регіонів та знищує спелеовміщуючі товщі. Тому досі в Україні не виявлено печерних місцезнаходжень давніших за неогенові (пізній міоцен), і лише пізньочетвертинні місцезнаходження порівняно численні.

Г. Бачинський розробив детальну класифікацію антропогенових і неогенових місцезнаходжень наземних хребетних України [12, 15], в якій печерні місцезнаходження виділено в окремий печерний тафономічний тип, в межах якого виділено тафономічні фації. Пізніше поділ на фації був дещо уточнений [33, с. 135–141]. У межах цього типу виділені наступні тафономічні фації: колодязів і шахт; печер-понорів та шахт-понорів; розкритих печер; печер-джерел; скельних навісів.

Найчастіше у печерах накопичуються рештки саме троглофільних видів хребетних, але, разом з тим, досить часто це рештки тварин, що потрапили у печеру випадково — провалившись у вертикальну печеру-пастку, або були принесені як здобич печерними хижаками і людиною. Більшість печерних

місцезнаходжень викопної фауни розташовані в основних карсто-спелеологічних районах України: Крим, Північне Причорномор'я (Одещина), Поділля, Прикарпаття, Карпати, Буковина.

Історія досліджень

Перша згадка про палеонтологічні знахідки у печерах України належить Евлії Челебі — турецькому мандрівникові, який 1657 р. перебував у Акермані (зараз Білгород-Дністровський) [86, с. 37]. Якщо відкинути властиві східним оповідачам фантастичні перебільшення, то можна припустити, що у його повідомленні мова йде про кістки печерних ведмедів у одній з “ведмежих печер”, які порівняно часті на півдні Одещини.

Початок палеозоологічних досліджень у печерах України був покладений дослідженнями А. Нордмана у одеських печерах ще у середині XIX ст. Одна з цих печер знаходилась у самому місті, а інша у с. Нерубайському під Одесою [104]. Але з від'їздом Нордмана до Фінляндії (куди він забрав більшу частину своєї колекції) ці дослідження припинилися на довгі роки. Пізніше викопні фауни виявлено у печерах Криму [45] та Західної України [49], де вони були пов'язані з археологічними місцезнаходженнями.

В Одесі дослідження відновились лише після того, як 1928 року спеціальна експедиція із дослідження одеських катакомб під керівництвом Т. Гриця виявила, що останні розкривають мережу природних карстових печер, заповнених червоно-бурою глиною з численними кістковими рештками. Перше визначення цих решток зробив професор Одеського університету О. Алексєєв [4]. У 1936 р. для дослідження цього місцезнаходження організовано спеціальну експедицію під керівництвом акад. Д. Третьякова [83]. Пізніше пліоценову фауну з цього місцезнаходження досліджували Н. Бурчак-Абрамович [17], І. Підоплічко [52, 53], А. Аргіропуло [1, 2], А. Тугарінов [85], Е. Гапонов [22], В. Горєцький [27], І. Яцко [90–94], В. Зубарева [36, 37], Є. Решетник [59], А. Рошїн [68–69], І. Одінцов [46], Л. Габунія та Т. Крахмальна [21] та ін. Геологічні та карстологічні умови залягання кісткових решток розглядали Є. А. Гапонов [22], Г. Бачинський [11], І. Одінцов [46–48].

Інша печера, багата на рештки представників пізньоплейстоценової фауни, знайдена 1938 р. біля с. Ільїнка, також поблизу Одеси, на березі Куяльницького лиману тим самим Т. Грицаєм.

1958–1970 рр. місцезнаходження хребетних виявлено у 33 печерах України із приблизно 600 обстежених. Їх дослідженням займалися Г. Бачинський [8–15 та ін.], В. Дублянський, К. Татарінов [72–79 та ін.], І. Одінцов [46–48], І. Яцко [94] та ін. У визначенні кістяних решток окрім згаданих дослідників брали участь Г. Барішніков [6–7 та ін.], Ю. Крочко [40], І. Марісова [41 та ін.], М. Воїнственський [20], В. Топачевський, П. Підгородецький, А. Путь, А. Уманська [10]. З кінця 1990-х рр. палеозоологічні дослідження

печер поновлено за сприяння Української спелеологічної асоціації [61, 62, 65]; розширюється міжнародна співпраця у цій галузі [64, 103, 108–110].

Міоцен

Гриців. Найдавніша в Україні (напевно, й у Східній Європі) троглофауна виявлена у вапняковому кар'єрі поблизу с. Гриців (Шепетівського р-ну, Хмельницької обл.), у пізньоміоценових відкладах. Тут у біогермних вапняках нижнього (новомосковського) горизонту середнього сармату були розкриті численні тріщини та карстові порожнини, заповнені зеленкуватими суглинками та глиною того ж віку, які вміщують уламковий матеріал, лінзи коричневих та зеленкуватих глин, що містять кістяні рештки хребетних від подібних уламків до фрагментів скелетів.

Тут виділено наступні види: риби — *Pisces* gen.; земноводні — *Mioproetus* sp., *Chelothriton* sp., *Andrias* sp., *Salamandridae* sp., *Bufo* sp., *Palaeobatrachus* sp., *Peleobates* sp.; плазуни — *Lacerta* sp., *Ophisaurus* sp., *Anguis* sp., *Boidae* (*Eryx*) gen., *Coluber* (2–3 види), *Elaphe* sp., *Vipera* sp., *Pelias* sp., *Protestudo* sp., *Melanochelys* sp.; птахи — 2 види, серед яких *Gressores* gen.; ссавці: рукокрилі *Chiroptera* gen. (2–3 вида), комахоїдні — кроти, їжаки, землерийки (2 види); гризуни; давні зайцеподібні; хижаки — *Simocyon* sp., *Eomellivora* sp., *Mustelidae* gen. (3 види), *Ictitherium* sp., *Percrocuta* sp. (2 види), хоботні — *Gomphotherium* sp., копитні — *Rhinocerotidae* gen., *Chalicotherium* sp., *Hyotherium* sp., *Hipparion* cf. *primigenium*, *Euprox* sp., *Cervulinae* gen., *Procerulus* sp., *Lagomerycinae* gen., *Protogocerus* sp. У костевміщуючих відкладах зустрічались копроліти хижаків [39]. Судячи з умов захоронення, деякі види середньосарматських хребетних замешкували печери. На думку К. Татарінова, спелеофауну представляли земноводні, зокрема жаби, часничниці, можливо гігантські саламандри, рукокрилі, деякі куницеви та гієни. Рештки окремих видів були занесені як жертви хижаків [80, с. 44–45].

Видовий склад цього місцезнаходження нагадує зооценози сучасних печер вологих тропіків та субтропіків, де основою харчового ланцюга є рукокрилі (іноді деякі види птахів), що масово населяють печери, та продукти їхньої життєдіяльності (гуано, рештки самих рукокрилих).

Пліоцен

Одеса. Дещо молодша фауна знайдена у карстових печерах під Одесою. Ці печери у вапняках понтичного ярусу, заповнені червоно-бурою глиною, були розкриті під час підземного видобутку пильного каменю в одеських катакомбах. Згідно з сучасними уявленнями про спелеогенез [98, 99], ці порожнини, що мають тектонічно обумовлену лабіринтову структуру, були промиті артезіанськими водами коли ще вміщуючі породи перебували значно нижче рівня ерозійних врізів. Пізніше, коли територія піднялась і артезіанський во-

доносний горизонт був здренований, розкриті ерозією печери стали в одних випадках пастками для теріофауни, а в інших — помешканнями для її троглофільних видів.

Карстові печери Одеси виглядають як мережа горизонтальних каналів. Поперечний перетин каналів здебільшого має форму трикутника, вершина якого впирається у стелю печери. Ширина галерей у нижній частині приблизно витримана по всій її довжині та коливається від 0,5–0,7 до 2,0–2,5 м. Висота галерей коливається в межах від 0,6 до 1,8–2,2 м. Від горизонтальних галерей угору відгалужуються вузькі вертикальні канали, заповнені червоно-бурою глиною. Відклади представлені щебенем, жорствою, червоно-бурою глиною з включеннями кісток, лесоподібним суглинком [48].

У складі цієї фауни представлені ссавці: ведмідь (*Ursus arverensis* Cr. et Job.), шаблезубий кіт (*Epimachaerodus crenatidens* Fab.), лисиці (*Vulpes praecorsac* Kormos, *Vulpes odessana*), гієни (*Hyaena sivalensis* Bose), гієноведмідь (*Hyaenarctos* Roscht.), собака південна (*Canis petenyi* Kormos), рись (*Lynx* sp.), борсук (*Parameles ferus* Rohtschin.), тхір (*Putoris* sp.), дикобраз (*Hystrix* sp.), сіноставці (*Ochotona gigas* Arg. et Pidop., *Ochotona eximia* Chom., *Ochotona pusilla* Pall.), бобр малий (*Stenofiber* sp.), верблюди (*Paracamelus alexejevi* Chavesson), страуси (*Struthio* sp.), мастодонти (*Mastodon arverensis*), носоріг (*Rhinoceros* sp. (?)), олень (*Cervus* sp.) та інші, а також птахи, амфібії та риби [48, 69]. Вік місцезнаходження визначався різними дослідниками як середньо- [10] або пізньопліоценовий [48, 69], та навіть як ранньоантропогеновий [5, с. 11]. Втім, останні данні мікрофауністичного і палеомагнітного датування свідчать про кінець раннього пліоцену [107].

До власне троглофілів тут належать, перш за все, представники ряду Carnivora: гієни, які тривалий час заселяли ці печери, сформувавши подекуди 15–20-сантиметровий шар копролітів, шакали, лисиці, борсуки. Очевидно, що схильність до троглодитизму проявляли і пліоценові ведмеді та шаблезубі коти. Останні навіть залишили на стінах сліди своїх пазурів [48], а лисиці та шакали залишили сліди своїх зубів на костях страусів [17, с. 22]. Виходячи з власних спостережень поведінки рецентних видів (наприклад, [60]), можна стверджувати про троглофільність також дикобразів та сіноставців, а також припустити троглофільність деяких інших гризунів, хижих птахів, амфібій.

Еоплейстоцен

Тарханкут. До пізньої стадії хапровського фауністичного комплексу (середній еоплейстоцен) належить Тарханкутське місцезнаходження. Воно розташоване на Тарханкутському півострові, за 4 км на південний захід від м. Чорноморського (Крим), у береговому урвищі правого мису Ожинової бухти. У цьому місці відслонюються верхньосарматські вапняки, видимою потужністю 7 м. На висоті приблизно 4 м н.р.м. простежується невелика струк-

турна тераса, обумовлена прошарком рихлого травертиноподібного вапняку потужністю до 1 м. У ньому спостерігається декілька лінз червонуватого суглинку з жорствою вапняку, в яких знаходиться велика кількість викопних кісток. В одній з лінз знайдено рештки крупних ссавців. Склад фауни: їжак (*Erinaceus* sp.), землерийка (*Soricidae* gen. et sp.), білозубка (*Crocidura* sp.), кажан (*Chiroptera*), куниця (*Martes* sp.), горностаї (*Mustela* sp.), борсук (*Meles* sp.), вовк (*Canis* sp.), лисиця (*Vulpes* sp.), кінь Стенона (*Equus stenonis* Cocchi), носоріг (*Rhinoceros* sp.), олень (*Cervus* sp.), антилопа (*Antilopinae* gen. et sp.), південний слон (*Archidiscodon meridionalis* Nesti), зубр (*Bison* sp.), заєць (*Lepus* sp.), зайці (*Leporidae* gen. et sp.), сіноставець (*Ochotona* sp.), ховрах (*Citellus* aff. *nogaici* W. Topancevski), бобр (*Castor* sp.), тушканчик (*Alactaga* sp.), тушканчикові (*Diplodidae* gen. et sp.), хом'яки (*Cricetinae* gen. et sp.), строкатки (*Lagurus* aff. *aranke* Kretzoi), сліпачок (*Ellobius tarchancutensis* W. Topancevski), алофайоміс (*Allophajomis* aff. *pliocenicus* Kormos), полівки (*Arvicolinae* gen. et sp.), сліпак (*Spalax minor* W. Topancevski) та велика кількість кісток птахів [11, 57].

Характер місцезнаходження свідчить про його печерне походження. Очевидно, печери були притулком як для дрібних хижаків (куниця, горностаї), так і для більших (вовк, лисиця, борсук). З троглофільної фауни слід відзначити рештки кажана.

Чортківське місцезнаходження (західний регіон поблизу Чорткова) представляє найдавнішу фауну, виявлене у порожнинах некарстового походження. Це — гrotи у верстві білих кварцових середньобаденських (міоцен) пісків, під панциром пісковика та вапняку, що, за нашими спостереженнями, мають суфозійне походження. Усі порожнини розкриті кар'єрами.

Це місцезнаходження розташоване у стародавньому гроті, що утворився у баденських вапнистих пісковиках і був заповнений червоняво-жовтими середньозернистими алювіальними пісками. І. Підоплічко [52] виділяв тут окрему чортківську фауну, яка датується раннім плейстоценом (за І. Підоплічком — ранній гоміцен). Троглофіли представлені ймовірно рукокрилими (*Chiroptera*): нічниця (*Myotis* sp.), довгокрил (*Miniopterus* sp.); хижаками (*Carnivora*): гієна (*Hyaena* sp.), куниця (*Mustelidae*), борсук (*Meles meles* L.); гризунами (*Rodentia*): сіноставець малий (*Ochotona pusilla* Pall.) [52, 80]. Рештки ряду інших гризунів та комахоїдних походять, очевидно, з погадок хижих птахів [80] і не відображають троглофільність цих видів, так само, як і рештки тура (*Bos primigenius* Woj.), оленя (*Cervus elaphus* L.) та носорога (*Rhinoceros* sp.), які найімовірніше занесені у печеру гієнами.

Горішньовигнанське місцезнаходження розташоване у піщаному кар'єрі біля шосе Тернопіль–Чернівці, за 0,5 км від с. Горішня Вигнанка поблизу Чорткова. Представлене заповнювачем давнього грота, утвореного у верстві білих кварцових нижньотортонських пісків, під карнизом ратинських

вапняків (до 1 м). Тут були виявлені рештки 30 видів ссавців та інших хребетних [78]. Фауна належить до таманського комплексу. За видовим складом та колагеновим аналізом кісток, місцезнаходження було датоване як пізньопліоценове (еоплейстоцен за сучасними уявленнями). З рукокрилих відмічено знахідку нічниця (*Myotis* sp.). З інших ймовірних троглофілів: Carnivora: ведмідь пліоценовий (*Ursus* cf. *wenzensis* Stach.), кіт лісовий (*Felis* cf. *silvestris* Schreber.), борсук пліоценовий (*Arctomeles pliocaenicus* Stach.), лисиця (*Vulpes* sp.), шакал (*Canis* cf. *aureus* L.); Rodentia: сіноставець дрібний (*Ochotona* cf. *pseudopusilla* Gureev et Schevtschenko), бабак (*Marmota* sp.), соня полчок мала (*Glis minor* Kowalski), миша-параподемус (*Parapodemus* cf. *coronensis* Schaub.), хом'як великий (*Cricetus cricetus* aff. *major* Woldrich.), хом'як серетський (*Cricetus cricetus seretensis*), полівка мімоміс (*Miomys intermedius* Newton.), полівка аллофайоміс (*Allophajomys pliocaenicus* Kormos.), сліпак (*Spalax* sp.).

Синякове–1. Місцезнаходження було розкрито у піщаному кар'єрі біля с. Синякове, що поблизу Чорткова. Скупчення кісток великих тварин та копролітів пов'язане із заповненням стародавнього грота (12 м завдовжки, 10 м завширшки та 1,5 м заввишки), що утворився у середньобаденських білих кварцових середньозернистих косоверстуватих пісках, під карнизом вапнистих пісковиків. Рештки тварин (розрізнені трубчасті кістки кінцівок, фаланги, окремі зуби та уламки кісток черепів) були розсіяні у товщі жовтого неверстуватого піску, що цілком заповнював стародавній грот.

Виявлено 48 видів хребетних. До троглофілів слід віднести Chiroptera: нічницю (*Myotis* cf. *damutae* Kowalski), вуханя (*Plecotus* sp.), нетопиря (*Pipistrellus* sp.); Carnivora: кам'яна куниця (*Martes foina* Erx.), борсук (*Meles meles sinjakovnsis* subsp.), печерний лев (*Felis spelaea* Gold.), кіт (*Felis* sp.), лисиця (*Vulpes* sp.), вовк (*Canis* sp.), печерна гієна (*Crocota* cf. *spelaea* Gold.), куон (*Cuon* sp.), дрібний різновид печерного ведмедя (*Spelaeartcos spelaeus* cf. *rossicus* Borisjak, 1931), можливо тхір (*Putoris* sp.); Rodentia: дрібного сіноставця (*Ochotona pseudopusilla* Ger. et Schevt.), соню лісову (*Dyromys* sp.), миша (*Apodemus* sp.), миша-параподемус (*Parapodemus* cf. *coronensis* Schaub.), хом'як великий (*Cricetus cricetus* major Wold.), хомяк аллокрісетус (*Allocricetus* sp.), полівки (*Arvicola* cf. *hintoni*, *Microtus* (*Pitymys*) sp., *Microtus* ex gr. *arvalis* Pall.).

Найбільше решток належить ведмедям і борсукам, то ж, очевидно, вони найчастіше його заселяли, але наявність копролітів свідчить і про активне використання печери гієнами. Відповідає тираспільському фауністичному комплексу (міндель, нижній плейстоцен) і, за результатами колагенового аналізу, формувалося протягом тривалого часу — кінець еоплейстоцену — ранній плейстоцен [10, 78, 80].

Ранньоантропогенове місцезнаходження у печері *Кизил-Коба* (Долгоруківська яйла, Крим) містило рештки восьми особин своєрідної форми печерного ведмедя [13], яку Г. Бачинський виділив у підвид *Ursus spelaeus crimaеus*, вказавши на його відмінності від *Ursus spelaeus rossicus*, *Ursus spelaeus spelaeus* та *Ursus deningeri* [8]. Окрім ведмежих кісток, місцезнаходження, що містилось на п'ятому поверсі печери (загалом печера налічує 6 поверхів), містило також окремі кістки дрібного вовка або давньої собаки (*Canis* sp.), зайця (*Lepus* sp.), хом'яка (*Cricetus cricetus*) та високогірних птахів: альпійської галки (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) і клушиці (*P. graculus*) [13].

Середній та пізній плейстоцен

Крим. Пізньоплейстоценові місцезнаходження у Криму зосереджені в межах Головної та Внутрішньої гряд Кримських гір. При цьому, у межах Внутрішньої гряди переважають великі гроти та навіси, а на Головній гряді — різноманітні печерні утворення, в т. ч. вертикальні колодязі–пастки.

Головна гряда Кримських гір складається із декількох платоподібних нагір'їв — яйл, у межах яких інтенсивно розвинуті карстові явища, а, відповідно, і печери досить поширені. Численні входи до печер знаходяться як на поверхні цих плато, так і в урвищах на схилах гірських масивів.

Хоча основним троглофільним видом викопної четвертинної фауни Європи залишається печерний ведмідь, його рештки у Криму не такі численні, як у печерах Альп, Карпат, Кавказу чи Уралу. Зокрема рештки печерного ведмедя (*Ursus spelaeus*) знайдені, окрім Кизил-Коби, лише в декількох печерах. Натомість, рештки бурого ведмедя (*Ursus arctos*) тут порівняно часті.

Печера *Еміне-Баїр-Хосар* (*Баїр*). Під вапняковою корою, що покривала дно невеличкої зали, було знайдено викопні кістки печерних ведмедів (*Spelaeartcos spelaeus*), вовків (*Canis lupus*), корсаків (*Vulpes corsac*), печерних левів (*Felis spelaea*), рисів (*Lynx lynx*), первісних коней (*Equus caballus*), звичайних оленів (*Cervus elaphus*) та зайців (*Lepus* sp.) [14]. На думку Г. Бачинського, місцезнаходження утворилося на місці тривалого існування великих хижаків поблизу давнього входу, тепер закритого обвалом і вапняковими напливами. Дослідник гадав, що провальний колодязь, який править тепер за вхід, утворився пізніше [15]. Проте наші дослідження показують, що цей колодязь і бічний вхід існували одночасно, а сам колодязь був величезною та тривалою пасткою для численних травоядних [64, 109, 110].

Окремі зуби печерного ведмедя (*Ursus spelaeus*) знайдено нами у червоно-бурій глині під вапняковими напливами печери *Бінбаш-Коба* (*Тисячоголова*) на Чатирдазі.

Рештки ведмедя печерного (*Ursus spelaeus*), а також ведмедя бурого (*Ursus arctos*), гієни печерної (*Crocota spelaea*) (також копроліти гієн), вовка (*Canis lupus*), корсака (*Vulpes corsac*), борсука (*Meles meles*), тхора (*Putoris*

eversmanni) з палеолітичного грота *Чокурча*, який знаходився лише за 3 км на схід від центру Сімферополя. На стоянці Старосілля, що у балці *Канли-Дере* у Бахчисараї, з потенційно троглофільних хижаків присутні лише *Crocota spelaea*, *Putorius* cf. *eversmanni*, *Canis lupus*, *Vulpes* aff. *vulpes* та росомаха (*Gulo* cf. *gulo*). У печері *Мамат(Мамут)-Коба*, що у верхів'ї річки Біюк-Карасу, з троглофільної фауни присутні: *Ursus spelaeus*, *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Meles meles*, *Ochotona pusilla* [19].

Шахта *Ведмежа* розташована на північному схилі хребта Басман — відрога Ялтинського масиву. На її дні на глибині 32 м у бриловому навалі з глинистим заповнювачем було знайдено велику кількість кісток карликової раси бурого ведмеда, а також рештки лисиць, корсаків, диких котів, європейських зайців та інших тварин середньоантропогенового (?) віку [15]. Кістки трьох особин бурого ведмеда, серед яких один майже повний скелет тварини, знайдені також у печері *МАН* на масиві Демерджи [33, с. 139].

У відрогам Ялтинської яйли знаходиться печера *Лісника*, в якій на дні колодязя, на глибині біля 20 метрів також виявлено рештки бурого ведмеда (*Ursus arctos*) віком 10 155/±40 тому.

У печері *Аджи-Коба* на Карабійському масиві, яка містила пізньопалеолітичне місцезнаходження, знайдені рештки печерних ведмеда та лева, рисі, дикого kota [29, 33, с. 139].

Шахта *Кришталева* знаходиться на західній околиці Ай-Петринського масиву. На глибині 70–77 м у невеликій бічній ніші під давньою напливною корою знайдено захоронення майже повних скелетів печерного лева та лисиці [15]. За колагеновим аналізом це місцезнаходження датувалось міндель-рісом, але нещодавнє радіовуглецеве датування показало його пізньоплейстоценовий вік (17'980 +/-50 років) [Д. Нагель (Віденський університет), особисте повідомлення].

Ще одне місцезнаходження печерного лева виявлене у печері *Мармурова* на Чатирдазі [109].

Печера *Карань-Коба (Темна)* на схилі балки Кубалар-Дере неподалік Байдарської долини, тобто в межах Головної гряди Кримських гір. Тут знайдені кістки слона, крупних копитних (зубр, олень, кінь та ін.), дрібних копитних (сайга, баран, козел), носорога, свині, дикого осла, вовка, лисиці, корсака, песця, печерної гієни та риби [16].

На палеолітичній стоянці у печері *Кіік-Коба*, що на північних відрогам Довгоруківської яйли, знайдені лисиця, корсак, песець (?), бурий ведмідь, печерна гієна, у гроті Пролом 1 — печерний ведмідь, вовк, песець, лисиця [71, с. 42], у гроті Пролом 2 — *Ursus spelaeus*, *Crocota spelaea*, *Panthera spelaea*, *Vulpes corsac*, *Putorius eversmanni* [6].

Іллінка. Печери на півдні Одещини за багатством викопної фауни, а саме великою кількістю решток печерних ведмедів, нагадують так звані “ведмежі печери” Альп. Перші багаті знахідки були зроблені ще у середині 19 ст. А. Нордманом у самій Одесі та у с. Нерубайському [104]. Інша печера була знайдена 1938 року біля с. Іллінка поблизу Одеси.

Більшість кісток у печері Іллінка склали рештки печерного ведмеда (*Ursus spelaeus*), загальна кількість особин якого налічувала 374. Поряд знайдені менш численні рештки *Hyaena spelaea*, *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Vulpes corsac*, *Meles meles*, *Felis spelaea*, *Ochotona pusilla*, *Histryx*, *Spalax leucodon*, *Cricetus cricetus* [55]. Недалеко, у Ковалевій балці, знайдено ще декілька каверн, заповнених суглинком із пізньоплейстоценовими фауністичними рештками *Ursus spelaeus*, *Vulpes corsac*, *Meles meles* [55].

2003 р. біля Нерубайського знайдена ще одна зруйнована і похована печера з рештками *Ursus spelaeus*, *Canis lupus*, *Alopex lagopus*, *Crocota* sp., *Bison* sp., *Equus* sp., *Spalax* sp., яка досліджувалась науковцями Палеонтологічного музею НАН України (Ю. Семенов, Д. Іванов) та Віденського університету (Г. Рабідер, Д. Нагель та ін.) і датована віком 41000+1200/-1100 р.т. [103].

Подністров'я та Попруття. Нижньокривчанське пізньоплейстоцен–голоценове місцезнаходження, яке знаходиться в печері *Кришталева (Середня)* (с. Нижнє Кривче, Борщівського р-ну, Тернопільської обл.), переважно дрібних хребетних, що сформувалось на місці ночівлі денних хижих птахів, що через невеликі щілини потрапляли вглиб лабіринту і нагромадили велику кількість погадок, які захоронились гіпсовою потертю — продуктами звірювання стін. Тому, на думку Г. Бачинського, серед видового складу переважають сіноставці (*Ochotona* sp., *O. pusilla*) [15]. Але, оскільки, як зазначалося, сіноставці є троглофілами, то ймовірно у печері вони влаштовували кубла. Крім них, достовірними троглофілами є нічниця довговухі (*Myotis* cf. *bechsteini*, *M.* cf. *myotis*, *M.* cf. *natterei*) та вухань (*Plecotus auritus*), борсук (*Meles* cf. *meles*), та ймовірними — ласки (*Mustela* cf. *nivalis*, *M. nivalis minima*), горностай (*M. erminea*) та ряд гризунів (детальніше див.: [75]).

Склад фауни також дає підстави припускати перебування тут пізньопалеолітичної людини. Наявність решток північного оленя (*Rangifer tarandus* L.) та викопного коня (*Equus caballus* L.) у верхньому 20–сантиметровому шарі гіпсово-глинистих відкладів на певній відстані від входів навряд чи можна пояснити діяльністю дрібних хижаків (борсук, песець, кіт), рештки яких також були тут знайдені [78]. Окрім того, нами в цьому місцезнаходженні виявлено фалангу печерного ведмеда (*Ursus spelaeus*).

К. Татаринов вважав, що кістки у Середню нижньокривчанську печеру були замиті водою, оскільки до 1959 р. (до відкриття розробок гіпсу) печера була закрита, а, отже, недоступна для хижих ссавців чи птахів [75]. Ми вважаємо, що у пізньому плейстоцені навіть не один, а декілька входів у печеру

були доступні не лише для тварин, але й для людей. Лише пізніше, через накопичення лесової товщі та активізацію силових процесів, ці входи були закупорені делювіально-колювіальними відкладами.

Невелика печера на г. *Пустельня* біля с. Мала Іловиця Кременецького району (Тернопілья), що розкрита кар'єрними розробками, містила пізньоплейстоценові шари з верхньопалеолітичною індустрією та фауністичними рештками, серед яких переважали кістки печерних ведмедів поряд з рештками бурих ведмедів, вовків, псців, печерних левів, північних оленів, первісних коней і звичайних лемінгів. Захоронення утворювалося протягом тривалого часу на місці лігв печерних ведмедів та інших хижаків [15, 50, 78].

Печера *Прийма I*, поблизу с. Прийма (Миколаївський р-н, Львівська обл.), містить двошарове археологічно-палеонтологічне місцезнаходження. Серед остеологічних решток мустьєрського шару переважають кістки печерного ведмеда при наявності окремих кісток зайця-русака. За даними радіовуглецевого аналізу кісток, комплекс датується 45600 ± 450 років від наших днів [43, 44]. У пізньопалеолітичному шарі тут знайдені рештки мамонта (*Mammuthis primigenius* Blum.), носорога волохатого (*Coelodonta antiquitatis* Blum.), ведмеда печерного (*Spelaearctos spelaeus* Ros.), ведмеда бурого (*Ursus arctos* L.), гієни печерної (*Crocota spelaea*), лева печерного (*Panthera spelaea* Gold.), зубра первісного (*Bison priscus* Woj.), коня первісного (*Equus equus* Pidor.), оленя благородного (*Cervus elaphus*), свині дикої (*Sus scrofa* L.), лисиці (*Vulpes vulpes*), псця (*Alopex lagopus*), лося (*Alces alces* L.), оленя північного (*Rangifer tarandus* L.), деяких дрібних ссавців, птахів та риб. Радіовуглецеві датування дали досить незначний діапазон у межах 14200–13600 років від наших днів [43, 44].

Грот Печерного Ведмеда в ур. *Дівочі Скелі* біля Кременця ймовірно слугував лігвом печерним гієнам (*Crocota spelaea*), та ведмедам (*Spelaearctos spelaeus* Ros.). Рештки останніх тут особливо численні (21 особина). З інших ссавців у гроті представлені псець (*Alopex lagopus* L.) та ряд великих копитних [74, 80].

Ще 1881 р. окремі кістки скелета і черепа гієн виявлено у печері біля с. Мельни (Рогатинський р-н, Івано-Франківська обл.) [102]. З давніми лігвами печерних гієн і печерних ведмедів пов'язані місцезнаходження антропогенових хребетних поблизу сс. Страдч та Винява Львівської обл. У нішах, заповнених перевідкладеним піском, під обваленим карнизом з баденських пісковиків знайдено рештки печерних гієн, печерних ведмедів, вовків, первісних коней, волохатих носорогів, звичайних, велетенських та північних оленів [12, 28, 72].

На Буковині відома поки що одна печера з рештками плейстоценової фауни. Це печера Буковинка. Судячи з великої кількості копролітів та розгризених кісток у печерних відкладах, в її вхідних залах містились численні

лігва печерних гієн [61, 62, 108]. Окрім гієн, тут знайдено також декілька зубів та уламок щелепи печерного ведмеда, а також рештки плейстоценових та голоценових лисиць. Вік місцезнаходження $41300 (+1300/-1100)$ років.

Карпати. Палеофауністичні рештки у печерах Українських Карпат виявлено поки що лише у печерах Угольського карстового масиву (поблизу сс. Велика і Мала Угля, Тячівський р-н, Закарпатська обл.). Вперше викопна фауна знайдена у печерах скелі Вів. 1962 року туристи виявили кістки, що були рештками печерних ведмедів. Наукове дослідження печер було здійснене кафедрою зоології Ужгородського університету (1964–1965 рр.) та експедицією Зоологічного інституту АН УРСР (1963–1965) [38]. У 1989–1993 рр. палеозоологічні дослідження у печерах Карпат було поновлено. Збір матеріалу проводився у печерах Угольського масиву та на горі Червоний Камінь (сс. Мала Угля та Нересниця Тячівського р-ну) [40].

Більшість субфосильних решток з печери Перлина належала печерному (*Spelaearctos spelaeus*) та бурому ведмедеві (*Ursus arctos*), частина кісток належала дикому кабану (*Sus scrofa*). Череп бурого ведмеда знайдено також у печері Прозорих Стін, а ікло печерного ведмеда — у печері Ведмеже Ікло [87]. За результатами датування методом прожарювання, виконаного у 1960–ті роки, вік плейстоценових решток визначений у 100 тис. років, але ці дані потрібно перевірити сучасними методами. В іншій печері скелі Вів виявлено рештки борсука (*Meles meles*), kota, видри, куниці, кабана, які датуються голоценовим часом [38].

Численні рештки, серед яких переважали кістки печерного ведмеда (*Spelaearctos spelaeus*), знайдено 1972 р. на місці палеолітичної стоянки у печері Молочний Камінь. Радіовуглецева дата для найнижчого шару у цій печері складає $25'550 \pm 350$ років (GrN–7761) [23]. Проте навряд, що всі рештки пов'язані з мисливською діяльністю людини.

Фауна

Якщо сучасні тварини поділяються за своєю пристосованістю до екологічних умов на троглобіонтів, троглофілів та троглоксенів, тоді буде логічним поділити і представників викопних фаун на палеотроглобіонтів, палеотроглофілів та палеотроглоксенів. Цілковитих троглобіонтів як серед викопних, так і серед рецентних хребетних України досі не виявлено. Не виключено, що до них належали деякі земноводні з міоценових відкладів Грицева (наприклад, *Mioproteus* sp.), але встановити за викопними рештками такі ознаки троглобіонтності як відсутність пігментації або редукцію органів зору неможливо. До палеотроглоксенів можна зарахувати більшість видів, які за життя випадково потрапили у печери, здебільшого у печери-пастки.

Але й тут важко розділити рештки, наприклад, гризунів, які самостійно потрапили у печеру і тут загинули, від тих, які потрапили у печеру як здобич

хижаків (здебільшого з пелетками хижих птахів). Тому при характеристиці палеоспелеофаун хребетних доводиться обмежуватися списком очевидно троглофільних родів і родин, троглофільність яких впевнено фіксується як у минулому, так і в рецентних видів.

Ряд Рукокрилі — Chiroptera

Найдавніші рештки — 2–3 точно не визначених види з міоценових печер Грицева. У середньоєвропейських відкладах печер Тарханкута відмічаються теж лише як Chiroptera. Досі не виявлені у пліоцені Одеси, але це лише питання часу. У гротах біля Чорткова вже фіксуються: нічниця (*Myotis* sp.), довгокрил (*Miniopterus* sp.); Синякове–1: нічниця (*Myotis* cf. *danutae* Kowalski), вухань (*Plecotus* sp.), нетопир (*Pipistrellus* sp.); Горішня Вигнанка: *Myotis* sp. З середньо- та пізньоєвропейських місцезнаходжень у Криму лише у печері Баїр відмічені два види, до кінця не визначені. У печ. Середній Нижньокривчанській (Кришталевої) зафіксовано декілька видів (*Myotis* cf. *bechsteini*, *M.* cf. *myotis*, *M.* cf. *nattereri*) та вухань (*Plecotus auritus*).

Через дрібні розміри рештки Chiroptera рідко фіксуються пересічними спостерігачами, але при широко поставлених дослідженнях (промивки ґрунту) можуть дати багато матеріалу з більшості значних порожнин. Окрім кісткових решток, можуть фіксуватись за викопними покладами гуано, проте в Україні таких відкладів не знайдено.

Ряд Хижаки — Carnivora

Серед троглофільних видів антропогену найпомітнішими та найпопулярнішою є триада печерних хижаків — печерних ведмедей, гієни та лева. Але навіть серед них пальма першості належить звичайно печерному ведмедеві.

Ursidae Gray, 1825. Найдавнішим представником цієї родини у печерах України звичайно є середньопліоценовий *Ursus arverensis* з одеських катакомб. Напевно троглофілом міг бути і гієноведмідь (*Hyaenarctos* Roscht.) звідти ж та пліоценовий ведмідь (*Ursus* cf. *wenzensis* Stach.) з Горішньої Вигнанки. Систематичне положення *Ursus spelaeus crimaeus*, виділеного Г. Бачинським у підвид, потребує уточнення сучасними методами, в т.ч. аналізом ДНК. Необхідно уточнити також вік, оскільки попереднє датування (міндель) базується на не зовсім досконалому колагеновому методі. Г. Баришніков вважає, що таке датування спірне, оскільки для мінделя Західної Європи більш характерний не *Ursus spelaeus*, а його предкова форма *U. deningeri* von Reichenau [6]. Такий самий сумнів може бути висловлений щодо систематики дрібного різновиду печерного ведмедей (визначеного як *Spelaearctos spelaeus* cf. *rossicus* Bor.) із Синякове–1, що не заперечує троглофільності останнього.

Численнішими (хоча далеко не такі численні, як у печерах Західної та Центральної Європи) є рештки великого печерного ведмедей. Його рештки

знайдені у печерах Криму: печери Баїр та Бінбаш-Коба на Чатир-Дазі, печерах Мамат-Коба та Аджи-Коба на Карабі, у гротах Чокурча, Канли-Дере, Пролом 1, Пролом 2 у Внутрішній гряді; у печерах поблизу Одеси: Нерубайське та Ільїнка; у порожнинах Західної України: печерах Кришталева, Пустельня, Буковинка, Прийма I, Дівочих Скель, суфозійних нішах біля сс. Страдча та Винява, печерах скелі Вів у та Молочний Камінь на Закарпатті.

Через велику індивідуальну мінливість, систематика викопних *Ursidae* залишається не усталеною. У вітчизняній літературі з певного часу застосовується виділення печерних ведмедів у окремий рід *Spelaearctos* Geoffroy, 1836, в той час як зарубіжні автори продовжують зараховувати їх до роду *Ursus* Linnaeus, 1758. Тому, при порівнянні публікацій різних років та авторів назви *Spelaearctos spelaeus* та *Ursus spelaeus* слід вважати синонімами. Окрім того, останнім часом серед печерних ведмедів Альп виділяють щонайменше три групи (*Ursus ladinicus*, *Ursus eremus*, *Ursus ingressus* [106]). Тому систематичне положення більшості печерних ведмедів України залишається невизначеним і потребує ревізії.

Поряд з печерними ведмедами печери України тривалий час замешкував ведмідь бурий (*Ursus arctos* L.). Його плейстоценові рештки виявлені в шахті Ведмежій, печерах МАН, Лісника, Киїк-Коба, Пустельня, Прийма-I, Дівочих Скель, Перлина, Прозорих Стін.

Hyaenidae Gray, 1869. Гієнові — друга група з триади печерних хижаків, представлені майже виключно представниками роду *Crocota* Kaup, 1828. Найдавніші гієни представлені двома видами роду *Percrocota* sp. із міоценової фауни Грицева. Що стосується так званого гієноведмедей з пліоценових відкладів печер Одеси, то ці рештки на сьогодні втрачені й саме їх визначення ставиться під сумнів. Зате рештки гієни, близької до сівалікської (*Hyaena* cf. *sivalensis* Bose), у тих самих відкладах Одеси досить численні. Плейстоценові гієни відомі з місцезнаходжень Чорткова, Синякова, Баїра, Чокурчі, Канли-Дере, Карань-Коби, Киїк-Коби, Пролом 2, Іллінки, Нерубайського, Мельни, Страдча, Виняви, Буковинки. Як правило, присутність гієнових у печерах фіксується не лише за кістковими рештками, але й за копролітами, які подекуди утворюють цілі прошарки, а також численними розгризеними та погризеними кістками та їх уламками. Цікаво, що рештки печерних гієн не фіксуються, принаймні поки що, у печерах Українських Карпат.

Felidae Gray, 1821. Представлені декількома родами, але їхні рештки зустрічаються рідше, ніж двох попередніх родин. Найдавніший представник походить з пліоцену Одеси (*Epimachaerodus crenatidens* Fab.). Найчастіше зустрічаються рештки печерного лева (*Felis spelaea* Gold. (або: *Panthera spelaea* Gold., 1823) — у печерах Синякове–1, Баїр, Мармурова, Аджи-Коба, Пролом 2, Кришталева (на г. Ай-Петрі, Крим), Іллінка, Пустельня. Значно рідше трапляються рештки kota лісового (*Felis* cf. *silvestris* Schreber; *Felis*

спр.): Горішня Вигнанка, Ведмежа, Кришталева (Нижньокривчанська), Прийма І, Перлина (Карпати) зруйнована карстова порожнина в ур. Турецька Криниця (с. Зелена Липа, Хотинський р-н, Чернівецька обл.) [дані автора], та рисів (*Lynx lynx*; *Lynx* sp.): Одеса, Баїр, Аджі-Коба.

Canidae Gray, 1821. Представлені трьома родами (*Vulpes*, *Canis*, *Cuon*). Найчастіше зустрічаються лисиці (*Vulpes*), з яких найдавніші присутні у пліоценовій фауні Одеси (*Vulpes praecorsac* Kormos, *Vulpes odessana*).¹ У решті ж випадків рід найчастіше представлений видами — *Vulpes vulpes*, *Vulpes corsac* та іноді *Alopex lagopus*. Перший вид і сьогодні якнайширше представлений у рецентній троглофілній фауні практично в усіх регіонах України. Інколи у печерах зустрічають рештки представників роду *Canis*. Це собака південна (*Canis petenyi* Kormos) з Одеси, *Canis* sp. з Тарханкута, Кизил-Коби, Синякова–1, шакал (*Canis* cf. *aureus* L.) з Горішньої Вигнанки, вовки (*Canis lupus*) з Баїра, Чокурчі, Мамат-Коби, Карань-Коби, Пролому 1, Іллінки, Нерубайського, Пустельні, Страдча та Виняви. Поодинокими є рештки видів близьких до роду *Cuon* (*Simocyon* sp. з Грицева та *Cuon* sp. з Синякова–1).

Mustelidae Swainson, 1835. У місцезнаходженнях раннього антропогену (Тарханкут, Синякове–1, Чортків, Горішня Вигнанка) зустрічаються роди *Meles* (борсуки), *Mustela* (тхори, горностаї, ласки), *Martes* (куниці). Всі вказані роди існували вже у пліоценовій фауні (Одеські катакомби), й продовжували жити на території Європи протягом усього плейстоцену, не зраджуючи своїх троглофілних нахилів і часто оселяючись у печерах. Іноді до них долучалися *Lutra* (видри) та *Gulo* (росомахи).

Ряд Гризуни — Rodentia

Зустрічаються у печерних відкладах з міоцену, проте розрізнити рештки гризунів, що потрапили у печерні відклади самостійно або у складі погадок хижаків, *in situ*, загалом можливо. Проте, більшість авторів на це рідко звертали увагу. Тому ми обмежимося розглядом лише тих таксонів, рецентна троглофільність яких відома нам з власних спостережень.

Серед теплолюбних викопних видів півдня України часом знаходять дибокрази (*Hystrix* sp.): пліоцен Одеси і плейстоцен Іллінки. Сіноставці зустрічаються часто, починаючи з пліоцену (*Ochotona gigas* Arg. et Pidoapl., *Ochotona eximia* Chom., *Ochotona pusilla* Pall.) та протягом усього антропогену (Тарханкут, *Ochotona* sp.), Гор. Вигнанка та Синякове–1 (*Ochotona* cf. *pseudopusilla* Gureev et Schevtschenko), Чортків, Мамат-Коба, Іллінка, Кришталева (Нижньокривчанська) (*Ochotona pusilla* Pall.). Рецентні представники обох родин і сьогодні заселяють навіси, гроти і печери Центральної Азії.

Джерела інформації: [1] — Аргиропуло, Пидопличко, 1939; [2] — Аргиропуло, Пидопличко, 1939а; [3] — Александрова та ін., 1986; [4] — Алексеев, 1945; [5] — Алексеева, 1977; [6] — Барышников, 1987; [7] — Барышников, 1995; [8] — Бачинський, 1962; [9] — Бачинский, Дублянский, 1963; [10] — Бачинський, 1965; [11] — Бачинський, 1965а; [12] — Бачинський, 1967; [13] — Бачинський та ін., 1967; [14] — Бачинський, Дублянский, 1968; [15] — Бачинський, 1970; [16] — Бибилова, Колосов, 1958; [17] — Бурчак-Абрамович, 1953; [18] — Вангенгейм, Певзнер, 1991; [19] — Верещагин, Барышников, 1980; [20] — Воинственский, 1963; [21] — Габуния, Крахмальная, 1993; [22] — Гапонов, 1954; [23] — Гладилин, Пашкевич, 1977; [24] — Грицай, 1938; [25] — Грицай, 1939; [26] — Грицай, 1958; [27] — Горецкий, 1942; [28] — Горецкий, 1957; [29] — Громов, 1948; [30] — Громов, 1955; [31] — Давид та ін., 1990; [32] — Добровольский, 1950; [33] — Дублянский, Ломаев, 1980; [34] — Ефремов, 1950; [35] — Замятнин, 1950; [36] — Зубарева, 1939; [37] — Зубарева, 1948; [38] — Колушев, 1966; [39] — Короткевич та ін., 1985; [40] — Крочко та ін., 1993; [41] — Марисова, 1962б; [42] — Мацкевий, 1993; [43] — Мацкевий, 1993а; [44] — Мацкевий, 1998; [45] — Мережковский, 1880; [46] — Одинцов, 1954; [47] — Одинцов, 1962; [48] — Одинцов, 1966; [49] — Оссовский, 1895; [50] — Островский, Григорьев, 1966; [51] — Пидопличко, 1949; [52] — Пидопличко, 1954; [53] — Пидопличко, 1954а; [54] — Пидопличко, 1955; [55] — Пидопличко, 1956; [56] — Пидопличко, 1956а; [57] — Подгородецкий, 1961; [58] — Пронин, 1999; [59] — Решетняк, 1938; [60] — Ридуш, 1993; [61] — Ридуш, 1998; [62] — Ридуш, 1999; [63] — Ридуш, 2000а; [64] — Ридуш, Времир, 2003; [65] — Ридуш, 2004б; [66] — Рошин, 1939; [67] — Рошин, 1941; [68] — Рошин, 1949; [69] — Рошин, 1956; [70] — Сапожников, 1989; [71] — Степанчук, 2002; [72] — Татаринов, 1958; [73] — Татаринов, 1962; [74] — Татаринов, 1962а; [75] — Татаринов, 1965; [76] — Татаринов, 1965в; [77] — Татаринов, 1966б; [78] — Татаринов, Бачинский, 1968; [79] — Татаринов, Марисова, 1971; [80] — Татаринов, 2000; [81] — Топачевский та ін., 1996; [82] — Топачевский та ін., 1987; [83] — Третьяков, 1941; [84] — Третьяков, 1941а; [85] — Тугаринов, 1940; [86] — Челеби, 1961; [87] — Черныш, 1966; [88] — Хавесон, 1950; [89] — Хавесон, 1954; [90] — Яцко, 1940; [91] — Яцко, 1947; [92] — Яцко, 1956; [93] — Яцко, 1962; [94] — Яцко, 1964; [95] — Synkalowski, 1961; [96] — Gabunia, Krakhmalnaya, 1993; [97] — Kirkor, 1976; [98] — Klimchouk, 1997; [99] — Klimchouk et. al., 2000; [100] — Krakhmalnaya, 1996; [101] — Kurtén, 1969; [102] — Lomnicki, 1881; [103] — Nagel et. al, 2003; [104] — Nordmann, 1858; [105] — Rabeder et.al., 2000; [106] — Rabeder et.al., 2003; [107] — Vislobokova et. al., 2001; [108] — Vremir et.al., 2000; [109] — Vremir, Ridush, 2002; [110] — Vremir, Ridush, 2005.

Богдан Ридуш

¹ Щоправда, зараз систематичне положення цих лисиць дослідники ставлять під сумнів.