

Позднеплейстоценовая герпетофауна из Облазовой пещеры (Польские Карпаты): дополнительная коллекция

©2023 В. Ю. Ратников✉, Н. А. Шиян

*Воронежский государственный университет,
Университетская пл., 1, 394018, Воронеж, Российская Федерация*

Аннотация

Введение: В местонахождении Облазова пещера (Польские Карпаты), кроме остатков древнего человека, млекопитающих, птиц и моллюсков, найдены остатки холоднокровных наземных позвоночных. Результаты изучения материалов были опубликованы. Небольшая коллекция, включающая пробы Ob.51, Ob.52, Ob.53 и Ob.54, оказалась в распоряжении авторов данной статьи. Абсолютный возраст остатков приблизительно 33 000 лет. Это соответствует абсолютным датировкам слоя VIII пещерных накоплений.

Систематическая часть: Приводятся описание и критерии идентификации определенных до вида костей амфибий и рептилий: *Lissotriton vulgaris*, *Lissotriton montandoni*, *Ichthyosaura alpestris*, *Triturus cristatus*, *Salamandra salamandra*, *Bufo bufo*, *Bufo viridis*, *Rana arvalis*, *Rana temporaria*, *Lacerta agilis*, *Zootoca vivipara*, *Natrix natrix*, *Vipera berus*, *Vipera ursinii s.l.*

Экология современных видов. Приводятся краткие данные об экологических особенностях найденных в местонахождении видов.

Обсуждение и выводы: Систематический состав остатков в каждой из четырех проб отличается от других, но палеогеографические реконструкции примерно одинаковы. Для выводов о палеообстановке прошлого мы применяли методику, отличную от используемой европейскими специалистами. В течение накопления осадков, охарактеризованных пробами Ob.51 – Ob.54, на окружающей пещеру территории существовал смешанный или лиственный лес. Количество редин и полей в нем немного варьировало, но характер леса при этом существенно не менялся. Можно говорить, пожалуй, лишь о несколько повышенной влажности во время накопления осадков пробы Ob.54. Климатическая обстановка была близка современной в поясе смешанных и лиственных лесов. Авторы отмечают, что систематический состав герпетофаун в изученных пробах, отличается от состава амфибий и рептилий, определенного двумя европейскими специалистами по их коллекциям. Отличаются и реконструкции палеоусловий, причем западные специалисты друг другу противоречат. Наши выводы ближе к выводам специалиста, изучавшего амфибий.

Ключевые слова: плейстоцен, герпетофауна, амфибии, рептилии, остеология, палеогеография.

Для цитирования: Ратников В. Ю., Шиян Н. А. Позднеплейстоценовая герпетофауна из Облазовой пещеры (Польские Карпаты): дополнительные данные // *Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Геология*. 2023. № 3. С. 67–81. DOI: <https://doi.org/10.17308/geology/1609-0691/2023/3/67-81>



Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0 License.

✉ Ратников Вячеслав Юрьевич, e-mail: vratnik@yandex.ru

Введение

В нашем распоряжении оказалась коллекция земноводных и пресмыкающихся из Облазовой пещеры (Oblazowa Cave) в южной Польше, любезно предоставленная нам для изучения [А. Н. Мотузко] (Белорусский ГУ, Минск, Беларусь). Пещера находится на южном склоне холма, высотой 670 м, у подножия Татровых гор в широкой долине вдоль границы между Польшей и Словакией близ города Новы-Тарг [1]. Это трещина, образовавшаяся в известняке и впоследствии заполненная осадочным материалом, мощностью 4.5 м.

Кроме того, что пещера содержит множество предметов труда древнего человека [2–5], в ней обнаружено множество остатков моллюсков, рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц, крупных и мелких млекопитающих [6–9].

Описания разреза осадков и их гранулометрические характеристики приведены в ряде статей [2, 8, 10]. Весь разрез разделен на 21 литостратиграфический слой, каждый из которых обозначается в публикациях римскими цифрами. Для большинства слоев по костям различных животных и человека получены радиоугле-

родные датировки [11].

Материал, предоставленный нам [А. Н. Мотузко], распределен по четырем пробам, обозначенным Ob51, Ob52, Ob53 и Ob54. На этикетке, общей для всех проб, подписан абсолютный возраст: приблизительно 33 тыс лет. Поскольку обозначения, аналогичные нашим пробам, нигде в публикациях мы не встретили, их положение в разрезе пещеры приходится предполагать, исходя из указанного абсолютного возраста.

Согласно радиоуглеродным датировкам, наиболее близкими значениями абсолютного возраста характеризуется слой VIII: по разным образцам костей Lorenc [11] указывает интервал от $30\,600 \pm 550$ BP до $32\,400 \pm 1700$ BP, Alex et al [10] – $37\text{--}31$ ka cal BP. Это соответствует изотопно-кислородной стадии MIS 3 и межстадиалу Денекамп [11].

Систематическая часть

Списки находок остатков земноводных и пресмыкающихся по пробам и их количество представлены в таблице 1. Ниже приводится описание определенных до вида костных остатков с использованием ранее употреблявшейся терминологии [12–16].

Табл. 1. Систематический состав амфибий и рептилий в пробах Облазовой пещеры
[Table 1. Systematic composition of amphibians and reptiles in Oblazova Cave samples]

Таксон [Taxon]	Ob51	Ob52	Ob53	Ob54	Общее [General]
1	2	3	4	5	6
<i>Lissotriton vulgaris</i>	5	3	1		9
<i>Lissotriton montandoni</i>	2			1	3
<i>Lissotriton</i> sp.	2				2
<i>Lissotriton montandoni</i> aut <i>Ichthyosaura alpestris</i>	1	1			2
<i>Ichthyosaura alpestris</i>		2		1	3
Pleurodelinae indet. (мелкие виды)	2	2	1	1	6
<i>Triturus cristatus</i>	3				3
<i>Salamandra salamandra</i>	18	4	1		23
<i>Bufo bufo</i>		1	1		2
<i>Bufo viridis</i>		1			1
Bufo indet.	2		1	1	4
Bufo indet. aut Hylidae indet.			1		1
<i>Rana arvalis</i>	3	1	1		5
<i>Rana arvalis</i> aut <i>Rana dalmatina</i>	1				1
<i>Rana temporaria</i>				3	3
Rana indet.	14	14	1	7	36
Anura indet.	7	6	7	7	27
<i>Lacerta agilis</i>	1		1	1	3
<i>Lacerta</i> sp.		1			1
<i>Zootoca vivipara</i>			1	1	2
<i>Natrix natrix</i>	15	9		1	25
<i>Natrix</i> sp.	4				4
Colubridae indet.	8	1			9
<i>Vipera berus</i>	2				2
<i>Vipera</i> sp.	1	1			2
Viperidae indet.	1	1		1	3
Serpentes indet.		1	1		2
Всего [Total]	95	50	18	25	188

КЛАСС AMPHIBIA Linnaeus, 1758

Отряд Urodela Fischer von Waldheim, 1813

Семейство Salamandridae Goldfuss, 1820

В составе современной фауны хвостатых амфибий Польши в настоящее время присутствуют пять видов семейства Salamandridae: *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758) из подсемейства Salamandrinae Goldfuss, 1820, а также *Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768), *Lissotriton montandoni* (Boulenger, 1880), *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) и *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) из подсемейства Pleurodelinae Tschudi, 1838 [17]. Их можно разбить на три размерные группы: крупного размера – *Salamandra salamandra*, достигающая длины 192 мм [18]; среднего размера – *Triturus cristatus*, длиной до 137 мм [18] (Литвинчук и Боркин [19] указывают длину до 170 мм), и мелкие – три оставшиеся вида, длиной до 107 мм [18]. Е.М. Писанец [20] приводит следующие средние размеры животных: *Salamandra salamandra* – 164 мм, *Triturus cristatus* – 125 мм, *Lissotriton vulgaris* – 105 мм. Такие заметные отличия в размерах являются одним из признаков систематической идентификации ископаемых костей, особенно в случаях, когда морфологические отличия не наблюдаются.

Подсемейство Pleurodelinae Tschudi, 1838

Род *Lissotriton* (Bell, 1839)

Lissotriton vulgaris (Linnaeus, 1758)

Материал: парасфеноиды (Ob51, Ob52) – 2, лобная кость (Ob51) – 1, позвонки (Ob51, Ob52, Ob53) – 5, плечевая кость (Ob52) – 1.

Parasphenoideum. В нашем распоряжении два экземпляра, длиной 5.7 (рис. 1А) и 3.9 мм. Кость удлиненной формы, напоминающая очертаниями базипарасфеноид полозов [21]. Она может быть разделена на две части: заднюю расширенную и переднюю суженную. На вентральной стороне кости имеется возвышенная площадка. К её краям примыкали края нёбной кости и сошника, вдоль которых располагался нёбно-сошниковый ряд зубов. Следовательно, по форме этой площадки можно судить о форме нёбно-сошниковой ряда зубов, являющегося диагностическим признаком для хвостатых земноводных [22]. На наших образцах края площадки постепенно сходятся в переднем направлении. Из трех живущих в Польше видов сходного размера аналогичная форма нёбно-сошниковой ряда имеется у *Lissotriton vulgaris* [22].

Frontale. Этот экземпляр принадлежит мелкому тритону, причем его форма наиболее близка лобной кости обыкновенного тритона [22].

Vertebrae. Три туловищных (рис. 1 В) и два хвостовых позвонка (рис. 1 С) с CL от 1.5 до 2.6 мм. Позвонки опистоцельные. Кондиллюс с уплощенной передней поверхностью, несколько наклоненной вперед. Шейка заметна. Субцентральные отверстия на туловищных позвонках крупные. Прямой или вогнутый передний край невральная дуги находится на уровне передней трети или четверти презигапофизальных сочленовных площадок. Неврапофиз высо-

кий, с дорсальным краем, параллельным продольной оси centrum. Его передний более или менее наклонный край начинается на расстоянии от переднего края невральная дуги примерно на уровне середины презигапофизальных сочленовных площадок. Сзади неврапофиз разделяется на две ветви, идущие вдоль краев медиальной вырезки. В месте разветвления образуется очень маленькая уплощенная сверху площадка. От *Ichthyosaura alpestris* отличаются тем, что невральные гребни начинаются на расстоянии от переднего края невральная дуги. От *Lissotriton montandoni* – высотой неврапофиза. Сходен со сравнительным материалом и описанием *Lissotriton vulgaris* [13].

Humerus (рис. 1D). Кость хорошей сохранности, длиной 6.7 мм. Проксимальная вырезка дорсального гребня присутствует. Два гребня на crista ventralis одинаковой высоты. Fossa subitalis неглубокая, довольно длинная, с нечеткими краями. Индексы (L/Wp = 4.19; L/Wd = 4.47; L-D/Wp = 3.25; L-D/Wd = 3.47) наиболее коррелируют с индексами *Lissotriton vulgaris* [15].

Lissotriton montandoni (Boulenger, 1880)

Материал: атлас (Ob54) – 1, большие берцовые кости (Ob51) – 2.

Atlas (рис. 1E). Позвонки очень мелкой особи: CL=1.3 мм. Ширина processus odontoideus больше ширины cotylus и меньше ширины невральная дуги канала. Верхний край невральная дуги поднимается каудально под углом около 30°. Передний край невральная дуги волнистый, с неглубокой медиальной выемкой. Неврапофиз низкий, вторичные дорсальные гребни такой же высоты, близко расположенные. Латеральные гребни хорошо развиты. Постзигапофизы сильно выступают за задний край невральная дуги, имеющей глубокую медиальную выемку, разделенную небольшим гребневидным выступом. Отверстие невральная дуги округлое, значительно больше котиллюса. Верхняя часть невральная дуги на виде сзади тонкая, субтреугольной формы. Это - признаки рода *Lissotriton* [14]. Латеральные гребни начинаются у задних концов латеральных отростков. Крупные отверстия располагаются между передними концами латеральных отростков и окципитальными сочленениями. Такая морфология сближает описываемый экземпляр с *Lissotriton montandoni* [14].

Tibia. Размеры двух экземпляров этой кости значительно меньше большеберцовых костей взрослых экземпляров *Salamandra salamandra*, но крупнее *T. cristatus*, *Lissotriton vulgaris*, *Ichthyosaura alpestris*. Размеры и морфология соответствуют *Lissotriton montandoni*.

Род *Ichthyosaura* Sonnini de Manoncourt and Latreille, 1802

Ichthyosaura alpestris (Laurenti, 1768)

Материал: атлас (Ob52) – 1, позвонки (Ob52, Ob54) – 2.

Atlas (рис. 1F). Длина тела позвонка 2.4 мм. Processus odontoideus тонкий, желобовидный, с двумя сочленовными площадками, расположенными вентро-

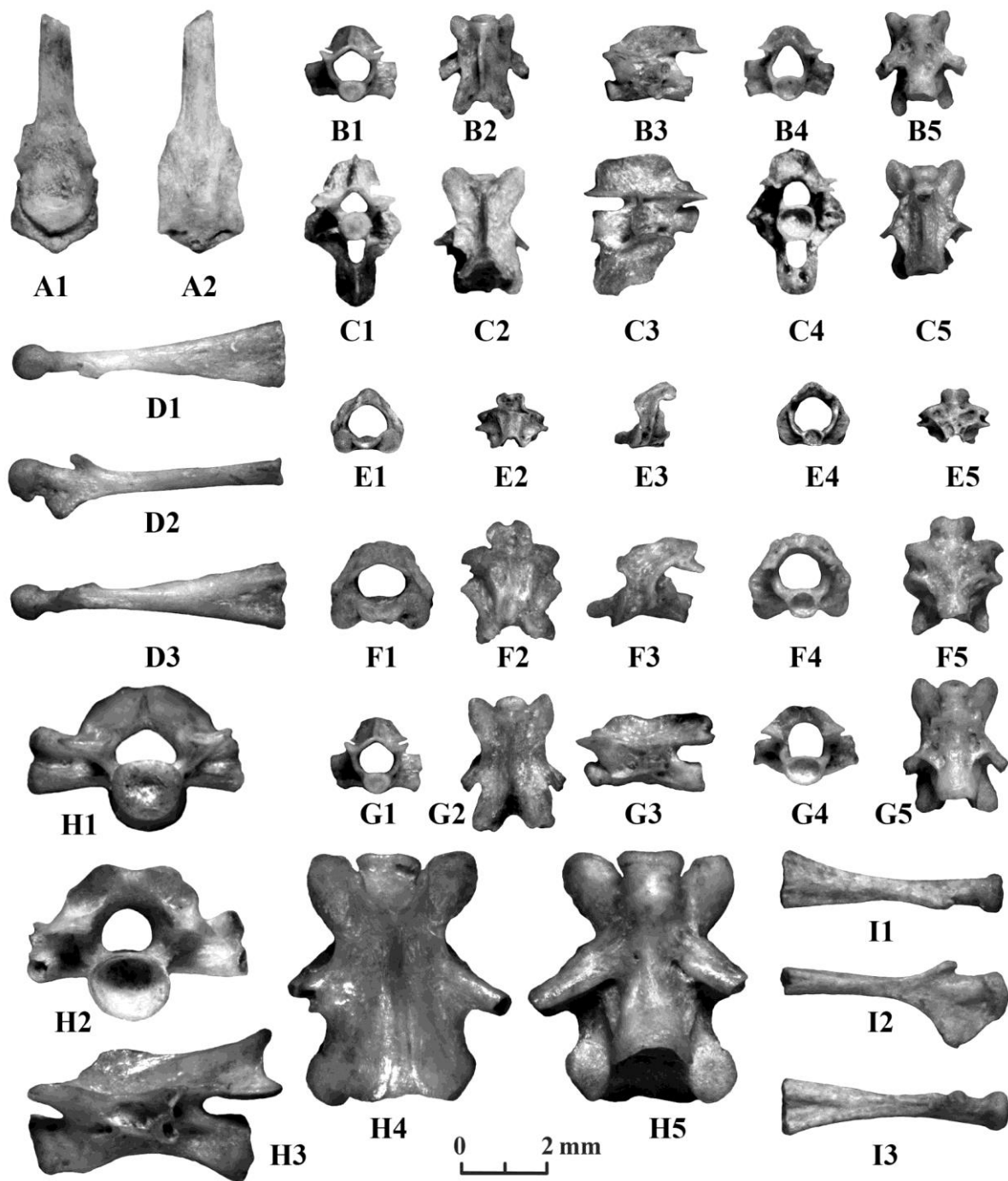


Рис. 1. Остатки хвостатых земноводных: А–D – *Lissotriton vulgaris*: А – парасфеноид: А1 – сверху, А2 – снизу; В – туловищный позвонок: В1 – спереди, В2 – сверху, В3 – сбоку, В4 – сзади, В5 – снизу; С – хвостовой позвонок: С1 – спереди, С2 – сверху, С3 – сбоку, С4 – сзади, С5 – снизу; D – правая плечевая кость: D1 – сверху, D2 – сзади, D3 – снизу; E – атлас *Lissotriton montandoni*: E1 – спереди, E2 – сверху, E3 – сбоку, E4 – сзади, E5 – снизу; F–G – *Ichthyosaura alpestris*: F – атлас: F1 – спереди, F2 – сверху, F3 – сбоку, F4 – сзади, F5 – снизу; G – туловищный позвонок: G1 – спереди, G2 – сверху, G3 – сбоку, G4 – сзади, G5 – снизу; H–I – *Salamandra salamandra*: H – туловищный позвонок: H1 – спереди, H2 – сзади, H3 – сбоку, H4 – сверху, H5 – снизу; I – левая плечевая кость: I1 – сверху, I2 – сзади, I3 – снизу.

[**Fig. 1.** Remains of tailed amphibians: A–D – *Lissotriton vulgaris*: A – parasphenoideum: A1 – dorsal view, A2 – ventral view; B – trunk vertebra: B1 – anterior view, B2 – dorsal view, B3 – lateral view, B4 – posterior view, B5 – ventral view; C – tail vertebra: C1 – anterior view, C2 – dorsal view, C3 – lateral view, C4 – posterior view, C5 – ventral view; D – right humerus: D1 – dorsal view, D2 – posterior view, D3 – ventral view; E – atlas of *Lissotriton montandoni*: E1 – anterior view, E2 – dorsal view, E3 – lateral view, E4 – posterior view, E5 – ventral view; F–G – *Ichthyosaura alpestris*: F – atlas: F1 – anterior view, F2 – dorsal view, F3 – lateral view, F4 – posterior view, F5 – ventral view; G – trunk vertebra: G1 – anterior view, G2 – dorsal view, G3 – lateral view, G4 – posterior view, G5 – ventral view; H–I, *Salamandra salamandra*: H – trunk vertebra: H1 – anterior view, H2 – posterior view, H3 – lateral view, H4 – dorsal view, H5 – ventral view; I – left humerus: I1 – dorsal view, I2 – posterior view, I3 – ventral view.]

латерально. Ширина processus odontoideus заметно больше ширины cotylus, но меньше ширины невраль-ного канала. Передний край невральной дуги волни-стый, с широкой медиальной выемкой. Неврапофиз раз-делен на две части, причем задняя выше передней. Вто-ричные дорсальные гребни низкие и широкие. Лате-ральные гребни сильно развиты. Постзигапофизальные сочленовные грани выступают за задний край невраль-ной дуги, несущий медиальную выемку. Такая морфо-логия и размеры сближают описываемый экземпляр с атласами *Ichthyosaura alpestris* [14] и отличает от других представителей хвостатых земноводных Польши.

Vertebrae (рис. 1G). Туловищные опистоцельные позвонки хорошей сохранности с телами, длиной 3.0 и 3.4 мм. Кондилос с уплощенной передней поверхно-стью, наклоненной вперед, отделен от centrum хорошо выраженной шейкой. Субцентральные отверстия круп-ные. Медиальная вырезка на заднем крае невральной дуги глубокая. Неврапофиз умеренной высоты, с дор-сальным краем, параллельным продольной оси centrum. Его передний наклонный закругленный край начинается на небольшом расстоянии от переднего края невральной дуги примерно на уровне середины презигапофизальных сочленовных площадок. Сзади неврапофиз разделяется на две ветви, идущие вдоль краев медиальной вырезки. В месте разветвления обра-зуется очень маленькая уплощенная сверху площадка. Зигапофизальные и вентральные гребни заметно раз-виты. Своей морфологией описываемые позвонки сходны с позвонками *Ichthyosaura alpestris* [13].

Род *Triturus* Rafinesque, 1815

Triturus cristatus (Laurenti, 1758)

Материал: верхнечелюстная кость (Ob51) – 1, отико-окципитальные комплексы (Ob51) – 2.

Maxillare. Передний и задний концы кости разру-шены, что не позволяет опираться при его определении на особенности морфологии. Однако габариты фраг-мента, соответствующие средней размерной группе, позволяют отнести его к виду *Triturus cristatus*.

Oto-occipital complex. Морфология этого элемента детально пока не изучалась. Но два таких фрагмента черепа соответствуют средней размерной группе, что позволяет с высокой степенью вероятности отнести их к гребенчатому тритону.

Подсемейство Salamandrinae Goldfuss, 1820

Род *Salamandra* Garsault, 1764

Salamandra salamandra (Linnaeus, 1758)

Материал: верхнечелюстная кость (Ob51) – 1, по-звонки (Ob51, Ob52, Ob54) – 10, плечевая кость (Ob51) – 1, ребра и трубчатые кости конечностей (Ob51) – 11.

Maxillare. Это фрагмент кости хвостатого земно-водного, соответствующего крупному размерному классу, что предполагает отнесение его к виду *Salamandra salamandra*.

Vertebrae (рис. 1H). Восемь туловищных и два хво-стовых опистоцельных позвонка со сжатыми дорсо-вентрально котилосом и кондилосом (СТW/СТН>1),

с CL от 3.1 до 6.0 мм. Передняя поверхность конди-люса уплощенная и в той или иной степени наклонена вперед. Шейка хорошо выражена. Субцентральные от-верстия небольшие, расположенные асимметрично. Невральная дуга сравнительно слабо выгнута, с замет-ной ложбинкой в задней части. Передний край невральной дуги глубоко вогнутый находится на уровне от половины до задней четверти презигапофи-зальных сочленовных площадок. Задний край невраль-ной дуги двудольный, находится на уровне задних краев постзигапофизов или перед ними. Неврапофизы низкие и довольно короткие, начинающиеся от перед-него края невральной дуги, но не достигающие её зад-него края. Передние и задние зигапофизальные гребни хорошо развиты. У неповрежденных туловищных по-звонков наблюдаются передние вентральные гребни, протягивающиеся вдоль переднего края парапофизов. У оснований парадиапофизов наблюдаются довольно крупные отверстия. Крупные размеры и морфология сходны с видом *Salamandra salamandra* [13].

Humerus (рис. 1I). Кость (L = 5.5 мм) массивная, с сильно развитым вентральным гребнем, что отличает её от представителей родов *Lissotriton*, *Ichthyosaura* и *Triturus*. Crista dorsalis короткая, высокая; проксималь-ная вырезка присутствует; fossa cubitalis резко очер-ченная, fossa olecranon отсутствует. Два гребня на crista ventralis слабо развиты, одинаковой высоты и очень ко-роткие. Индекс L/Wp = 2.62 коррелирует только с *Sal-amandra salamandra*, в то время как индекс L/Wd = 3.93 соответствует всем более мелким видам. Индекс L-D/Wp = 2.0 меньше значений для всех видов, но наибо-лее близок *Salamandra salamandra*. Учитывая размеры образца, можно предположить, что кость принадле-жала юной огненной саламандре, что повлияло на про-порции некоторых измерений [15].

Ребра и трубчатые кости конечностей идентифици-рованы до вида исключительно на основании крупных размеров.

Отряд Anura Fischer von Waldheim, 1813

Семейство Bufonidae Gray, 1825

Род *Bufo* Garsault, 1764

Bufo bufo (Linnaeus, 1758)

Материал: предчелюстные кости (Ob52, Ob53) – 2.

Praemaxillare (рис. 2A). Кость без зубов, что свиде-тельствует о её принадлежности к семейству Bufonidae [12, 23]. От *Bufotes viridis* отличается наличием замет-ного гребня между pars palatina и pars dentalis. Размеры образца из пробы Ob52 соответствуют особи *Bufo bufo* нашей сравнительной коллекции длиной 95 мм.

Bufotes viridis (Laurenti, 1768)

Материал: позвонок (Ob52) – 1.

Vertebra (рис. 2B). Котилос и кондилос сжаты дорсо-вентрально, что говорит о принадлежности к зе-леным жабам [12, 24]. От *Epidalea calamita* отличается большим дорсовентральным сжатием, отсутствием ме-диальной вырезки на невральной дуге спереди и не оттянутой медиальной частью невральной дуги сзади.

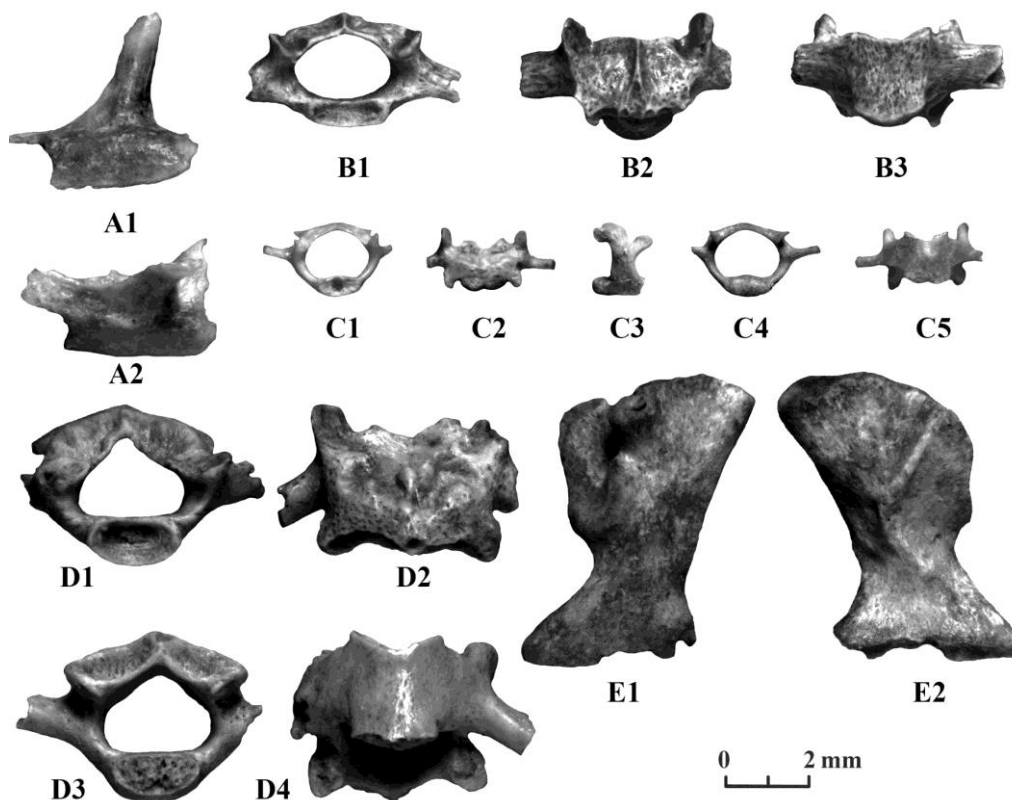


Рис. 2. Остатки бесхвостых земноводных: А – предчелюстная кость *Bufo bufo*: А1 – спереди, А2 – сверху; В – туловищный позвонок *Bufotes viridis*: В1 – спереди, В2 – сверху, В3 – снизу; С – туловищный позвонок *Rana arvalis*: С1 – спереди, С2 – сверху, С3 – сбоку, С4 – сзади, С5 – снизу; D–E – *Rana temporaria*: D – туловищный позвонок: D1 – спереди, D2 – сверху, D3 – сзади, D4 – снизу; E – лопатка: E1 – снаружи, E2 – изнутри.

[Fig. 2. Remains of tailless amphibians: A – praemaxillare of *Bufo bufo*: A1 – anterior view, A2 – dorsal view; B – trunk vertebra of *Bufotes viridis*: B1 – anterior view, B2 – dorsal view, B3 – ventral view; C – trunk vertebra *Rana arvalis*: C1 – anterior view, C2 – dorsal view, C3 – lateral view, C4 – posterior view, C5 – ventral view; D–E – *Rana temporaria*: D – trunk vertebra: D1 – anterior view, D2 dorsal view, D3 – posterior view, D4 – ventral view; E – scapula: E1 – outer view, E2 – inner view.]

Семейство Ranidae Rafinesque, 1814

Род *Rana* Linnaeus, 1758

Rana arvalis (Nilsson, 1842)

Материал: позвонки (Об51, Об52, Об53) – 5.

Vertebrae (рис. 2С). Процельные брюшные позвонки мелких особей с невральной дугой, возвышающейся над диапофизами, что означает принадлежность к лягушкам. На ламинах невральной дуги наблюдаются широкие возвышенные уплощения, свидетельствующие о принадлежности к роду *Rana*. У представителей рода *Pelophylax* такие уплощения узкие или вообще отсутствуют [12, 24]. Длина невральной дуги у различных видов бурых лягушек изменяется, причем у *Rana arvalis* она наименьшая, а у *R. temporaria* – наибольшая [23]. По этому параметру можно исключить отнесение образцов к *R. temporaria*. Позвонки *Rana dalmatina*, в отличие от описываемых, имеют более оттянутую назад медиальную часть невральной дуги.

Rana temporaria (Linnaeus, 1758)

Материал: позвонки (Об54) – 2, лопатка (Об54) – 1.

Vertebra (рис. 2D). Один полностью сохранившийся процельный позвонок и один расколотый пополам.

Тела позвонков овальные в поперечном сечении, невральная дуга возвышается над диапофизами, ламины резко утолщаются в средней части, образуя возвышенную площадку. Это позволяет отнести образцы к лягушкам рода *Rana* [12, 24]. Широкие вертикальные пластины невральной дуги и длинные ламины характерны для *Rana temporaria* [23].

Scapula (рис. 2E). Полностью сохранившаяся удлиненная кость, у которой pars acromialis и pars glenoidalis перекрывают друг друга, facies lunata не развернута наружу, crista longitudinalis хорошо выражена. Головка составляет 2/3 длины кости, шейка широкая, что позволяет определить образец как *Rana temporaria* [23].

КЛАСС DIAPSIDA Osborn, 1903

Надотряд Squamata Oppel, 1811

Отряд Lacertilia Owen, 1842

Семейство Lacertidae Oppel, 1811

В составе фауны ящериц Польши в настоящее время присутствуют три вида настоящих ящериц: *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758, *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768) и *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) [25]. Они сильно различаются размерами, что может быть использовано как диагностический признак.

Lacerta Linnaeus, 1758

Lacerta agilis Linnaeus, 1758

Материал: сочленовная кость (Ob53) – 1, позвонки (Ob51, Ob54) – 2.

Articulare. Размер фрагмента больше аналогичной части *Zootoca vivipara*, меньше *Lacerta viridis* и соответствует *Lacerta agilis*.

Vertebrae. Один позвонок, видимо, из шейного отдела позвоночника, второй – из хвостового. Размеры первого позвонка (рис. 3А) соответствуют крупным экземплярам *Zootoca vivipara* и не крупным экземплярам *Lacerta agilis*. Невральная дуга выше синапофизов разрушена. Тело позвонка короткое, CL=1.4 мм. Котилус и кондилус округлой формы, значительно меньше неврального канала. Парадиапофизы вытянутой формы, располагаются под углом около 50° к продольной оси centrum. Вентральная поверхность тела позвонка на виде сбоку вогнута, и несет узкий острый киль, протягивающийся от котилуса до кондилуса. Такой киль отсутствует на сравнительных образцах *Zootoca vivipara*, но наблюдается на некоторых шейных позвонках *Lacerta agilis*.

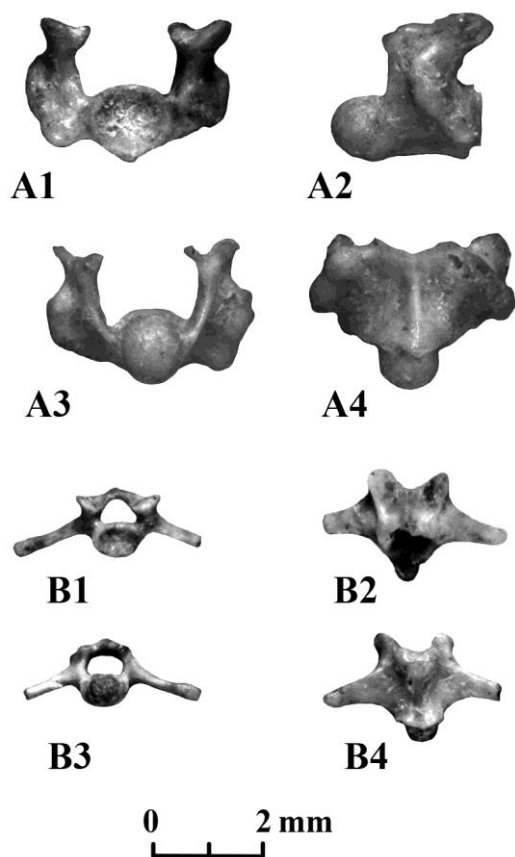


Рис. 3. Позвонки *Lacerta agilis*: А – туловищный позвонок: А1 – спереди, А2 – сбоку, А3 – сзади, А4 – снизу; В – хвостовой позвонок: В1 – спереди, В2 – сверху, В3 – сзади, В4 – снизу.

[Fig. 3. Vertebrae of *Lacerta agilis*: А – trunk vertebra: А1 – anterior view, А2 – lateral view, А3 – posterior view, А4 – ventral view; В – caudal vertebra: В1 – anterior view, В2 – dorsal view, В3 – posterior view, В4 – ventral view.]

Передний хвостовой позвонок (рис. 3В) превышает размерами позвонки *Zootoca vivipara*. Кроме этого, его centrum относительно более короткий. Передние хвостовые позвонки *Lacerta viridis* значительно крупнее описываемого позвонка, задние имеют только одну сочленовную поверхность: передняя часть, несущая поперечные отростки, имеет только котилус спереди, а на ископаемом образце сзади заметен кондилус. Наш образец размерами и формой соответствует виду *Lacerta agilis*.

Род *Zootoca* (Wagler, 1830)

Zootoca vivipara (Lichtenstein, 1823)

Материал: бедренные кости (Ob53, Ob54) – 2.

Femur. Видовая диагностика проведена исключительно на основании мелких размеров костей.

Отряд Serpentes Linnaeus, 1758

Семейство Colubridae Oppel, 1811

Подсемейство Natricinae Bonaparte, 1838

Род *Natrix* Laurenti, 1768

Natrix natrix (Linnaeus, 1758)

Материал: предлобная кость (Ob51) – 1, квадратная кость (Ob52) – 1, сочленовная кость (Ob51) – 1, позвонки (Ob51, Ob52, Ob54) – 22.

Praefrontale. Правая предлобная кость (рис. 4А) на виде сбоку имеет неправильную форму: её передний конец искривлен намного сильнее, чем задний. Сзади внизу на боковой поверхности имеется небольшое отверстие. Слезное отверстие на заднелатеральном виде довольно крупное, округлой формы. Отличается от *Coronella austriaca* крупными размерами, от *Zamenis longissima* очертаниями боковой поверхности и небольшим размером отверстия на ней, от гадюковых змей формами боковой поверхности и слезного отверстия, от *Natrix tessellata* очертаниями боковой поверхности, более крупным слезным отверстием.

Quadratum. Сохранилась дистальная часть кости до стапедального отростка, несущая шарнир (trochlea quadrati) для подвижного соединения со сложной костью нижней челюсти (рис. 4В). Сравнительные размеры медиальной и латеральной головок шарнира, а также форма выемки между ними свидетельствуют о принадлежности образца ужам. Относительная ширина и форма поверхности кости сближают образец с квадратными костями обыкновенного ужа.

Articulare. Это фрагмент левой задней половины нижней челюсти, объединяющей несколько костей и поэтому называемой составной костью (compound bone) [16]. Описываемый образец (рис. 4С) представляет собой заднюю, сочленовную часть кости, включающую сильно загнутый вентромедиально ретроартикулярный отросток с обломанным концом и сустав для присоединения к квадратной кости. Спереди от сустава имеется длинная нижнечелюстная яма, ограниченная медиальным и латеральным фланцами. Медиальный фланец значительно выше латерального, но

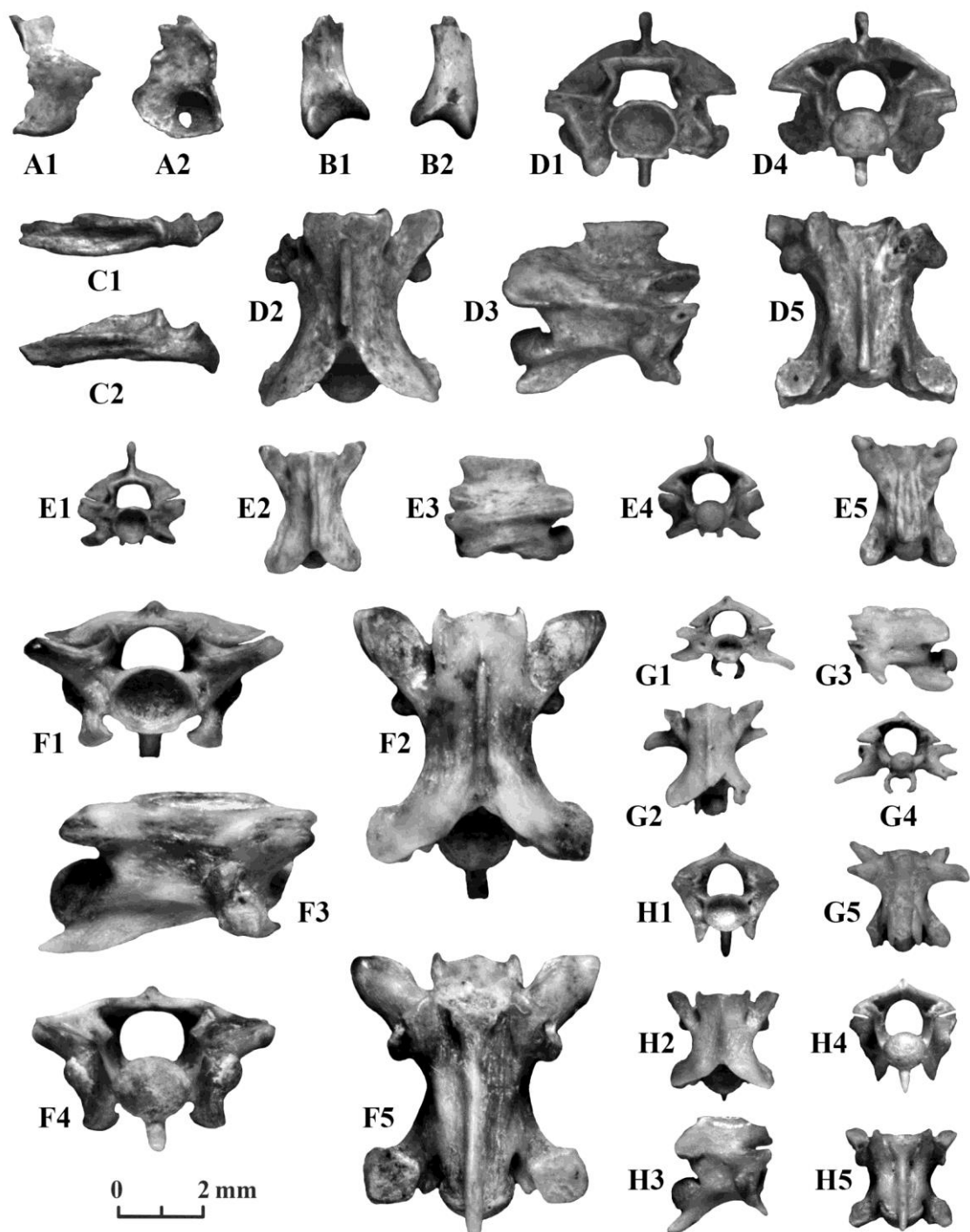


Рис. 4. Остатки змей: А–Е – *Natrix natrix*: А – предлобная кость: А1 – сбоку, А2 – сзади; В – квадратная кость: В1 – спереди, В2 – сзади; С – сочленовная кость: С1 – сверху, С2 – сбоку; D – туловищный позвонок: D1 – спереди, D2 – сверху, D3 – сбоку, D4 – сзади, D5 – снизу; Е – хвостовой позвонок: Е1 – спереди, Е2 – сверху, Е3 – сбоку, Е4 – сзади, Е5 – снизу; F–G – *Vipera berus*: F – туловищный позвонок: F1 – спереди, F2 – сверху, F3 – сбоку, F4 – сзади, F5 – снизу; G – хвостовой позвонок: G1 – спереди, G2 – сверху, G3 – сбоку, G4 – сзади, G5 – снизу; H – туловищный позвонок *Vipera ursinii* s.l.: H1 – спереди, H2 – сверху, H3 – сбоку, H4 – сзади, H5 – снизу.

[Fig. 4. Remains of snakes: A–E – *Natrix natrix*: A – praefrontale: A1 – lateral view, A2 – posterior view; B – quadratum: B1 – anterior view, B2 – posterior view; C – articulare: C1 – dorsal view, C2 – lateral view; D – trunk vertebra: D1 – anterior view, D2 – dorsal view, D3 – lateral view, D4 – posterior view, D5 – ventral view; E – caudal vertebra: E1 – anterior view, E2 – dorsal view, E3 – lateral view, E4 – posterior view, E5 – ventral view; F–G – *Vipera berus*: F – trunk vertebra: F1 – anterior view, F2 – dorsal view, F3 – lateral view, F4 – posterior view, F5 – ventral view; G – caudal vertebra: G1 – anterior view, G2 – dorsal view, G3 – lateral view, G4 – posterior view, G5 – ventral view; H – trunk vertebra of *Vipera ursinii* s.l.: H1 – anterior view, H2 – dorsal view, H3 – lateral view, H4 – posterior view, H5 – ventral view.]

коронаидный отросток на нем разрушен. Вдоль верхнего края латерального фланца проходит довольно глубокая борозда. Глубокая борозда тянется также с латеральной стороны кости под суставом и под сохранившейся частью латерального фланца. Часть кости, начиная от переднего конца нижнечелюстной ямы, разрушена. Образец отличается от нижних челюстей гадюковых змей большей глубиной ямы и более развитым латеральным фланцем, от *Zamenis longissima* большей массивностью и более развитой бороздой под латеральным фланцем. М. Venczel [26] при описании составной кости ужей указывает, что ретроартикулярный отросток у *Natrix tessellata* изогнут медиально, тогда как у *Natrix natrix* он сильно изогнут вентромедиально.

Vertebrae. Туловищные позвонки (рис. 4D) обладают признаками ужей, отличающими их от позвонков гадюк [16, 27]: сильно выгнутая сзади невральная дуга и более удлиненные тела позвонков с длинными субцентрально-гребнями, создающими впечатление уплощения снизу. У пяти позвонков сохранились в целостности гипапофизы сигмоидной формы с закругленными концами, что считается признаком *Natrix natrix* [16, 26], но имеет исключения [28, 29]. Индекс CL/NAW, который удалось вычислить у 10 позвонков с неповрежденными centra, колеблется в интервале 1.47–1.68 и характерен для обыкновенного ужа [16, 29].

Хвостовые позвонки с centra длиной 2.7–2.8 мм, удлиненные (CL/NAW = 1.87–2.08), массивные, с толстыми стенками и высокими неврапофизами (рис. 4E). Отличаются более крупными размерами от *Coronella austriaca*, удлинением от *Zamenis longissima* и *Natrix tessellata*, массивностью и высокими неврапофизами от *Vipera berus* и *Vipera ursinii* s.l.

Семейство Viperidae Oppel, 1811
Подсемейство Viperinae Oppel, 1811
Род *Vipera* Laurenti, 1768
Vipera berus (Linnaeus, 1758)

Материал: позвонки (Ob51) – 2.

Vertebrae. Позвонки гадюк отличаются от полозов и ужей своей легкостью, тонкими стенками невральной дуги. У туловищных позвонков котиллюс и кондиллюс крупные, по сравнению с centrum, сильно сжатые дорсовентрально ламины невральной дуги, вытянутый заостренный гипапофиз, который может выдаваться за уровень кондиллюса [16, 27, 30]. Индекс CL/NAW для видовой идентификации гадюк, в отличие от ужей, не всегда эффективен, так как его значения у обыкновенной (1.68–2.08) и степной гадюк (1.45–1.9) [30] в значительной степени перекрываются (Szyndlar [16] для обоих видов указывает максимальную величину 2.3), хотя у последней он достигает меньших величин. Различия обнаруживаются в мелких деталях: у обыкновенной гадюки парапофизальные отростки на виде сбоку направлены больше вперед, а у степной – вниз [30]. У образца на рис. 4F наблюдается первый вариант при длине centrum 4.9 мм и индексе CL/NAW = 2.04, и он определен как *Vipera berus*.

Хвостовой позвонок (рис. 4 G) с centrum длиной 2.3 мм, удлинённый (CL/NAW = 2.09), с тонкими стенками и низким неврапофизом. Отличается более крупными размерами от *Coronella austriaca*, удлинением от *Zamenis longissima*, *Natrix tessellata*, и *Vipera ursinii* s.l., толщиной стенок и низким неврапофизом от *Natrix natrix*.

Vipera ursinii s.l.

В результате ревизии подвидов степной гадюки *Vipera ursinii* s.l. (Bonaparte, 1835), некоторые её подвиды приобрели видовой статус со своими подвидами [31].

Большую часть прежнего ареала степной гадюки теперь занимает вид *Vipera renardi* (Christoph, 1861). Ареал *Vipera ursinii* в узком смысле расположен сейчас в пределах Западной Европы. Сравнение остеологии *Vipera ursinii* s. str. и *Vipera renardi* не проводилось, и поэтому выявленные прежде особенности степной гадюки [27, 30] можно рассматривать только как характеристики видового комплекса *Vipera ursinii* s.l.

Материал: позвонки (Ob51, Ob52) – 4.

Vertebrae. У туловищных позвонков, которые определены как степная гадюка (рис. 4 H), парапофизальные отростки на виде сбоку направлены больше вниз, индексы CL/NAW варьируют от 1.4 до 1.47, что меньше минимальных значений для *Vipera berus*, и близки к минимальным значениям *Vipera ursinii* s.l. [30].

Экология современных видов

В настоящее время в области Восточных Карпат проживают 14 видов амфибий и 9 видов чешуйчатых рептилий: *Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768), *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758), *Lissotriton montandoni* (Boulenger, 1880), *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768), *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758), *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761), *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758), *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758), *Bufo viridis* (Laurenti, 1768), *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758), *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) *Rana dalmatina* (Fitzinger, 1838), *Rana temporaria* (Linnaeus, 1758), *Anguis colchica* (Nordmann, 1840), *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758), *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768), *Podaricus muralis* (Laurenti, 1768), *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823), *Coronella austriaca* (Laurenti, 1768), *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768), *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758), *Vipera berus* (Linnaeus, 1758)) [32].

В ископаемых материалах (табл. 1) видовое разнообразие меньше, но, кроме видов, обитающих ныне в Восточных Карпатах, в трех пробах встречены остатки видов, отсутствующие в выше приведенном списке. Найденные в местонахождении виды имеют следующие экологические характеристики [18, 20, 33–36]:

Lissotriton vulgaris – обычное земноводное лесной зоны, населяющее леса различных типов. Один из наиболее устойчивых к низким температурам видов амфибий. Появляется весной при температуре воды 4–12 °С. Размножается при температуре воды 8–20 °С и выше, обычно 10–15 °С. Летом вода в таких водоемах

может прогреваться до 32 °С.

Lissotriton montandoni обычно связан с горными лесами, но встречается и в субальпийском поясе. Обычно держится во влажных местообитаниях, вблизи озер, ручьев, канав. Зимовка проходит в норах, полостях под камнями, в трухлявых пнях; отдельные особи могут зимовать в воде. Достаточно устойчивы к низким температурам. Активны при температурах воды более 2 °С, воздуха 7 °С.

Ichthyosaura alpestris распространен в горно-лесной зоне, чаще встречается вблизи водоемов: озер, рек, ручьев. Нередок и в альпийской зоне. Обычно скрываются в листовой подстилке, щелях и полостях под камнями, упавшими деревьями, корягами. Там же и зимуют. После зимовки появляются при температуре воды 7 °С.

Triturus cristatus обитает преимущественно в лесной зоне, в широколиственных лесах наиболее многочислен. Более теплолюбив по сравнению с обыкновенным тритоном. Из мест зимовок появляется при температуре воздуха 9–10 °С и температуре воды 6 °С, а размножение начинается обычно при 10–15 °С. На зимовку уходит при температуре воздуха днем 4–6 °С.

Salamandra salamandra связана с увлажненными лесами, чаще лиственными, смешанными, реже хвойными с ручьями и речками. Дневными убежищами служат трухлявые пни, влажная листовая подстилка, полости под камнями. Взрослые весьма устойчивы к низким температурам: они сохраняют способность двигаться даже при температуре около 0 °С. Верхний предел температур более 30 °С.

Bufo bufo обитает в ландшафтах закрытого типа, среди которых предпочитает заболоченные хвойные леса. Кроме них встречается в смешанных и лиственных лесах, рощах, пойменных биотопах с околородной и луговой растительностью, в основном в весьма влажных и сильно заросших местах. Обширных открытых пространств избегает. После зимовки появляется при температуре воздуха 5–6 °С. Активные взрослые и сеголетки встречаются обычно при температурах воздуха 10–20 °С, иногда при 24–26 °С.

Bufo viridis обитает в зонах леса, лесостепи, степи, полупустыни и пустыни, но предпочитает открытые ландшафты. Избегает сплошных лесных массивов. В зоне лесов обычно населяет открытые места и заросли кустарников, зачастую далеко от водоемов. Зеленая жаба переносит очень высокие температуры и способна жить в очень засушливых условиях. С другой стороны – хорошо переносит холод. Пробуждается весной при температуре воздуха 8–9 °С и выше, уходит на зимовку при температуре 6–11 °С. Размножается при температуре воды 9–18 °С, воздуха 5–24 °С.

Rana arvalis обитает в зонах тундры, лесотундры, леса, лесостепи и степи. В Европе населяет более сухие и открытые места, чем *R. temporaria*, в том числе опушки леса и поляны, болота, луга, поля, заросли кустарников. В тундру и степь проникает вместе с древесной растительностью, в основном по долинам рек.

Зимовка завершается при температуре воздуха 0–16 °С и воды 2–6 °С. Уходу на зимовку предшествуют температуры 0–4 °С.

Rana temporaria населяет хвойные, смешанные и лиственные леса, по которым проникает в тундру и лесостепь. Весьма устойчива к низким температурам. Активность не прекращается даже при 2–3 °С. Зимовка начинается после первых морозов, когда среднесуточная температура составляет около 0 °С. После зимовки первые активные особи появляются в водоемах после нескольких ночей с температурой воздуха выше 0 °С и воды 3–4 °С. Верхний предел переносимых температур высок, наземная активность отмечается и при 30 °С. Предпочитаемые температуры взрослых на суше 17–20 °С, причем южная граница ареала на значительном протяжении совпадает с изотермой июля 21 °С.

Lacerta agilis предпочитает открытые биотопы. Населяет преимущественно сухие, хорошо прогреваемые солнцем участки в степях, осветленных лесах, рощах, зарослях кустарников, на склонах холмов и оврагов. На севере ареала селится на песчаных дюнах. На юге обитает в более влажных местах – в поймах рек, на лугах. Местами проникает в зону полупустыни. Наиболее многочисленна в степной зоне. Осенью, по мере охлаждения почвы и воздуха, животные теряют способность передвигаться и впадают в оцепенение при температуре 7.5 °С, проводя зиму в норах, под корнями деревьев или зарываясь в мох, опавшие листья и хвою.

Ареал *Zootoca vivipara* охватывает почти всю лесную зону Евразии, заходя на севере за полярный круг в зону лесотундры. Отличается высокой требовательностью к влажности и способностью переносить низкие температуры. Весной появляется из зимовочных убежищ, когда в лесу еще местами лежит снег, при температуре 4 °С и выше. Активно перемещаться начинает при температуре воздуха выше 15 °С. Прекращает свою активность при понижении температуры воздуха до 10 °С. Зимует в различных непромерзающих убежищах.

Natrix natrix встречается в самых разнообразных, но преимущественно влажных местах, доходя до 60° с. ш. Тяготеет к водоемам.

Vipera berus населяет лесную и лесостепную зоны. Встречается в самых разных местах – в лесах, на лугах, болотах, по берегам рек и озер. Предпочитает влажные и укромные места. В качестве зимовочных убежищ использует норы грызунов, пространства в земле и между камнями ниже слоя промерзания на глубине от 40 см до 2 м. Оптимальная температура 25–28 °С. При температуре выше 37 °С у гадюк наступает тепловое оцепенение и смерть.

Vipera ursinii населяет открытые пространства: степи, альпийские луга, каменистые склоны гор, луговые поймы, полупустыни. Зимует в норах грызунов, трещинах почвы, в пустотах между камнями и других убежищах. Появляется после зимовки при температуре не ниже 4–8 °С.

Обсуждение и выводы

Для выводов о палеогеографической обстановке прошлого применялась методика, отличная от используемой европейскими специалистами [37, 38]: оценивался не только видовой состав, но и количественные соотношения остатков видов закрытых и открытых биотопов для реконструкции природной зоны.

Амфибии и рептилии в пробах представлены только современными формами (таблица 1). От пробы к пробе их видовой состав и соотношение несколько меняется. Из-за многообразия хвостатых земноводных по ним это особенно заметно. Но такое взаимозамещение видов не влияет на палеогеографическую интерпретацию по причине сходства экологических запросов. В первых двух пробах выявляются два доминантных вида: *Salamandra salamandra* и *Natrix natrix*. В двух других доминанты отсутствуют.

В пробе Ob.51 подавляющее количество остатков принадлежит видам закрытых биотопов, что указывает на существование леса в окрестностях пещеры. Всего 2 вида (*Lacerta agilis* и *Vipera ursinii* s.l.) обитают в открытых биотопах. Их количество составляет всего 4.2 % от количества остатков в пробе. Это позволяет утверждать, что лес был смешанный или лиственный.

В пробе Ob.52 видам открытых пространств принадлежат 4 кости из 50. Кроме *Bufo viridis* и *Vipera ursinii* s.l., это – не определенные до вида остатки гадюк. Из этого семейства здесь определен только вид *Vipera ursinii* s.l., поэтому кости, определенные как *Vipera* sp. и *Viperidae* indet., приходится отождествлять с этим видом. Таким образом, 8 % видов открытых пространств на фоне подавляющего количества лесных видов говорит о существовании смешанного или лиственного леса в окрестностях пещеры.

В пробе Ob.53 только одна кость принадлежит представителю открытых биотопов – *Lacerta agilis*. Это составляет 5.5 % от всех костей пробы на фоне преобладания остатков лесных видов. Из этого можно сделать вывод о существовании смешанного или лиственного леса в окрестностях пещеры.

В пробе Ob.54 также лишь одна кость принадлежит представителю открытых биотопов – *Lacerta agilis*. Поскольку количество остатков в пробе несколько больше, то доля степных видов оказывается меньше – 4 %. То есть, остатки амфибий и рептилий и в этой пробе указывают на существование смешанного или лиственного леса в окрестностях пещеры. Однако следует обратить внимание, что вместо *Rana arvalis*, присутствовавшей в трех предыдущих пробах, лягушки представлены остатками *Rana temporaria*. Этот вид предпочитает более влажные местообитания, чем *Rana arvalis* [18], что может говорить о более влажной обстановке в этот промежуток времени.

В целом, в течение накопления осадков, охарактеризованных пробами Ob.51 – Ob.54, на окружающей пещеру территории существовал смешанный или лиственный лес. Количество редины и полей в нем немного варьировало, но характер леса при этом существенно

не менялся. Можно говорить, пожалуй, лишь о несколько повышенной влажности во время накопления осадков с пробой Ob.54.

Все представители амфибий и рептилий существуют в определенных климатических рамках. Реконструируемые условия должны быть приемлемыми для всех найденных в одном месте видов. Поэтому должен быть достаточно длинный (несколько месяцев) летний период с температурами 10–30 °С при температурах воды не ниже 9 °С. Подобные условия существуют в настоящее время в зоне смешанных и лиственных лесов Восточной Европы.

Систематический состав амфибий и рептилий, определенный в слое VIII европейскими специалистами [39, 40], отличается от наших определений. Особенно это касается рептилий. Оба специалиста определяют герпетофауну слоя целиком. В списках отсутствуют определенные нами *Rana arvalis* и *Vipera ursinii* s.l., причем во всех слоях пещеры, а не только VIII. Среди земноводных слоя VIII доминируют *Rana temporaria* (77.49 %) и *Salamandra salamandra* (18.35 %). Соотношение подсчитано по минимальному количеству особей; численности костей отличаются не так сильно. Остальные виды представлены небольшим количеством костей. Все остатки пресмыкающихся, за исключением 3 костей *Natrix natrix*, определены как *Vipera berus* (1731 экземпляр).

Палеогеографическую обстановку западные специалисты реконструируют, исходя из анализа физиологии массовых видов в захоронении. В. Sanchiz [39] отмечает, что травяные лягушки *Rana temporaria* не живут при температуре окружающей среды выше 26 °С в любое время года. Кроме того, из-за температурных особенностей созревания половых клеток, их распространение на юг ограничено средней температурой января +5 °С. Ареал огненной саламандры *Salamandra salamandra* на севере достигает южной Польши. Из этого он заключает, что палеоклиматические условия ненамного холоднее, чем в настоящее время в этом районе.

Z. Szyndlar [40], основываясь на находках остатков исключительно *Vipera berus*, приходит к выводу о весьма суровых условиях среды, которые наблюдаются сегодня в самых северных районах Скандинавии, причем в течение практически всего времени накопления пещерных осадков. Небольшое короткое потепление он допускает только во время накопления слоя VIII, в котором он определил три кости *Natrix natrix*. Обоснованием этому послужило то, что северная граница ареала обыкновенного ужа в настоящее время проходит несколько южнее северной границы распространения *Vipera berus*.

Не трудно заметить, что мнения европейских специалистов о климате прошлого сильно разнятся. Наши палеогеографические реконструкции более близки мнению В. Sanchiz [39].

Почему же наши определения ископаемых остатков так сильно отличаются? Может быть, мы неправильно привязали наши образцы к слою? Хотя место

(Облазова пещера) и сходство абсолютного возраста не должно давать такие сильные отличия, причем со всеми слоями пещеры. Или они взяты не из этого местонахождения? Действительно, рядом обнаружено еще одно местонахождение [41], названное Облазова-2 и имеющее сходный возраст со слоем VIII Облазовой пещеры (33430 ± 1230 ВР). Из костеносной породы было отобрано девять образцов, которые не обнаружили существенных отличий в составе фауны. Поэтому приводится общий список фаунистических находок. При общей многочисленности костей (9490), только 85 определены как *Rana temporaria*, и 5 как *Zootoca vivipara*. Палеогеографическая интерпретация по герпетофауне не приводится. Таким образом, и эта коллекция сильно отличается систематическим составом от сборов А.Н. Мотузко.

Не хочется предполагать, что кто-то ошибся в определении...

Благодарности: Авторы выражают благодарность А. Н. Мотузко (Белорусский ГУ, Минск, Беларусь) за предоставленный для изучения ископаемый материал.

Конфликт интересов: Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

ЛИТЕРАТУРА

1. Valde-Nowak P. The Boomerang from Oblazowa and its Prehistoric Context // *Anthropologie et Préhistoire*. 2000. Vol. 111. P. 88–94.
2. Valde-Nowak P., Madeyska T., Nadachowski A. Oblazowa Cave. Jaskinia w Oblazowej. Osadnictwo, sedymentacja, fauna kopalna (Settlement, sediments and fossil fauna) // *Pieniny – Przyroda i Człowiek*. 1995. Vol. 4. P. 5–23.
3. Valde-Nowak P., Kraszewska A., Cieśla M. Magdalenian figurine from Oblazowa Cave // *Acta Archaeologica Carpathica*. 2017. Vol. 52. P. 299–304.
4. Valde-Nowak P. Człowiek pierwotny w Jaskini w Oblazowej // *Pieniny – Przyroda i Człowiek*. 2008. Vol. 10. P. 133–146.
5. Valde-Nowak P., Cieśla M. New Palaeolithic assemblage from the Oblazowa Cave // *Archäologisches Korrespondenzblatt*. 2014. Vol. 44. P. 1–9.
6. Valde-Nowak P., Nadachowski A., Madeyska T. (eds). Oblazowa Cave: human activity, stratigraphy and paleoenvironment. Kraków: Institute of Archaeology and Ethnology Polish Academy of Sciences. 2003. 176 p.
7. Valde-Nowak P., Nadachowski A. Micoquian assemblage and environmental conditions for the Neanderthals in Oblazowa Cave, Western Carpathians, Poland // *Quaternary International*. 2014. Vol. 326–327. P. 146–156.
8. Valde-Nowak P. Worked *Comus* shells as Pavlovian fingerprint: Oblazowa Cave, Southern Poland // *Quaternary International*. 2015. Vol. 359–360. P. 153–156.
9. Bochenski Z., Tomek T. Whodunit? Clues on bird remains from Oblazowa Cave (southern Poland) reveal their origin // *Quaternary International*. 2020. Vol. 543. P. 142–147.
10. Alex B., Valde-Nowak P., Regev L., Boaretto E. Late Middle Paleolithic of Southern Poland: Radiocarbon dates from Ciemna and Oblazowa Caves // *Journal of Archaeological Science: Reports*. 2017. Vol. 11. P. 370–380.
11. Lorenc M. Radiocarbon ages of bones from Vistulian (Weichselian) cave deposits in Poland and their stratigraphy // *Acta Geologica Polonica*. 2013. Vol. 63, No. 3. P. 399–424.
12. Ратников В.Ю. Бесхвостые амфибии позднего кайнозоя Восточно-Европейской платформы и их стратиграфическое и палеогеографическое значение. Воронеж: ВИНТИ, 1994. 140 с.
13. Ratnikov V.Yu., Litvinchuk S. N. Comparative Morphology of Trunk and Sacral Vertebrae of Tailed Amphibians of Russia and Adjacent Countries // *Russian Journal of Herpetology*. 2007. Vol. 14, No. 3. P. 177–190.
14. Ratnikov V.Yu., Litvinchuk S.N. Atlantal Vertebrae of Tailed Amphibians of Russia and Adjacent Countries // *Russian Journal of Herpetology*. 2009. Vol. 16, No. 1. P. 57–68.
15. Ratnikov V.Yu. Comparative humeral morphology of some Eurasian tailed amphibians (Amphibia, Urodela) for palaeontological studies // *Acta zool. cracov*. 2015. Vol. 58, No. 1. P. 101–119.
16. Szyndlar, Z. Fossil snakes from Poland // *Acta zool. cracov*. 1984. Vol. 28, No. 1. P. 1–156.
17. Frost D.R. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.1 (Date of access). Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA. 2023. doi.org/10.5531/db.vz.0001
18. Кузьмин, С. Л. Земноводные бывшего СССР. Москва: Т-во научных изданий КМК, 2012. 370 с.
19. Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. Санкт-Петербург: Издательство «Европейский Дом». 2009. 592 с.
20. Писанец Е.М. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). Киев: Зоологический музей ННПМ НАН Украины, 2007. 312 с.
21. Ratnikov V.Yu. Comparative Osteology of Two Far Eastern Species of Ratsnakes (Serpentes: Colubridae), *Elaphe dione* (Pallas, 1773) and *E. schrenckii* (Strauch, 1873), for the Purpose of Palaeontological Studies // *Asian Herpetol Res*. 2022. Vol. 13, No. 1. P. 1–22. DOI: 10.16373/j.cnki.ahr.210021.
22. Dunayev E.A. Cranial Characteristics of Salamanders (Caudata) in the Fauna of the Former Soviet Union // *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*. 1996. Vol. 1. P. 27–46.
23. Ratnikov V.Yu. Osteology of Russian toads and frogs for palaeontological researches // *Acta zool. cracov*. 2001. Vol. 44. No. 1. P. 1–23.
24. Ратников В.Ю. Остеологические характеристики надвидовых таксонов жаб и лягушек Восточной Европы. *Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского, Минск, 25–28 сентября 2012 г.* Минск, 2012. с. 269–273.
25. Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). СПб.: Зоологический институт РАН, 2004. 232 с.
26. Venczel M. Quaternary Snakes from Bihor (Romania). Oradea: Publishing House of the Țării Crișurilor Museum, 2000. 144 p.
27. Szyndlar Z. A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part II: Natricinae, Elapidae, Viperidae // *Estudios geol*. 1991. Vol.47. P. 237–266.
28. Holman, J.A. Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britain and Europe. New York: Oxford University Press, 1998. 254 p.
29. Ratnikov V., Mebert K. Fossil remains of *Natrix tessellata* from the Late Cenozoic deposits of the East European Plain // *Mertensiella*. 2011. No. 18. P. 337–342.

30. Ратников В.Ю. Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины. Труды научно-исследовательского института геологии. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та. Вып. 10. 2002. 138 с.
31. Nilson, G. and C. Andrén. The meadow and steppe vipers of Europe and Asia – the *Vipera* (Acridophaga) *ursinii* complex // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2001. Vol. 47, No. 2–3. P. 87–267.
32. Gherghel I., Strugariu A., Tedrow R., Romanescu G.. A regional analysis on the amphibian and reptile communities from the Carpathian Mountains and the abiotic factors that shape their distributions and community assemblages // *Regional Environmental Change*. 2019. Vol. 19. P. 2563–2572.
33. Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР: учеб. пособие для студентов биол. спец. пед. ин-тов. Москва, 1977. 415 с.
34. Пикулик М.М. Земноводные Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1985. 191 с.
35. Пикулик М.М., Бахарев В.А., Косов С.В. Пресмыкающиеся Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1988. 166 с.
36. Дунаев Е.А., Орлова В.Ф. Земноводные и пресмыкающиеся России: Атлас-определитель. Москва: Фитон XXI, 2017. 328 с.
37. Ратников В.Ю. К методике палеогеографических реконструкций по ископаемым остаткам амфибий и рептилий позднего кайнозоя Восточно-Европейской платформы // *Палеонт. журн.* 1996. № 1. С. 77–83.
38. Ratnikov V. Dynamics of East European modern amphibian and reptile species dis-tribution areas and their potential use in Quaternary stratigraphy // *Comptes Rendus Palevol*. 2016. Vol. 15. No. 6. P. 721–730.
39. Sanchiz B. 8.4. Amphibians (Amphibia, Anura, Caudata) // *Oblazowa Cave: human activity, stratigraphy and palaeoenvironment*. Kraków: Institute of Archaeology and Ethnology Polish Academy of Sciences. 2003. P. 96–100.
40. Szyndlar Z. 8.5. Reptiles (Reptilia) // *Oblazowa Cave: human activity, stratigraphy and palaeoenvironment*. Kraków: Institute of Archaeology and Ethnology Polish Academy of Sciences. 2003. P. 100–102.
41. Nadachowski A., Harrison D.L., Szyndlar Z., Tomek T., Wolsan M. Late Pleistocene vertebrate fauna from Oblazowa-2 (Carpathians, Poland): palaeoecological reconstruction // *Acta zool. cracov*. 1993. Vol. 36, No. 2. P. 281–290.

Ратников Вячеслав Юрьевич, д.г.-м.н., профессор, Воронежский государственный университет, Воронеж, Российская Федерация; e-mail: ratnikov@geol.vsu.ru; ORCID 0000-0002-7723-5356

Шиян Никита Александрович, бакалавр 4 курса, Воронежский государственный университет, Воронеж, Российская Федерация; e-mail: nikita.shiyan@gmail.com; ORCID 0009-0007-3858-8347

Авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.

Viatcheslav Yu Ratnikov, Dr. habil. in Geol.-Min, Professor, Voronezh State University, Voronezh, Russian Federation; e-mail: ratnikov@geol.vsu.ru; ORCID <https://orcid.org/0000-0002-7723-5356>

Nikita A. Shiyan, bacalaver's student, Voronezh State University, Voronezh, Russian Federation; e-mail: nikita.shiyan@gmail.com; ORCID 0009-0007-3858-8347

Authors have read and approved the final manuscript.

Late Pleistocene herpetofauna from Oblazova Cave (Polish Carpathians): additional collection

©2023 V. Yu. Ratnikov✉, N. A. Shiyan

Voronezh State University, 1 Universitetskaya pl., 394018, Voronezh, Russian Federation

Abstract

Introduction. In the Oblazova Cave locality (Polish Carpathians), in addition to the remains of ancient man, mammals, birds and mollusks, the remains of cold-blooded terrestrial vertebrates were found. The results of the study materials were published. A small collection, including samples Ob.51, Ob.52, Ob.53, and Ob.54, was at the disposal of the authors of this article. The absolute age of the remains is approximately 33 000 years. This corresponds to the absolute dating of layer VIII of the cave accumulations.

Systematic part. The description and criteria for identification of amphibian and reptile bones defined to the species are given: *Lissotriton vulgaris*, *Lissotriton montandoni*, *Ichthyosaura alpestris*, *Triturus cristatus*, *Salamandra salamandra*, *Bufo bufo*, *Bufo viridis*, *Rana arvalis*, *Rana temporaria*, *Lacerta agilis*, *Zootoca vivipara*, *Natrix natrix*, *Vipera berus*, *Vipera ursinii s.l.*

Ecology of modern species. Brief data on the ecological features of the species found in the locality are given.

Discussion and conclusions: The systematic composition of the remains in each of the four samples differs from the others, but the paleogeographic reconstructions are approximately the same. To draw conclusions about the paleoenvironment of the past, we used a methodology different from that used by European specialists. During the accumulation of sediments, characterized by samples Ob.51 – Ob.54, a mixed or deciduous forest existed in the area surrounding the cave. The number of open spaces and clearings in it varied slightly, but the nature of the forest did not change significantly. We can speak, perhaps, only of a slightly increased humidity during the accumulation of sediments containing sample Ob.54. The climatic situation was close to modern in the zone of mixed and deciduous forests. The authors note that the systematic composition of herpetofauna in the studied samples differs from the composition of amphibians and reptiles, determined by two European experts from their collections. Reconstructions of paleoconditions also differ, and Western experts contradict each other. Our conclusions are closer to those of a specialist who has studied amphibians.

Keywords: pleistocene, herpetofauna, amphibians, reptiles, osteology, paleogeography.

For citation: Ratnikov V. Yu., Shiyan N. A. Late Pleistocene herpetofauna from Oblazova Cave (Polish Carpathians): additional collection // *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Geologiya – Proceedings of Voronezh State University. Series: Geology*, 2023, no. 3, pp. 67-81. DOI: <https://doi.org/10.17308/geology/1609-0691/2023/3/67-81>

Conflict of interests: The authors declare the absence of obvious and potential conflicts of interest related to the publication of this article.

REFERENCES

1. Valde-Nowak P. The Boomerang from Oblazowa and its Pre-historic Context. *Anthropologie et Préhistoire*, 2000, vol. 111, pp. 88–94.

2. Valde-Nowak P., Madeyska T., Nadachowski A. Oblazowa Cave. Jaskinia w Oblazowej. Osadnictwo, sedymentacja, fauna kopalna (Settlement, sediments and fossil fauna). *Pieniny – Przyroda i Człowiek*, 1995, vol. 4, pp. 5–23.



The content is available under Creative Commons Attribution 4.0 License.

✉ Viatcheslav Yu. Ratnikov, e-mail: vratnik@yandex.ru

3. Valde-Nowak P., Kraszewska A., Cieśla M. Magdalenian figurine from Oblazowa Cave. *Acta Archaeologica Carpathica*, 2017, vol. 52, pp. 299–304.
4. Valde-Nowak P. Człowiek pierwotny w Jaskini w Oblazowej. *Pieniny – Przyroda i Człowiek*, 2008, vol. 10, pp. 133–146.
5. Valde-Nowak P., Cieśla M. New Palaeolithic assemblage from the Oblazowa Cave. *Archäologisches Korrespondenzblatt*, 2014, vol. 44, pp. 1–9.
6. Valde-Nowak P., Nadachowski A., Madeyska T. (eds). Oblazowa Cave: human activity, stratigraphy and palaeoenvironment. Kraków: Institute of Archaeology and Ethnology Polish Academy of Sciences, 2003, 176 p.
7. Valde-Nowak P., Nadachowski A. Micoquian assemblage and environmental conditions for the Neanderthals in Oblazowa Cave, Western Carpathians, Poland. *Quaternary International*, 2014, vol. 326–327, pp. 146–156.
8. Valde-Nowak P. Worked *Conus* shells as Pavlovian fingerprint: Oblazowa Cave, Southern Poland. *Quaternary International*, 2015, vol. 359–360, pp. 153–156.
9. Bochenski Z., Tomek T. Whodunit? Clues on bird remains from Oblazowa Cave (southern Poland) reveal their origin. *Quaternary International*, 2020, vol. 543, pp. 142–147.
10. Lorenc M. Radiocarbon ages of bones from Vistulian (Weichselian) cave deposits in Poland and their stratigraphy. *Acta Geologica Polonica*, 2013, vol. 63, no. 3, pp. 399–424.
11. Alex B., Valde-Nowak P., Regev L., Boaretto E. Late Middle Paleolithic of Southern Poland: Radiocarbon dates from Ciemna and Oblazowa Caves. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 2017, vol. 11, pp. 370–380.
12. Ratnikov V. Yu. *Beshvostye amfibii pozdnego kajnozoja Vostochno-Evropejskoj platformy i ih stratigraficheskoe i paleogeograficheskoe znachenie* [Tailless Amphibians of the Late Cenozoic of the East European Platform and Their Stratigraphic and Paleogeographic Significance]. Voronezh: VINITI publ., 1994, 140 p. (In Russ.)
13. Ratnikov V. Yu., Litvinchuk S. N. Comparative Morphology of Trunk and Sacral Vertebrae of Tailed Amphibians of Russia and Adjacent Countries. *Russian Journal of Herpetology*, 2007, vol. 14, no. 3, pp. 177–190.
14. Ratnikov V. Yu., Litvinchuk S. N. Atlantal Vertebrae of Tailed Amphibians of Russia and Adjacent Countries. *Russian Journal of Herpetology*, 2009, vol. 16, no. 1, pp. 57–68.
15. Ratnikov V. Yu. Comparative humeral morphology of some Eurasian tailed amphibians (Amphibia, Urodela) for palaeontological studies. *Acta zool. cracov.*, 2015, vol. 58, no. 1, pp. 101–119.
16. Szyndlar, Z. Fossil snakes from Poland. *Acta zool. cracov.*, 1984, vol. 28, no. 1, pp. 1–156.
17. Frost D. R. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.1 (Date of access). Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA, 2023. doi.org/10.5531/db.vz.0001
18. Kuzmin S. L. *Zemnovodnye byvshego SSSR* [Amphibians of the former USSR]. Moscow: KMK publ., 2012, 370 p. (In Russ.)
19. Litvinchuk S. N., Borkin L. J. *Jevoljucija, sistematika i rasprostranenie grebenchatyh tritonov (Triturus cristatus complex) na territorii Rossii i sopredel'nyh stran* [Evolution, Systematics and Distribution of Crested Newts (*Triturus cristatus* complex) in Russia and adjacent Countries]. Saint Petersburg: Evropejsky Dom Press publ., 2009, 592 p. (In Russ.)
20. Pisanets E. M. *Amfibii Ukrainy (spravochnik-opredelitel' zemnovodnyh Ukrainy i sopredel'nyh territorij)* [Amphibians of Ukraine (handbook-determinant of amphibians of Ukraine and adjacent territories)]. Kiev: Zoologicheskij muzej NNPM NAN Ukrainy publ., 2007, 312 p. (In Russ.)
21. Ratnikov V. Yu. Comparative Osteology of Two Far Eastern Species of Ratsnakes (Serpentes: Colubridae), *Elaphe dione* (Pallas, 1773) and *E. schrenckii* (Strauch, 1873), for the Purpose of Palaeontological Studies. *Asian Herpetol Res.*, 2022, vol. 13, no. 1, pp. 1–22. DOI: 10.16373/j.cnki.ahr.210021.
22. Dunayev E. A. Cranial Characteristics of Salamanders (Caudata) in the Fauna of the Former Soviet Union. *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*, 1996, vol. 1, pp. 27–46.
23. Ratnikov V. Yu. Osteology of Russian toads and frogs for palaeontological researches. *Acta zool. cracov.*, 2001, vol. 44, no. 1, pp. 1–23.
24. Ratnikov V. Ju. Osteologicheskie harakteristiki nadvidovyh taksonov zhab i ljagushek Vostochnoj Evropy [Osteological characteristics of supraspecific taxa of toads and frogs of Eastern Europe]. *Voprosy gerpetologii: materialy Pjatogo s'ezda Gerpetologicheskogo obshhestva im. A.M. Nikol'skogo*, (25–28 sentjabrja 2012, Minsk) [Questions of herpetology: materials of the Fifth Congress of the A.M. Nikolsky Herpetological Society (25–28 September, 2012, Minsk)]. Minsk publ., 2012, pp. 269–273. (In Russ.)
25. Ananjeva N. B., Orlov N. L., Khalikov R. G., Darevsky I. S., Ryabov S. A., Barabanov A. V. The reptiles of Northern Eurasia: Taxonomic diversity, distribution, conservation status. Sofia: Pensoft, 2006, 247 p.
26. Venczel M. Quaternary Snakes from Bihor (Romania). Oradea: Publishing House of the Țării Crișurilor Museum, 2000, 144 p.
27. Szyndlar Z. A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part II: Natricinae, Elapidae, Viperidae. *Estudios geol.*, 1991, vol. 47, pp. 237–266.
28. Holman J. A. Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britain and Europe. New York: Oxford University Press, 1998, 254 p.
29. Ratnikov V., Mebert K. Fossil remains of *Natrix tessellata* from the Late Cenozoic deposits of the East European Plain. *Mertensiella*, 2011, no. 18, pp. 337–342.
30. Ratnikov V. Yu. Pozdnekajnozojskie zemnovodnye i cheshujchatye presmykajushhiesja Vostochno-Evropejskoj ravniny [Late Cenozoic amphibians and reptiles of the East-European plain]. *Trudy nauchno-issledovatel'skogo instituta geologii* [The work of the Research Institute of Geology]. Voronezh: VSU publ., vol. 10, 138 p. (In Russ.)
31. Nilson G. and C. Andrén. The meadow and steppe vipers of Europe and Asia – the *Vipera* (Acridophaga) ursinii complex. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 2001, vol. 47, no. 2–3, pp. 87–267.
32. Gherghel I., Strugariu A., Tedrow R., Romanescu G. A regional analysis on the amphibian and reptile communities from the Carpathian Mountains and the abiotic factors that shape their distributions and community assemblages. *Regional Environmental Change*, 2019, vol. 19, pp. 2563–2572.
33. Bannikov A. G., Darevsky I. S., Ishchenko V. G., Rustamov A. K., Shcherbak N. N. *Opredelitel' zemnovodnyh i presmykajushhiesja fauny SSSR* [Determinant to Amphibians and Reptiles of the USSR Fauna]. Moscow publ., 1977, 415 p. (In Russ.)
34. Pikulik M. M. *Zemnovodnye Belorussii* [Amphibians of Belarus]. Minsk: Nauka i tehnika publ., 1985, 191 p. (In Russ.)
35. Pikulik M. M., Bakharev V. A., Kosov S. V. *Presmykajushhiesja Belorussii* [Reptiles of Belarus]. Minsk: Nauka i tehnika publ., 1988, 166 p. (In Russ.)
36. Dunaev E. A., Orlova V. F. *Zemnovodnye i presmykajushhiesja Rossii: Atlas-opredelitel'* [Amphibians and reptiles of Russia: Atlas-determinant]. Moscow: Fiton XXI publ., 2017, 328 p. (In Russ.)
37. Ratnikov V. Yu. Methods of Paleogeographic Reconstructions Based upon Fossil Remains of Amphibians and Reptiles of the Late Cenozoic of the East-European Platform. *Paleontologicheskij zhurnal – Paleontology Journal*, 1996, vol. 30, no. 1, pp. 75–80. (In Russ.)
38. Ratnikov V. Dynamics of East European modern amphibian and reptile species dis-tribution areas and their potential use in Quaternary stratigraphy. *Comptes Rendus Palevol*, 2016, vol. 15, no. 6, pp. 721–730.
39. Sanchiz B. 8.4. Amphibians (Amphibia, Anura, Caudata). *Oblazowa Cave: human activity, stratigraphy and palaeoenvironment*, 2003, pp. 96–100.
40. Szyndlar Z. 8.5. Reptiles (Reptilia). *Oblazowa Cave: human activity, stratigraphy and palaeoenvironment*, 2003, pp. 100–102.
41. Nadachowski A., Harrison D. L., Szyndlar Z., Tomek T., Wolsan M. Late Pleistocene vertebrate fauna from Oblazowa-2 (Carpathians, Poland): palaeontological reconstruction. *Acta zool. cracov.*, 1993, vol. 36, no. 2, pp. 281–290.