

УДК 599: 599.323:575.856 (47)

ТАКСОНОМІЯ ТА РІВНІ ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ СЛІПАКІВ (SPALACIDAE) ФАУНИ УКРАЇНИ І СУМІЖНИХ КРАЇН

Марина КОРОБЧЕНКО, Ігор ЗАГОРОДНЮК

Таксономія та рівні диференціації сліпаків (Spalacidae) фауни України і суміжних країн. — М. Коробченко, І. Загороднюк. — Починаючи з 1777 р., кількість таксонів сліпаків, описаних з теренів Східної Європи, зростає з одного до 10, і кількість наразі визнаних видів у фауні регіону збільшилася до 6 видів двох родів. Всі види є алопатричними, при цьому лише у частині випадків межі їх поширення визначаються гідрографічними координатами. Фактичні дані засвідчують лише сувору алопатрію видів, яка посилена сучасною фрагментацією видових ареалів. Порівняння видів за екоморфологічними ознаками засвідчує можливість симпатрії лише в окремих парах, сформованих видами різних родів (Nannospalax – Spalax). Морфологічна диференціація видів роду Spalax стосується переважно функціонально ненавантажених структур черепа, насамперед форми покривних кісток і міжкісткових швів роstralного відділу і даху черепа. Представлено нариси щодо таксономічної історії (вкл. синонімію), мінливості та поширення кожного виду сліпаків фауни України.

Ключові слова: підземні гризуни, сліпаки, аловиди, діагностика, лімітуюча схожість, біогеографія, Україна.

Адреса: Лабораторія екології тварин і біогеографії, Факультет природничих наук, Луганський національний університет; Аб. скр. 48, Луганськ–11, 91011, Україна. E-mail: aquamarine@ukr.net; zoozag@ukr.net.

Taxonomy and levels of differentiation in mole-rats (Spalacidae) of the fauna of Ukraine and adjacent countries. — M. Korobchenko, I. Zagorodniuk. — Since 1777, number on mole-rat taxa established from Eastern European terrains increase from 1 to 10 units, and number of up-to-date recognized species in the fauna of this region reaches 6 species of two genera. All the species are allopatric, and just in some cases the limits of their distribution are determinate by hydrographical coordinates. Actual data are evidenced of strict allopatry, that powered by modern fragmentation of species geographical ranges. Comparison of species using ecomorphological characters demonstrates possibility of the sympatry just in separated pairs, formed by species belonging to different genera (Nannospalax & Spalax). Morphological differentiation of species of genus Spalax concerns mainly with unloaded (functionally) structures of skull, first of all shape of integumentary bones and interosseous sutures in the rostral part of skull as well as roof of skull. Synopses of taxonomical history (incl. synonymy), variation and distribution of each mole-rat species in Ukraine are presented.

Keywords: underground rodents, mole-rats, allospecies, diagnostics, limiting similarity, biogeography, Ukraine.

Address: Laboratory of Animal Ecology and Biogeography, Natural Sciences Faculty, Luhansk National University; P. O. Box 48, Luhansk–11, 91011, Ukraine. E-mail: aquamarine@ukr.net; zoozag@ukr.net.

Вступ

Пам'яті акад. В. Топачевського (1930–2004) – автора першої сучасної ревізії сліпаків світової фауни (1969)¹

Сліпаки (Spalacidae) представляють одну з найбільш спеціалізованих гільдій ссавців світової фауни – гризунів-землеріїв [72]. За сприятливих умов вони досягають високої чисельності, і їх нерідко розглядають як шкідників сільськогосподарських культур і сіножатей [2, 54, 68]. З іншого боку, більшість землеріїв суттєво знизили свою чисельність і внесені до різноманітних червоних переліків [19, 44]. Чутливість землеріїв до стану середовища визначається високим рівнем їхньої спеціалізації до підземного життя, яка, як прави-

ло, проявляється у формуванні одновидових угруповань і виразній алопатричності видів [29]. Всі ці особливості визначають цінність групи гризунів-землеріїв як об'єкту для вивчення мікроеволюційних процесів [4, 80, 82, 83, 85].

Проте загалом ця група гризунів залишається мало дослідженою через потаємний побут сліпаків і загалом однорідну їх морфологію, яка значною мірою визначається близьким набором пристосувань до підземного життя, включаючи рийну діяльність і особливості живлення.

Ця група гризунів досліджена в Україні доволі слабо. Прогрес у вивченні сліпаків в Україні досягнуто завдяки працям Є. Решетник [48], К. Янголенко [68–70] і В. Топачевського [58]. У подальшому отримано лише уточнення щодо поширення і екології сліпаків, наведені у працях наших колег [8, 51, 56, 59, 71] і авторів [14, 28, 29].

¹ 2009 року виповнюється кілька знаменних дат у вивченні теми цього дослідження, у тім числі 100 років з часу виходу огляду Л. Мегеля, 70 років з часу виходу огляду Є. Решетник та 40 років з часу виходу зведення В. Топачевського.

Таблиця 1. Обсяг родини Spalacidae згідно з останньою редакцією зведення «Види ссавців світу» [99]

Table 1. Composition of family Spalacidae according to last edition of the «Mammal species of the World» [99]

Підродина	Рід	Вид (за абеткою)
Myospalacinae (цокори)	<i>Myospalax</i> (цокор) <i>Eospalax</i> (= <i>Myospalax</i> ex gr. “fontanierii” sensu [43])	<i>aspalax</i> , <i>myospalax</i> , <i>psilurus</i> <i>fontanierii</i> , <i>rothschildi</i> , <i>smithii</i>
Spalacinae (сліпаки)	<i>Spalax</i> (сліпак) <i>Nannospalax</i> («сліпець»)**	<i>arenarius</i> *, <i>giganteus</i> , <i>graecus</i> *, <i>microphthalmus</i> , <i>uralensis</i> *, <i>zemni</i> * <i>carmeli</i> *, <i>ehrenbergi</i> , <i>galili</i> *, <i>golani</i> *, <i>judaei</i> *, <i>leucodon</i> , <i>nehringi</i> *
Rhizomyinae (різоміси)	<i>Rhizomys</i> (різоміс) <i>Cannomys</i> (ритник)	<i>pruinus</i> , <i>sinensis</i> , <i>sumatrensis</i> <i>badius</i>
Tachyoryctinae (кертці)	<i>Tachyoryctes</i> (кертця)	<i>ankoliae</i> *, <i>annectens</i> *, <i>audax</i> *, <i>ibeanus</i> *, <i>daemon</i> *, <i>macrocephalus</i> , <i>naivashae</i> *, <i>rex</i> *, <i>ruandae</i> *, <i>ruddi</i> *, <i>spalacinus</i> *, <i>splendens</i> , <i>storeyi</i> *

Примітка. * Позначено назви видів, визнаних в огляді Вільсона та Рідера [99], проте не згаданих у аналогічному попередньому зведенні В. Соколова [53]. ** Ранг «малих» сліпаків (сліпців) тут піднято до родового рівня.

На сьогодні дослідження таксономії та мінливості гризунів-землеріїв фауни України і суміжних країн вкрай уповільнилися, і більшість цитованих сучасних досліджень пов'язана з вивченням особливостей просторового розподілу та відносної чисельності видів, без докладного аналізу всього комплексу адаптацій, мінливості та відмінностей видів. Понад те, абсолютна більшість досліджень має в основі формальну прив'язку первинних даних до певних географічних координат (переважно міжрічкових теренів), без навіть спроб аналізу ознак, а отже й меж між видами, як морфологічних, так і географічних.

Отже, актуальність цього дослідження визначається потребою підведення підсумків таксономічної історії і критеріїв діагностики видів, оцінки рівнів їхньої морфологічної, цитогенетичної та географічної диференціації, з'ясування загальних закономірностей у цій диференціації.

Історія таксономії родини сліпаків

Вся історія класифікації сліпаків пов'язана з неперервними таксономічними перебудовами та збільшенням визнаного видового обсягу групи. У обсязі європейської фауни одні з найперших описів сліпаків належать П. Паласу [86], який розглядав їх у складі роду *Mus*, проте у всіх подальших працях визнають рід *Spalax* *Güldenstaedt*, 1770, а з 1821 р. сліпаків виокремлюють у родину *Spalacidae* Gray. Надалі близькими до сліпаків групами (у ранзі підродин) стали вважати «бамбукових пацюків» (*Rhizomys*) і цокорів (*Myospalax*), що, зокрема, проявилось у працях Й. Брандта 1855 р. [73] і Т. Тульберга 1899 р. [96].

У подальшому різомісів віднесли до окремої родини, а цокорів перенесли у родину *Cricetidae* (Miller, Gidley, 1918, цит. за: [58]). Хоча остання точка зору довгий час конкурувала з поглядами Т. Тульберга, завдяки ревізії, проведеній В. Топачевським [58], домінантною стала вузька концепція родини *Spalacidae*, до складу якої включили два сучасні роди – *Spalax* і *Microspalax* (= *Nannospalax*). У такому обсязі родина визнана у більшості зведень останнього часу [10, 43].

За останнім виданням «Види ссавців Світу» [99], обсяг родини *Spalacidae* розширено до її тлумачення Т. Тульбергом, тобто сліпаків розглядають як одну з 4-х підродин *Spalacidae*, і сестринськими до них є три групи (підродини) – цокори (2 роди), різоміси (3 роди) і кертці (1 рід). У такому обсязі родина включає 36 сучасних видів, у тім числі 13 видів *Spalacinae* (табл. 1), п'ять з яких поширені у Східній Європі. Кількість визнаних видів сліпаків постійно зростає. Розглянемо докладніше зміни поглядів на склад фауни сліпаків України і Східної Європи загалом.

Зміни поглядів на обсяг фауни України

Протягом 1777–1939 рр. відбувся період новоописів, і за ці 150 років кількість описаних тільки з території України нових таксонів сліпаків зростає від 1 до 9 [14], а у наступні кілька десятиліть цей перелік збільшився ще на 4 «викопних» види [58]. При цьому відбувалися значні зміни у рангах відомих форм, як видів, так і підвидів.

Довгий час усіх сліпаків фауни України відносили до одного виду, *Spalax typhlus* [25, 62, 86]. У зведенні М. Шарлеманя 1920 р. [63] у складі фауни України визнано вже два види, які за обсягом ідентичні двом нині визнаним родам: *S. hungaricus* (= *Nannospalax*), *S. microphthalmus*. Надалі О. Мигулін [36] обмежив ареал *S. microphthalmus* лівобережжям України, вказавши для правобережжя *S. monticola* (Причорномор'я і Придніпров'я) та *S. polonicus* (Галіція). Хоча деталі цієї схеми виглядають хибними (причорноморські «*monticola*» мають бути віднесені до *N. leucodon* [37], а у Придніпров'ї поширені *S. zemni* (= *polonicus*) [48]), ця точка зору була прогресивною, оскільки визнавала різорідність ліво- і правобережних сліпаків і окремішність «малих» сліпаків Причорномор'я. Окрім того, межа між *N. leucodon* і *S. zemni* залишається незрозумілою і проведення її по р. Буг [58, 59] є дуже попереднім¹.

¹ Фактично мова йде про межу ареалів двох родів. Неточність цієї межі пов'язана з тим, що дослідники, як правило, покладалися лише на формальний географічний критерій.

Таблиця 2. Перелік і наукові назви видів сліпаків фауни України, визнаних у зведеннях різної давнини
Table 2. List and scientific names of mole-rat species of Ukrainian fauna, recognized in reviews of different ages

Зведення	<i>leucodon</i>	<i>graecus</i> **	<i>arenarius</i>	<i>zemni</i>	<i>microphththalmus</i>	Разом
1920 [63]*	+	[-]	-	-	+	2 види
1928 [36]	(як <i>S. monticola</i>)	[-]	-	(як <i>polonicus</i> part.)	+	3 види
1938 [37]	(як <i>S. (Meso-spalax)</i>)	[-]	(без визнання, у складі <i>podolicus</i>)	(як <i>podolicus</i>)	+	3 види
1941 [48]	(як <i>Spalax</i>)	[-]	(як <i>S. zemni arenarius</i>)	+	+	3 види
1963 [9]	(як <i>Spalax</i>)	(у складі <i>S. m. polonicus</i>)	(як <i>S. microphththalmus arenarius</i>)	(як <i>S. microphththalmus polonicus</i>)	+	2 види
1965 [27]	(як <i>Spalax</i>)	(у складі <i>S. podolicus</i>)	(у складі <i>S. microphththalmus</i>)	(як <i>podolicus</i>)	+	3 види
1969 [58]	(як <i>Microspalax</i>)	+	+	(як <i>polonicus</i>)	+	5 видів
1987 [42]	(як <i>Nannospalax</i>)	+	+	+	+	5 видів
1995 [11]	(як <i>Nannospalax</i>)	+	+	(як <i>polonicus</i>)	+	5 видів
2002 [18]	(як <i>Nannospalax</i>)	+	+	+	+	5 видів

Примітка. * Обидва визнані у М. Шарлеманя [63] види сліпаків віднесено до *Spalax (Macrospalax)*. ** У працях до 1940 р. (напр., [37]) цей вид не розглядали, оскільки Північна Буковина входила до складу Румунії.

У подальшому (праці 1928–1965 рр.) класифікація сліпаків залишалася майже незмінною, і єдиним помітним таксономічним актом було по чергове відновлення, закриття та перейменування виду *S. zemni* (табл. 2). Вагомі зміни у таксономії відбулися після ревізії В. Топачевського [58], які привели до стабілізації таксономії сліпаків, поширених в Україні, на рівні визнання 5 видів. Проте, процес роздроблення класифікації цієї групи продовжується, проте, хоча й стосується наявних у фауні України видів, відноситься переважно до віддалених популяцій, поширених за межами українського сегменту ареалу родини. Щодо видів фауни України продовжилися зміни у їхній номенклатурі, у т. ч. з дискусіями про пріоритет назв *podolicus*, *polonicus* та *zemni* для позначення сліпака подільського [14, 58].

Основні зміни у таксономії сліпаків фауни України відображено у табл. 2. Як видно з цих даних, найбільш стабільними є уявлення про вид *S. microphththalmus*, проте це лише формальна стабільність, оскільки у різні періоди досліджень обсяг цього виду змінювався залежно від визнання або, навпаки, включення у його склад інших відомих у фауні України сліпаків.

Структуру таксономічних взаємин сліпаків Східної Європи і динаміку її змін упродовж таксономічної історії цієї групи землерийв представлено на рис. 1. Загальною особливістю таксономічної історії групи є подрібнення видів з поступовим виокремленням зі складу *S. microphththalmus*, колись широко відомого як «*Mus typhlus* Pallas, 1779» [25, 62], низки нових видів (*zemni*, *graecus*, *arenarius*), а також поступова зміна поглядів на структуру їхніх родинних стосунків.

Наразі таксономія стабілізувалася на рівні визнання двох родів і трьох надвидових груп.

Зміни поглядів на обсяги видів поза Україною

Поза межами регіону, що розглядається, відбулися не менші зміни, пов'язані, зокрема, з поділом виду *Nannospalax¹ leucodon* на європейських *N. leucodon* (*s. str.*) і малоазійських *N. nehringi* [40]. Аналогічні подрібнення таксономії сталися в групі «ehrenbergi», де виявили низку диференційованих за каріотипом рас сліпаків з $2n = 52-60$ [82, 85, 97, 98]. Наразі колишній політипний вид «*S. leucodon*» розглядають у ранзі окремого роду *Nannospalax* [11], і в його обсяг входять до 7 «малих» видів (див. табл. 1), які представляють дві групи: «leucodon» та «ehrenbergi» (в огляді В. Топачевського [58] ці групи розглядаються у ранзі двох видів роду *Microspalax*).

Подібні подрібнення стосуються також політипних видів *Spalax giganteus* (*s. l.*) та *S. graecus* (*s. l.*): зі складу першого виокремлено *S. uralensis* [43], а у складі *S. graecus* на визнання окремого виду претендує його південний (підкарпатський) ізолят *S. g. isticus* Mehely, 1909 [99].

Загалом у складі підродини Spalacinae (власне сліпаків) за зведенням В. Топачевського [58] визнається 8 видів (2 роди), І. Павлінова з кол. [43] – 9 видів (2 роди), Вільсона і Рідера [99] – вже 13 видів (проте один рід). Порівняно зі зведенням «Ссавці світу» В. Соколова 1990 р. [53], в останньому огляді світової фауни кількість «нових» видів сліпаків склала 9, а обсяг усієї родини Spalacidae зріс на 20 видів (див. табл. 1).

Докладно історію класифікації і проблеми таксономії кожного виду сліпаків східноєвропейської фауни розглянуто у третій частині цього огляду, після аналізу діагностичних ознак.

¹ У останньому зведенні «Види ссавців світу» [99] рід *Nannospalax* не визнають, і всіх сліпаків віднесено до *Spalax*.

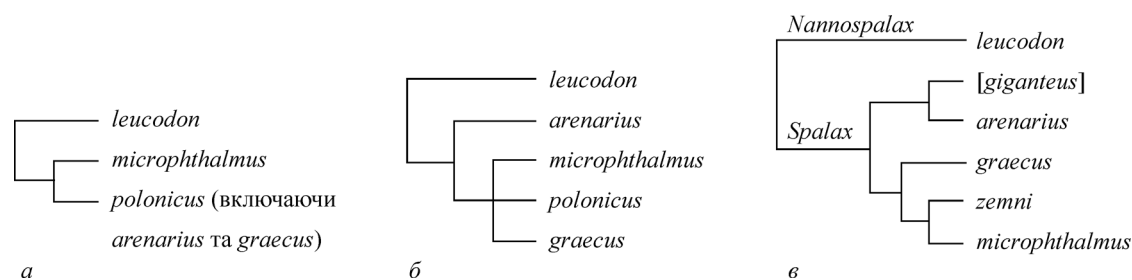


Рис. 1. Ускладнення таксономії сліпаків (без викопних форм) впродовж останніх 100 років: *a* — обсяг родини за Є. Решетник [48] та О. Корнеєвим [26, 27], *б* — за зведенням В. Топачевського [58] (скорочено до обсягу фауни України), *в* — за всією сумою даних щодо фауни Східної Європи (вкл. *S. giganteus*).

Системи диференціації видів

Послідовно розглянемо цитогенетичні, біогеографічні та краніологічні системи ознак, за якими розрізняють східноєвропейських Spalacidae.

Каріотипи. Для сліпаків характерна мінливість каріотипу, що пояснюється властивими землеріям ефектами ізоляції [85, 97]. За оцінками мінливості хромосомних чисел (сума стандартних відхилень $2n$ та NF_a складає 23,3) сліпаки посідають перше місце серед дрібних ссавців [100]. У східноєвропейських сліпаків число хромосом змінюється від $2n = 56$ у *N. leucodon* до $2n = 62$ у *S. zemni* та кількох інших видів [31].

Данні по хромосомним числам сліпаків фауни України і суміжних країн зведено у табл. 3. Загалом групу можна вважати добре вивченою, проте існує чимало протиріч. Це може бути пов'язано зі складнощами первинної діагностики зразків і плутаниною у інтерпретації даних. Так, П. Райку з кол. [91] описав каріотип «*microphthalmus*», який очевидно стосується *graecus* (ця робота; J. Zima, pers. com.). У базі даних щодо хромосомних чисел ссавців [75] для *S. graecus* наводять $2n = 62$ та $2n = 64$ з посиланням на різні праці ([80] та [41]), проте аналіз цих та інших першоджерел [31, 34, 91] засвідчує тільки $2n = 62$.

Так само Є. Ляпунова з кол. [79] описала для закавказьких «*leucodon*» $2n = 62$ (згодом як «*nehringi*» з $2n = 60$ і $NF_a = 68$ [31]), хоча інші праці подають $2n = 50$, що стало підставою для визнання самостійності *N. nehringi* [11, 40].

У частини видів описана мінливість числа хромосомних плеч: у *S. microphthalmus* $NF_a = 110-116$ (табл. 3), у *N. leucodon* $NF_a = 72-92$ [75]. Обсяг дослідженого матеріалу зі Східної Європи є малим, і фактична мінливість може бути більшою. Важливо відмітити подібність каріотипів 4-х видів – *graecus*, *arenarius*, *zemni* та *giganteus*, – яких раніше вважали одним видом (табл. 2). Цікаво, що Є. Решетник – автор таксону *arenarius* [47, 48] – розглядала його у складі *S. zemni* (раніше також [37]), навіть після ревізії групи С. Огньовим [39] і В. Топачевським [58].

Каріотип з $2n = 62$ та $NF_a = 120$ можна прийняти у якості базового для всіх *Spalax* (*s. str.*). Чітко відмінними за каріотипом від основної групи є тільки *S. microphthalmus* ($2n = 60$, $NF_a = 110-116$) та *N. leucodon* ($2n = 56$, $NF_a = 82$). Порівнюючи ці дані з поглядами на еволюційну морфологію сліпаків [58], можна говорити, що кореляції між хромосомними числами і рівнями морфологічної спеціалізації у сліпаків немає.

Таблиця 3. Хромосомні числа сліпаків (Spalacidae) з території України та суміжних регіонів Східної Європи
Table 3. Chromosome numbers of mole-rats (Spalacidae) from Ukraine and neighboring regions of Eastern Europe

Вид	Місцевість	$2n$	NF_a	X	Y	Джерело
<i>S. giganteus</i>	Дагестан; Західно-Казахстанська обл.; Актюбінська обл., без деталей	62	120	St	?	[31, 34, 79, 80]
<i>S. cf. giganteus</i> (як « <i>microphthalmus</i> »)	РФ, Ставропілля, окол. м. Железноводськ; Кабардино-Балкарія, м. Прохладний	62	120	M	St	[12]
<i>S. arenarius</i>	Україна, Херсонська обл., Олешківські піски; Миколаївська обл., без деталей	62	120	M	St	[31, 34, 79, 80]
<i>S. graecus</i>	Україна, Чернівецька обл., Сторожинецький р-н, с. Михальчі	62	120	M	St	[31, 34, 79, 80]
<i>S. graecus</i>	Румунія, Сучава, Бою (« <i>microphthalmus</i> »)	62	116	Sm	St	[91]
<i>S. zemni</i>	Україна, Київська обл., Пуща-Водиця	62	120	M	St	[31, 34]
<i>S. microphthalmus</i>	Україна, Луганська обл., Міловський р-н; РФ, Ростовська обл., Батайський р-н**	60	116	M	St	[31, 33, 34, 79, 80]
<i>N. leucodon</i> *	РФ, Курська обл., Стрілецький степ та ін. Україна, Одеса; Молдова, Оргеєв; Parieni	60 56	111-112 80	St Sm	St St	[46] [31, 34, 91]

Примітка. * У сліпаків з Румунії і Балкан виявлено поліморфізм: $2n = 46-56$ [88, 91, 92, 94, 95, 97]; закавказька форма цього надвиду (*N. nehringi*) має $2n = 50$ [40]. ** У Самарській обл. $2n = 60$ при $NF = 82$ [1] (про мінливість див. далі), і подібний каріотип ($2n = 60$ і $NF_a = 68$) нещодавно описано для закавказьких *N. nehringi* [31].

Біогеографія. Дані щодо поширення видів і надвидових груп сліпаків тісно пов'язані зі змінами поглядів на таксономію цієї групи. У зв'язку з потаємним побутом сліпаків та браком морфологічних матеріалів, а також незначними відмінностями між видами більшість первинних ревізій базувалася на апроксимації наявних даних на відомі біогеографічні схеми (напр., [47]).

Одним з головних критеріїв тривалий час вважали географічний, згідно з яким межі поширення видів сліпаків як степових і суто наземних (*sensu* гідрофобних) тварин пов'язували з головними гідрографічними координатами. Пов'язано це з тим, що ареали степових тварин (як і контури степової зони) простягаються у широтному напрямку, проте східноєвропейська рівнина порізана основними водотоками у довготному напрямку [7, 30]. З них найсуттєвішими біогеографічними координатами виступають долини Дунаю, Дністра, Бугу, Дніпра, Дону [15].

Зокрема, в одному з перших оглядів гризунів України вид *S. microphthalmus* подається О. Мигуліним [36] як «сліпак лівобережний», а його вікаріатом на правобережжі є *S. monticola* (= *leucodon*), якого в Галіції та, ймовірно, на Поділлі заміщає *S. polonicus* (= *zemni*). Пізніше Є. Решетник [47, 48], визнаючи ті ж погляди на поширення *S. microphthalmus*, обмежує його обсяг шляхом виокремлення нижньодніпровської форми *arenarius*, яку вона відносить до правобережного *S. podolicus* (= *zemni*). При цьому ареал останнього вона поширює на більшу частину правобережжя, відмежовуючи його від *N. leucodon* у Причорномор'ї течією Бугу, а в Бессарабії – Дністра.

Подальші дослідження відзначені низкою протиріч, у т. ч. віднесенням *arenarius* до *S. microphthalmus* [9, 27] і плутаниною у визначенні географічних меж між трьома формами сліпаків, поширених на Буковині й Поділлі (*leucodon*, *graecus*, *zemni*). Останнє питання найпростіше вирішено К. Татариним [55], який відніс усіх (!) сліпаків заходу України до *S. podolicus*.

Після періоду плутанини і сумнівних географічних прив'язок матеріалу історія з цим біогеографічним вузлом розплутана завдяки дослідженням К. Янголенко [69, 70]. Цим дослідником показано, що міжріччя Дністра і Пруту заселене сліпаком понтичним («середнім»), позаяк буковинський («грецький») сліпак поширений на правобережжі Прута, а подільський – на лівобережжі Дністра. Тобто, всі попередні описи сліпаків з Буковини (напр., [65, 67]) містять помилки і мають бути вилучені з аналізу. Цей цикл досліджень також засвідчив чітку прив'язку меж видових ареалів до річкових долин (рис. 2).

Одним з найменш досліджених біогеографічних питань залишається визначення східних меж поширення *N. leucodon*. Формальне обмеження його ареалу зі сходу Дніпром, як це вказано у давніших працях М. Шарлеманя [63] та О. Мигуліна [36], або ж долиною Бугу, як це прийнято в оглядах Є. Решетник [47, 48], В. Топачевського [58] та Н. Філіпчук і К. Янголенко [59], очевидно, вимагає перегляду. Одним з факторів цих змін може бути зміщення меж ареалів між *Nannospalax* та *Spalax* на захід, проте, дуже ймовірно, що відбувається лише зміна знань про поширення видів завдяки появі нових матеріалів.

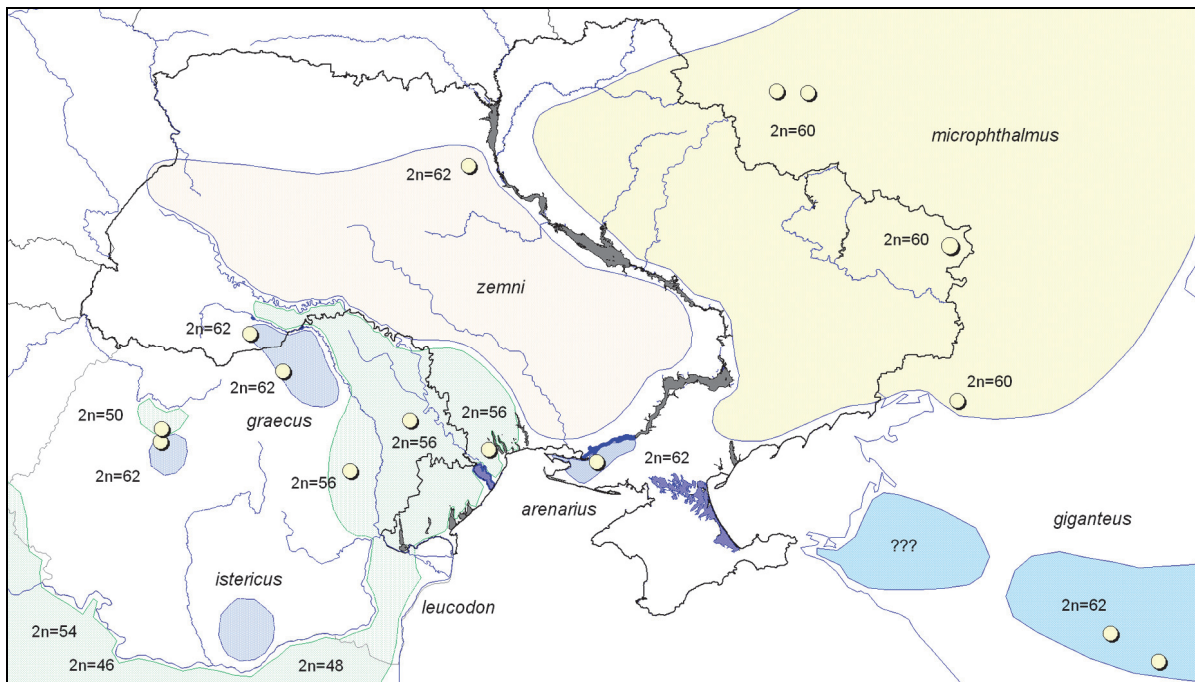


Рис. 2. Поширення видів Spalacidae на Сході Європи (за усією сумою даних авторів і даних з літератури). Колами позначено місцезнаходження, звідки досліджено хромосомні числа (за даними з табл. 3).

Краніологія. Наразі у фауні України і суміжних країн визнають п'ять видів сліпаків двох родів. Відповідно, наш аналіз стосується двох рівнів відмінностей: між родами *Nannospalax* і *Spalax* та між видами *Spalax*. З урахуванням особливостей поширення видів і практичних потреб у діагностиці матеріалу найбільше значення має уточнення меж між *N. leucodon* та *S. zemni*, оскільки у інших парах порівнянь видові межі визначаються чіткими географічними критеріями (рис. 2). У той же час наша увага до морфологічних ознак пов'язана з потребою подальшої ревізії морфологічних зразків з різних регіонів та оцінки стійкості видових критеріїв, що дотепер не проводили.

Зокрема, у зоологічній колекції ННПМ є лише три зразки *S. zemni* [64] з неповними вихідними даними і місцезнаходженням фактично в ареалі *N. leucodon* («Одеська обл.» [64]). Окрім того, залишається загадкою географічний розрив між еволюційно близькими *S. giganteus* і *S. arenarius* [58], заповнений третім видом (*S. microphthalmus*), географічна мінливість якого не вивчена, а підвиди не описані (див. обговорення).

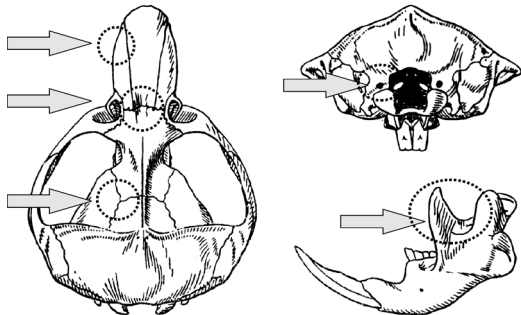


Рис. 3. Топографія основних типів діагностичних ознак сліпаків (в основі рис. черепа *Nannospalax* із [11]): ліворуч – групи ознак для розрізнення груп видів *Spalax*, праворуч – відмінності *Nannospalax* від *Spalax*.

Відмінності *Nannospalax* від *Spalax*, попри те, що перших нерідко називають «малими сліпаками», майже не пов'язані з загальними розмірами. За краніометричними ознаками, які наведено у огляді В. Топачевського [58], ці два види (по суті роди) мають значне перекриття усіх метричних ознак, і рівень їх відмінностей (за Хатчінсоном) складає $HR = 1,03-1,27$, тобто за лише однією ознакою (ширина нижнього різця) досягає критичного значення $HR = 1,26$. Між ними виявлено деякі відмінності у пропорціях черепа. Зокрема, О. Мигулін [37] наводить таку ознаку, як відносна висота черепа: у *Nannospalax* череп низький, завдяки чому його «верхня» довжина (від кінця носових кісток до потилично-тім'яного шва) удвічі й більше перевищує висоту черепа.

Отже, провідними ознаками *Nannospalax* є неметричні, і серед них важливо відзначити чотири (табл. 4): наявність надпотиличних отворів, розвиток глоткових горбків, наявність зламу при основі черепа, ступінь розвитку гребенів, що з'єднують вінцевий відросток мандибули з суглобовим і альвеолярним (і, відповідно, виразність ямки між ними). Топографія цих ознак показана на рис. 3 і 4. Цей комплекс ознак дозволяє впевнено ідентифікувати навіть уламковий матеріал.

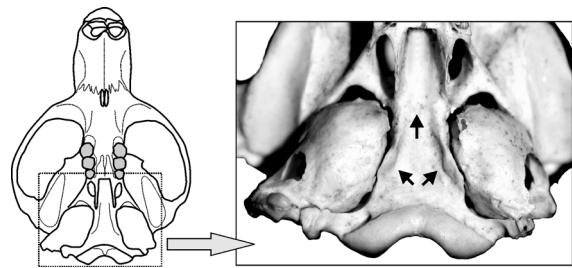


Рис. 4. Міжбарабанний простір у *Spalax*: глоткові горбки виразні, злам основи черепа відсутній.

Таблиця 4. Ключові морфологічні відмінності *Nannospalax* від *Spalax* (оригінальні дані та дані з [58, 70])*

Table 4. Key morphological differences between *Nannospalax* and *Spalax* (original data and after [58, 70])

Ознака	<i>Nannospalax</i>	<i>Spalax</i>
Отвори над потиличними виростками (близько потиличного отвору)	є отвори принаймні над одним або обома потиличними виростками	над потиличними виростками отворів не буває
Глоткові горбки (борти основи потиличної кістки між барабанами)	широко злиті в суцільну кістку, без поздовжнього заглиблення	у формі вузьких бічних гребенів із заглибленням між ними
Злам основи черепа (виразність зламу при основі потиличної кістки)	з виразним зломом на межі основної клиновидної і потиличної кісток	полога, без виразного зламу на міжбарабанному проміжку
Суглобовий гребінь і міжгребенева ямка (на мандибулі гребінь між вінцевим і альвеолярним відростками та обмежена ним западина)	вінцевий відросток не формує гострого гребеня до суглобового відростка, і ямка між трьома відростками відкрита вперед і назовні, не глибока	вінцевий відросток формує гострий гребінь, що йде до суглобовим відростком, завдяки чому формується глибока замкнена ямка
Довжина черепа кондилобазальна*	43,8 (35,7–51,4) мм	49,2 (39,3–56,5) мм
Довжина верхнього ряду кутніх зубів	7,8 (6,5–9,0) мм	8,2 (7,3–8,8) мм
Довжина верхньої діастеми	16,1 (12,5–20,5) мм	18,7 (14,2–23,2) мм
Довжина носових кісток	18,7 (14,9–24,4) мм	19,3 (15,8–22,7) мм
Довжина нижнього ряду кутніх зубів	7,4 (6,7–8,7) мм	7,6 (7,2–8,2) мм
Ширина нижнього різця	2,6 (1,8–3,3) мм	3,3 (3,0–3,8) мм

Примітка. * Порівняння метричних ознак обмежено парою видів *N. leucodon* та *S. zemni* (за вимірами з [58]).

Таблиця 5. Краніальні відмінності видів *Spalax*, поширених в Україні (оригінальні дані та за [58, 70])

Table 5. Cranial differences between *Spalax* species distributed in Ukraine (original data and after [58, 70])

Ознака	<i>S. graecus</i>	<i>S. arenarius</i>	<i>S. zemni</i>	<i>S. microphthalmus</i>
довжина черепа	53,0 (49,9–55,1) мм	51,0 (42,4–59,0) мм	49,2 (39,3–56,5) мм	49,8 (37,2–58,4) мм
знів:	рострум широкий, поступово звужується, клиновидний;	ростральний відділ сильно розширений, лопатовидний;	ростральний відділ у основі не широкий, клиновидний;	ростральний відділ поступово звужується, клиновидний;
днк:	довжина <i>nasale</i> перевищує спільну довжину лобних і тім'яних кісток;	довжина <i>nasale</i> менша спільної довжини лобних і тім'яних кісток;	довжина <i>nasale</i> значно менша спільної довжини лобних і тім'яних кісток;	довжина <i>nasale</i> перевищує спільну довжину лобних і тім'яних кісток;
зкнк:	задні кінці <i>nasale</i> загострені і утворюють вилчасте роздвоєння (унікальна ознака);	задні кінці <i>nasale</i> пригнуті і не утворюють вилчастого роздвоєння;	задні кінці <i>nasale</i> пригнуті і не утворюють вилчастого роздвоєння;	задні кінці <i>nasale</i> пригнуті, не роздвоєні, часто виступають за приносіві шви;
пниш:	лінії приносівих швів (рис. 5) прямі або формують дугу з вершиною, направленою назад, рідко вперед;	лінії лобно-носового і лобно-передщелепного швів утворюють дугу з вершиною, направленою вперед;	лінії лобно-носового і лобно-передщелепного швів утворюють дугу з вершиною, що направлена вперед;	лінії лобно-носового і лобно-передщелепного швів перпендикулярні до осі черепа, часто уступчасті;
вк:	приблизно рівний 45° за рахунок відхилення передніх країв вилиць різко вниз;	більший або рівний 45° за рахунок відхилення передніх країв вилиць різко вниз;	значно менший від 45°, оскільки передні краї вилиць майже не опущені вниз;	значно менший від 45°, оскільки передні краї вилиць майже не опущені вниз;
зош:	кут між лобно-тім'яним і лобно-вличним швами гострий або прямий;	кут між лобно-тім'яним і лобно-вличним швами гострий;	кут між лобно-тім'яним і лобно-вличним швами тупий або (рідше) прямий;	кут між лобно-тім'яним і лобно-вличним швами тупий;
фтік:	вузькі і видовжені, утворюють видовжений п'ятикутник з довгим переднім променем	вузькі, утворюють видовжений п'ятикутник з коротким переднім променем	звужені і короткі, утворюють майже правильну 5-променеву зірку	широкі і довгі, утворюють широку правильну 5-променеву зірку

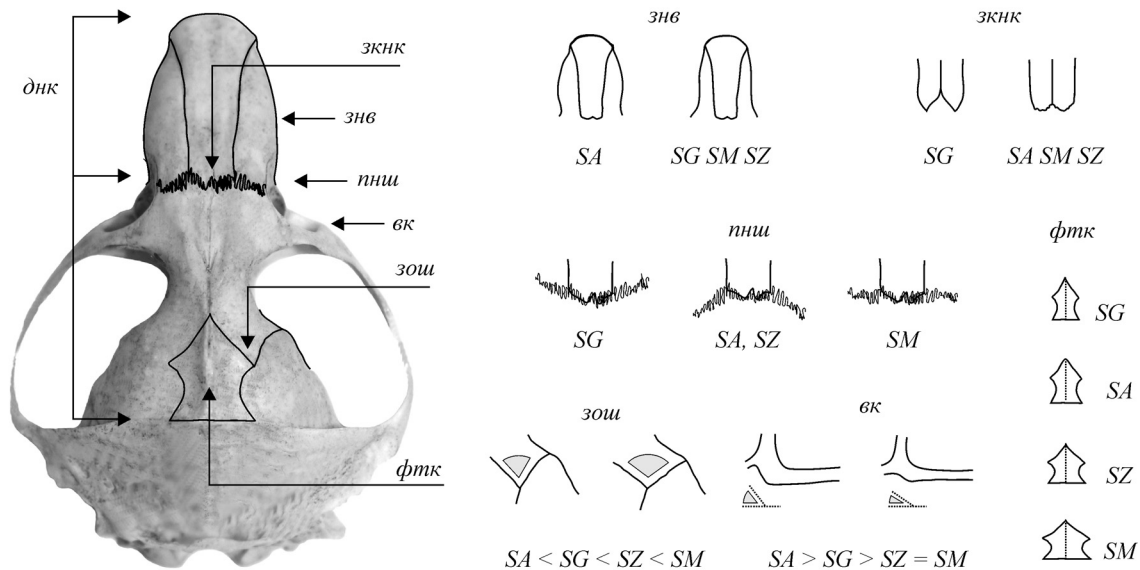


Рис. 5. Головні морфологічні структури черепа, за якими розрізняють види «звичайних» сліпаків (*Spalax s. str.*). Ліворуч — загальний вигляд черепа сліпака зверху з позначенням основних ознак: *вк* — вилічний кут (дивитися збоку), *днк* — довжина носових кісток, *зкнк* — задній край носових кісток, *знів* — здуття носового відділу, *зош* — заорбітальний шов, *пниш* — приносівий шов (лінія лобно-носового і лобно-передщелепного швів) (на фото: *S. arenarius* з робочої колекції авторів, без точних вихідних даних); праворуч — варіанти ознак у окремих видах: *SA* — *S. arenarius*, *SG* — *S. graecus*, *SM* — *S. microphthalmus*, *SZ* — *S. zemni*.

Дані щодо видових відмінностей «звичайних» сліпаків (види роду *Spalax s. str.*) узагальнено в табл. 5. Загалом до переліку провідних діагностичних ознак відносяться 7, у т. ч.: відносна довжина носових кісток, форма задніх країв носових кісток, морфологія «принососових» і заорбітального швів, «виличний кут» і форма тім'яних кісток. Очевидно, що існують певні закономірності у топографії і природі таких ознак.

Найбільша кількість міжвидових відмінностей пов'язана з рostrальним відділом черепа та його покривними кістками і швами між ними (рис. 5). Це дозволяє стверджувати, що функціонально навантажені структури (у т. ч. потиличний відділ, зубна система і область піднебіння) є мало інформативними при видовій діагностиці.

Характеристика східноєвропейських форм

Сучасні дослідники східноєвропейської (пострадянської) школи схильні розглядати сліпаків (*Spalacidae*) як представників двох родів – *Nannospalax* і *Spalax* [11, 18, 42, 58], натомість інші науковці розглядають усіх сліпаків як єдиний рід *Spalax* (*s. l.*) [84, 99]. Першим повнозгомом зведенням щодо цієї групи стала монографія Л. Мегеля [81], після якої найвизначнішим кроком у ревізії групи стала монографія В. Топачевського [58] з підсумками ревізії морфології сучасних і викопних форм. Результати цієї ревізії стверджено генетичними даними у працях Є. Ляпунової з кол. [80] та М. Воронцова з кол. [5].

Nannospalax leucodon – сліпак понтичний

Spalax typhlus leucodon Nordmann, 1840 (тип. loc.: Одеса). Поширені назви: *Spalax (Macrosalax) hungaricus* Nehring [60, 63]; *Spalax monticola* Nehring [36]; *Spalax leucodon* [26, 27, 32, 37, 65, 66, 68]; *Microsalax leucodon* [58]; *Nannospalax leucodon* [10, 16, 18, 19, 56]; сліпець угорський [60, 63]; сліпак понтичний [37]; сліпак середній [68]; сліпак малий [26, 27, 32]; сліпак гірський [66]; сліпак білозубий [16, 18, 19, 56] (тут відновлено українську назву виду, запропоновану О. Мигуліним [37]).

Сліпак понтичний – найбільш відокремлений вид сліпаків європейської фауни. Описаний як підвидова форма сліпака звичайного під назвою *Spalax typhlus leucodon* 1840 р. Як окремий вид визнається вже у перших оглядах фауни України [36, 63], проте стабілізація поглядів на номенклатуру і поширення відбулася лише після праці Є. Решетник [47]. Подальші дослідження показали родовий рівень його відокремленості від інших сліпаків [9, 58] з еволюцією родової назви у напрямку *Spalax* → *Microsalax* → *Nannospalax* (табл. 2). Зі складу цього виду на підставі морфологічних і каріологічних даних виокремлено закавказько-малоазійську форму *nehringi* Satunin [40, 58], яку раніше розглядали у складі *N. leucodon* [9, 39, 81]. Відмінності *Nannospalax* від *Spalax (s. str.)* показано на рис. 4 і описано в табл. 4.

У межах фауни Східної Європи вид мономорфний, однак за її межами спостерігається значний ступінь цитогенетичної диференціації¹. М. Воронцов та Е. Ляпунова пов'язують таку мінливість із сейсмічною активністю регіонів [97].

У той же час погляди на однорідність східноєвропейської популяції неоднозначні, оскільки її мінливість та межі із суміжними видами по суті майже не досліджені. Так, В. Топачевський [58] визначав ареал *N. leucodon* простягнутим на північний схід (у бік *S. zemni*) до Південного Бугу, проте досліджені нами черепи сліпаків з Веселинського району Миколаївської обл. (leg. К. Редінов) і Комінтернівського р-ну Одещини (кол. ННПМ) за будовою потиличного відділу ідентичні до опису, наведеного В. Топачевським [58] для *S. zemni*. Це дозволяє говорити про неточність твердження про те, що географічні межі між цими видами (родами!) визначаються руслом Бугу [59]. Однозначними межі ареалу сліпака понтичного є лише у Молдові і на Буковині, де його поширення обмежено межиріччям Прута і Дністра (Прут відділяє цей вид сліпаків від *S. graecus*, а Дністер – від *S. zemni*) [56, 68, 69].

Spalax arenarius – сліпак піщаний

Spalax polonicus arenarius Reshetnik, 1939 (тип. loc.: Херсонська обл., Гола Пристань). Поширені назви: *Spalax zemni arenarius* [48]; *Spalax arenarius* [16, 18, 19, 38, 58]; сліпак піщаний [16, 18, 19].

Сліпак піщаний виділений зі складу *S. zemni* («*polonicus*») як його підвид лише 1939 р. завдяки дослідженням Є. Решетник [47, 48], а видовий ранг визнано С. Огньовим [38, 39] і докладно обгрунтовано В. Топачевським [58]. Вид ізольований від сліпака подільського річищем Дніпра, а від *S. microphthalmus* – зоною напівпустель (Асканійські степи). Завдяки цьому він є найбільш обмежено поширеним серед усіх сліпаків (і, очевидно, усіх європейських ссавців), і загальна площа його ареалу, за нашими оцінками, не перевищує 3 тис. км² (для порівняння, у *S. zemni* – 166 тис., у *S. microphthalmus* – 580 тис.).

В. Топачевський [58] показав, що за морфологічними особливостями сліпак піщаний (*S. arenarius*) відрізняється від *S. zemni* та *S. microphthalmus*, з якими його часто об'єднували (див. табл. 2), за тим самим набором ознак, який відрізняє сліпака гігантського від інших видів. Виходячи з цього, вид розглядається як дериват *S. giganteus*, поширеного у Прикаспії, Заволжі і на південному Уралі (ці ізоляти тепер нерідко розглядають як окремі види [43]). За каріотипом цей вид не відрізняється ні від *S. giganteus*, ні від *S. zemni* (див. також опис *S. microphthalmus*).

¹ Припускається, що *N. leucodon* у сучасному його розумінні є надвидом, який включає низку напіввидів, що диференційовані за хромосомними числами, у т. ч. *leucodon (s. str.)*, *made-donicus*, *strumiciensis*, *epiroticus*, *turcicus*, *montanoserbicus*, *martinoi* [89, 93], і ця точка зору вартує уваги [43].

Подібність у поширенні демонструють інші групи гризунів, відомі в Україні тільки з міжріччя Дніпра і Молочної: ізольовані підвиди (але не види) формують кандибка (*Scirtopoda telum falzfeini*) [50], мишак степовий (*Sylvaemus wytherbyi falzfeini*)¹ [23], гуртова полівка (*Microtus socialis nikolajevi*). У той же час останні два види відомі також з Криму [13], сліпак же у Крим не потрапляє, і його ареал обмежений вузькою смугою нижньодніпровських піщаних арен [51].

***Spalax graecus* – сліпак буковинський**

Spalax graecus Nehring, 1898 (тип. лос.: в оригіналі не вказано; Чернівці; уточн. за: [93]; правобережна частина; уточн. тут). Поширені назви: *Spalax graecus* [16, 18, 19, 39, 52, 58, 66, 68, 70]; *Spalax microphthalmus zemni* [65]; сліпак грецький [18, 68, 70]; сліпак буковинський [16, 19, 52, 66].

Сліпак буковинський у давніх працях, зокрема у О. Корнеєва [26, 27] і К. Татарінова [55], не визнавали (вкл. до *S. zemni*), і навіть після визнання його описи були вкрай заплутаними (напр., [67]). Зміни сталися лише після досліджень К. Янголенко [70], яка змогла розплутати надзвичайно складну таксономічну історію і відтворити ареал виду. Підвид *S. g. istricus* Mehely, 1909, поширений на південь від Карпат, інколи розглядають як незалежний від *S. graecus* вид [77, 99].

Буковинський сліпак з території України відомий тільки з правобережжя р. Прут (у межах Чернівецької обл.), і ця ріка є межею, яка відокремлює його від *N. leucodon* [56, 70]. Ареал *S. graecus* в межах України, за нашими підрахунками, складає до 4 тис. км². За каріотипом вид не відрізняється від *S. zemni* (див. табл. 3), проте між ними знаходяться ареал сліпака понтичного і два потужних річища – Прута і Дністра.

Можна припустити, що *S. graecus* є дериватом сліпака подільського, збереженого в умовах ізоляції у передгірних лучностепових угрупованнях. Поширення їхнього правиду могло бути пов'язано з верхів'ями Дністра і Прута у період до заліснення Карпат у голоцені. За В. Топачевським [58], цей вид є найменш спеціалізованим видом з групи «*microphthalmus*», що зберігає низку примітивних ознак, подібних до ознак групи «*giganteus*», а з видів своєї групи є найбільш близьким до пліоценового *S. minor* (с. 231).

***Spalax zemni* – сліпак подільський**

Glis zemni Erxleben, 1777 (тип. лос.: «Поділля»; окол. м. Кременець Тернопільської обл., уточн. за: [14]). Поширені назви: *Spalax microphthalmicus* [60]; *Spalax podolicus* Pennant [27, 37, 55]; *Spalax zemni* [14, 16, 18, 19, 26, 39]; *Spalax polonicus* Mehely [27, 55, 58]; сліпець звичайний, або зінське щеня [60, 63]; сліпак подільський [16, 18, 19, 26, 27, 37, 55].

¹ Таксон описано як «*Apodemus (Sylvaemus) falzfeini*» [35], який лише згодом синонімізовано з низкою кавказьких, малоазійських і передньоазійських форм *Sylvaemus* [23].

Сліпак подільський – аловид сліпака звичайного, видовий рівень відокремленості яких визнають з середини ХХ ст. [37–39]. Таксономічна історія цього виду доволі складна (див. табл. 2). У В. Храевича [60] та І. Громова [9] цей вид розглядають у складі *S. microphthalmus*, у І. Шнаревича [65] – як *S. m. zemni*, який, судячи з географії знахідок, включає також *S. graecus*. У інших працях вид визнають, проте під різними назвами: у О. Мигуліна [37], К. Татарінова [55]² і О. Корнеєва [27] – як *S. podolicus*, у В. Топачевського [58]) та І. Громова і М. Србаєвої [11] – як *S. polonicus*, у С. Решетник [48], О. Корнеєва [26] та І. Загороднюка [14, 16, 18] – як *S. zemni*. Остання назва прийнята у сучасних оглядах [99].

Видова самостійність *S. zemni* від *S. microphthalmus* обґрунтована у працях Є. Решетник [47, 48] і С. Огньова [38, 39]. Останній дослідник звернув увагу на особливості краніології і забарвлення цього виду, а також на унікальну морфологію статевої кістки (*baculum*), що як додатковий аргумент надалі використав В. Топачевський [58]. Про відокремленість *S. zemni* свідчить також число хромосом: $2n = 62$ проти $2n = 60$ у *S. microphthalmus* [80]. Щоправда, за цією ознакою *S. zemni* не відмінний від інших *Spalax*: *S. graecus*, *S. arenarius*, *S. giganteus* (див. табл. 3).

Подільський сліпак займає одне з центральних місць в біогеографічній структурі роду, маючи межі поширення відразу з 3–4 іншими видами сліпаків, частину яких в різних працях почергово об'єднували з ним в один вид (*S. microphthalmus*, *S. graecus*, *S. arenarius*). Про складні ареалогічні стосунки з *N. leucodon* сказано вище.

За останнє століття цей вид дуже скоротив область свого поширення. За останнє століття вид зник у Польщі [90] і на більшій частині заходу України [55], проте причорноморська популяція виглядає стабільною і чисельною (В. Лобков, особ. повід.). Існує певна аналогія у поширенні та динаміці меж ареалів (скорочення) подільського сліпака і поширених на Поділлі ховрахів – *Spermophilus citellus* та *S. odessanus*. Останній з них, подібно до *S. zemni*, мав значне поширення на Розточчі та Волино-Поділлі, однак скоротив ареал з заходу разом з іншими видами степового фауністичного ядра [15] і зберігає стабільні популяції лише на півдні свого ареалу.

***Spalax microphthalmus* – сліпак звичайний**

Spalax microphthalmus Gldenstaedt, 1770 (тип. лос.: Воронізька обл., Новохоперський р-н, Задонський степ). Поширені назви: *Spalax (Macrospalax) microphthalmus* (= *typhlus* Pall.) [63]; *Spalax (Macrospalax) microphthalmus* [37]; *Spalax microphthalmus* [16, 18, 19, 27, 32, 58]; сліпець звичайний, або зінське щеня [63]; сліпак звичайний (зінське щеня) [37]; сліпак звичайний [16, 18, 19, 26, 27, 32].

² За К. Татаріновим [55], у обсяг виду «*S. podolicus*» входить також визнаний тут вид *S. graecus*.

Сліпак звичайний – один з центральних видів роду, з яким порівнюють усіх інших сліпаків нашої фауни [58], і зі складу якого виокремлювали більшість інших видів. Тривалий час розглядався в широких межах, із включенням до нього *S. arenarius*, *S. zemni* та *S. graecus* або одного чи двох з них [9, 26, 27, 37, 60, 65]. У сучасному розумінні вид визнаний, починаючи з праць Є. Решетник [48] і С. Огньова [39], а стало – тільки після ревізії групи В. Топачевським [58] і подальшої серії порівняльно-генетичних досліджень, проведених в лабораторії проф. М. Воронцова [5, 33, 79, 80]. Зокрема, за числом хромосом цей вид є найбільш відокремленим і має $2n = 60$ проти $2n = 62$ у всіх інших форм роду *Spalax*.

У сучасному розумінні його обсягу цей вид є найбільш поширеним, і загальна площа його ареалу сягає 580 тис. км². Вид займає весь сегмент родового ареалу від Дніпра до Волги і відокремлений від *S. zemni* Дніпром, від *S. arenarius* – зоною напівпустель Присивашся, від *S. giganteus* – напівпустелями Прикаспійської низовини і Кума-Маницькою западиною (див. рис. 2). У той же час деталі поширення виду у Підкавказзі й Приазов'ї, як і статус його південних популяцій, дотепер не з'ясовані. Серед актуальних питань подальших досліджень цього виду можна відзначити два:

1) таксономічний статус південних форм «звичайного» сліпака, які провізорно можуть бути позначені як *S. m. typhlus* (типове місцезнаходження з «південної Росії» звужено до «степів Приазов'я» [14]). Статус підкавказьких форм має бути уточнений з огляду на можливість знахідок тут *S. ex gr. giganteus–arenarius*, і принаймні описи каріотипів зі Ставропілля [12] нами ідентифіковані як належні до групи «*giganteus*»;

2) особливості поширення виду на півдні ареалу не вивчені. Наразі з'ясовано, що вид не проникає у приморські райони не тільки в Присивашші, де проходить південно-західна межа його ареалу і могла існувати зона контакту з *S. arenarius* (див. рис. 2), але й у Північному Приазов'ї, де його ареал без видимих причин не досягає надмор'я (вид відомий тут з «Кам'яних Могил» і району «Хомутовського степу» [22, 57]).

Подібний до сліпаків рівень диференціації на ліво- і правобережні форми демонструють ховрахи групи *Spermophilus suslicus* (*s. l.*), з котрих ховрах подільський має $2n = 36$, а лівобережний – $2n = 34$ [24]. Подібну диференціацію популяцій на ліво- і правобережні аловиди описано для лісових мишей [6] і, певною мірою, для лісової і донської мишівок [21]. Як відомо, дніпровський басейн виступав зоною розколу багатьох пар близьких видів внаслідок розділення ареалів вихідних форм дніпровським зледенінням [20]. За аналогією з сірим і крапчастим ховрахами, можна припустити, що *S. microphthalmus* не тільки відділений Дніпром від *zemni*, але й може мати зону розколу за руслом Дінця і Дону (див. далі).

Обговорення

Розглянемо три аспекти мінливості сліпаків, які можуть розглядатися у якості факторів формування і підтримання високого рівня таксономічної різномірності: мінливість каріотипу, екоморфологічну та просторову диференціацію.

Каріотипна мінливість у сліпаків виявляється доволі високою, хоча, як зазначено вище, 4 види з 5 наявних у регіоні (всі, крім *S. microphthalmus*) мають стабільні каріотипи, принаймні на рівні вибірок з регіону. Загалом цей результат є очікуваним з огляду на концепцію М. Воронцова і Є. Ляпунової [4, 97] щодо стабільності каріотипів у сейсмічно спокійних регіонах, до яких відносяться і східноєвропейська рівнина. Всі види з найбільшим для Spalacidae числом хромосом ($2n = 62$), а таких більшість у фауни Європи (*graecus*, *zemni*, *arenarius*, *giganteus*), характеризуються стабільним і однаковим каріотипом.

Звертає на себе увагу факт популяційної мінливості каріотипу у обох наявних у фауни регіону видів з $2n > 62$: у *N. leucodon* та *S. microphthalmus*. Перший вид є дуже мінливим за хромосомними числами на Балканах, проте його дослідження в регіоні обмежені кількома зразками з двох місцезнаходжень, і відома на сьогодні стабільність його каріотипу може бути помилковою.

Другий вид (*S. microphthalmus*) має мінливість морфології хромосом при постійній їх кількості ($2n = 60$), проте принаймні у частині випадків ця мінливість може бути віднесена на рахунок відмінностей у інтерпретації даних.

А. Пузаченко та І. Баклушинська [46] відмічають, що ними фактично вперше ідентифіковано статеві хромосоми, що означає штучно створену мінливість морфології (*M/Sm/St*) статевих хромосом у працях попередників. Окрім того, щонайменше 13 пар аутосом у цього виду є *St*-центриками, і при сильній спіралізації хромосом (що характерно для давніх публікацій) ці аутосоми можуть бути прийняті за акроцентричні, що законірно вплине на визначення (зниження) основного числа (*NF*). Можливо, саме з цим пов'язана географічна мінливість каріотипу, яка впливає з порівняння описів хромосом *S. microphthalmus* із Самарської Луки (*NF* = 82, 1 екз. з с. Бахілово), представлених у праці А. Беляніна з кол. [1] і цитованій пізнішій публікації [46]¹.

Зокрема, заслуговує уваги опис поліморфізму *S. microphthalmus* за першою парою аутосом, яка у частини особин має акроцентричний морфотип, що сформувався внаслідок серії перебудов [46]. Така мінливість присутня в популяції зі Стрільцівського степу (Луганщина), Стрілецького степу і Козацького степу (Курщина) [46].

¹ Додатковим джерелом збільшення «мінливості» залишаються помилки у інтерпретації та наведенні *NF* (всі хромосоми) та *NF_a* (тільки аутосоми). Така ситуація, зокрема, добре видна при аналізі баз даних (напр., [75]).

Таблиця 6. Порівняння видів сліпаків за двома провідними екоморфологічними ознаками (довжина верхнього ряду кутніх зубів та конділярна довжина нижньої щелепи) на підставі розрахунку співвідношення Хатчінсона*

Table 6. Comparison of the upper molar length and mandible length using Hutchinson ratio (*HR*) in mole-rat species

Вид	Довжина М ¹³	Мандибула	<i>graecus</i>	<i>zemni</i>	<i>leucodon</i>	<i>arenarius</i>	<i>microph.</i>
<i>graecus</i>	8,5 (8,1–9,0)	35,2 (33,9–39,1)	—	1,04	1,09	1,02	1,04
<i>zemni</i>	8,2 (7,3–8,8)	33,1 (31,2–37,2)	1,06	—	1,05	1,06	1,00
<i>leucodon</i>	7,8 (6,5–9,0)	28,7 (23,8–35,5)	1,23	1,15	—	1,12	1,05
<i>arenarius</i>	8,7 (8,3–8,9)	36,2 (31,8–39,0)	1,03	1,09	1,26	—	1,06
<i>microphthalmus</i>	8,2 (7,3–9,0)	33,0 (24,2–40,1)	1,07	1,00	1,15	1,10	—

Примітка. Для порівнянь використано дані з огляду В. Топачевського [58]. Верхня матриця порівнянь стосується довжини кутніх зубів, нижній трикутник стосується довжини мандибули. Масним виділено $HR > 1,10$.

У описах каріотипу «звичайних» сліпаків з Нижнього Дону (Батайський р-н Ростовщини) [31] така мінливість не відмічена, а інші популяції не досліджені. У кожному разі така складна перебудова хромосом (принаймні три різні хромосомні мутації в одному гомологу) навряд чи могла виникнути в одній популяції і, на нашу думку, може розглядатися як результат гібридизації двох різних хромосомних рас.

Отже, дані щодо мінливості каріотипу дозволяють припустити щонайменше підвидовий рівень диференціації *S. microphthalmus* у сучасному розумінні його обсягу, відомі поліморфні популяції якого можуть бути результатом гібридизації цитогенетично диференційованих південно-східних (придніпровських і приазовських) і західних (поволзьких) популяцій.

Екоморфологічні порівняння. Оцінку міжвидових взаємодій в гільдії проводять за розподілом екоморфологічних ознак. Такі ознаки звичайно порівнюють за співвідношенням Хатчінсона [76], критичним мінімальним рівнем схожості видів за яким є $HR = 1,26$. Порівняння видів проведено за двома метричними ознаками: довжиною верхнього ряду кутніх зубів і конділярною довжиною нижньої щелепи (табл. 6).

Як показують розрахунки, у жодному випадку HR не перевищує величину «1,26», і лише в одному випадку види досягають її (пара *leucodon* – *arenarius* за довжиною мандибули). Беручи до уваги, що у близьких видів і двійників ссавців $HR = 1,10$ [21], відмінності можна вважати суттєвими, якщо вони перевищують цю величину.

Відмінності за вимірами мандибули є більшими порівняно з відмінностями видів за довжиною зубного ряду: у середньому $HR = 1,11$ проти 1,05. Поясненням цього може бути більше функціональне навантаження на мандибулу, яка бере участь у ритті, як при спорудженні підземних ходів, так і при харчодобувній діяльності¹.

Найбільш «дозволеними» з екоморфологічної точки зору (табл. 6) можна вважати такі три пари видів: *graecus* + *leucodon* ($HR = 1,23$), *leucodon* + *zemni* ($HR = 1,15$), *leucodon* + *arenarius* ($HR = 1,26$).

¹ Всі види сліпаків є алопатричними, і такі відмінності можуть бути пов'язані з відмінностями у щільності ґрунтів.

Фактичні взаємодії з урахуванням біогеографічних бар'єрів між окремими парами видів є лише у парі *leucodon* + *zemni* (у Причорномор'ї) та у парі *graecus* + *leucodon* (у Румунії).

Проте, найбільш цікавим є порівняння пари *leucodon* + *arenarius*. Наразі ці види ізольовані не тільки Дніпром, але й ареалом *S. zemni*. У зв'язку з цим важливими є давні згадки про поширення *N. leucodon* у Херсонських степах [37, 63] і погляди на зміни русла Дніпра в історичні часи, завдяки яким територія, де мешкає тепер *S. arenarius*, відносилася до правобережжя [45].

Просторова диференціація. Як відомо, конкуренція проявляється в межах гільдій, і, як правило, про неї свідчать не так факти, як механізми її уникнення [3]. Для всіх сліпаків характерна суво́ра алопатрія (див. рис. 2), і у кожній місцевості присутній лише один вид. Поясненням цього є, насамперед, вузькість їхньої просторової ніші (горизонт ґрунту 0,5–1,0 м) та односпрямовані адаптації до риття. Оцінки екоморфологічної схожості видів (див. табл. 6) засвідчують, що симпатрія у сліпаків неможлива, хоча у інших близьких видів ссавців симпатрія має місце і при більших рівнях подібності [21]. Подібність просторових ніш землеріїв унеможливує більш тонку, ніж географічна, диференціацію видів.

Важливо звернути увагу на біогеографічні кореляції з іншими диференційованими групами степових гризунів, зокрема *Spermophilus*. Ховрахи представлені 4 аловидами, межі між якими визначаються переважно річками [17, 49]. При подібній до сліпаків структурі просторово-таксономічної диференціації однією з відмінностей ховрахів є наявність у них «південного» виду (*S. pygmaeus*), поширеного на схід від Дніпра і на південь від Дінця (і далі до Казахстану). У сліпаків такого поділу немає, проте можна припустити підвидовий статус типових північних і приазовських (*S. t. typhlus*) форм, розділених Дінцем.

Варто також відзначити, що Кума-Маницька западина [61] є межею ареалів багатьох степових звірів, і підкавказькі «звичайні» сліпаки можуть відноситися до окремого виду, на нашу думку, з групи «giganteus» (див. рис. 2). Окрім того, просторові взаємини у парі *leucodon* + *zemni* подібні до ховрахової пари *citellus* + *podolicus*.

Ніша землерийв. Всі види сліпаків (і загалом гризунів землерийв) є дуже подібними за екоморфологічними ознаками. У сліпаків, як показано вище, міжвидові відмінності проявляються лише у «тонких» деталях краніальної морфології, і фактично всі суміжні пари видів не долають мінімально допустимий для симпатрії рівень подібності. Фактично це свідчить про збіг широти родової (як життєвої форми) і видової ніш. Власне, завдяки цьому в кожному конкретному місцезнаходженні мешкає лише один вид Spalacidae.

Регуляція цього фактично одномірного розподілу досягається тим, що кожний вид зайняв практично всю доступну йому міжрічкову рівнину. Не можна виключати, що у певні періоди своєї історії окремі пари видів зустрічалися в одному просторі, проте наразі такі ситуації нам не відомі. Винятком може бути зона контакту *N. leucodon* і *S. zemni* на півночі і сході Одещини, проте наявні дані недостатні для аналізу цієї ситуації, і у кожному разі мова йтиме про взаємини видів, які представляють різні роди і мають критично допустимий рівень подібності (табл. 6).

У зв'язку з цим надзвичайно цікавим є зауваження наших колег [74, 78] щодо взаємин маргінально симпатричних видів *Nannospalax nehringi* та *Ellobius lutescens* у східній Туреччині. На думку цитованих авторів, ареал сліпушка сформувався під впливом конкурентного виключення сліпушка більшим землерийвом – сліпаком Нерінга. Аналогічну закономірність можна спостерігати в Україні, порівнюючи ареали сліпаків і сліпушка.

Подяка. Дослідження проведено в рамках науково-дослідної теми «Раритетна фауна Сходу України» (І. Загороднюк) і теми «Поширення і морфологічна мінливість гризунів-землерийв (*Spalax* та *Ellobius*) Лівобережної України» (М. Коробченко). Дякуємо керівникові цього дослідження проф. І. Ємельянову (Національний науково-природничий музей НАН України) за участь у обговоренні отриманих результатів. Дякуємо О. Дроботун, С. Зайці, М. Колесникову, О. Кондратенку, В. Лобкову, К. Редінову за надані для аналізу зразки, а також О. Годлевській, Я. Зима, О. Єрмакову, Н. Новиченко та І. Скільському за допомогу у пошуку важкодоступних першоджерел.

Висновки

1) Упродовж 230-річної таксономічної історії кількість нових таксонів сліпаків, описаних зі Східної Європи, досягла 10, і кількість визнаних у фауні регіону видів збільшилася до 6 видів двох родів. Одним з подальших таксономічних поділів може бути подрібнення *S. microphthalmus* на типову і південну (*typhlus*) форми та зміна поглядів на обсяг цього виду і *S. giganteus*.

2) Всі види сліпаків є алопатричними, при цьому лише у частині випадків межі їх поширення визначаються гідрографічними координатами. В одному випадку (два види двох різних родів) припускається маргінальна симпатрія, якій сприяє відсутність біогеографічних бар'єрів. Алопатрія видів посилена фрагментацією ареалів і скороченням чисельності популяцій.

3) Морфологічні відмінності між видами загалом пропорційні рівням їхньої таксономічної диференціації. Диференціація близьких видів роду *Spalax* стосується переважно функціонально неанатомічних структур черепа, насамперед форми покривних кісток і міжкісткових швів роstralного відділу і даху черепа.

4) Всі види вкрай близькими за морфологією, і вузькість еконіш визначає те, що у кожній місцевості живе лише один вид родини. Фактично у сліпаків має місце збіг широти родової (як життєвої форми) і видової ніш. Порівняння видів за екоморфологічними ознаками засвідчує можливість симпатрії лише для пар, сформованих видами різних родів.

1. Беянин А. Н., Беянин В. Н., Нестеров А. Ю. Кариотипы некоторых видов грызунов из Самарской Луки // Физиологическая и популяционная экология животных. – Саратов: Саратовский ун-т, 1976. – Вып. 3 (5). – С. 53–57.
2. Беме Л. Б. Краткий очерк экологии, распространения, экономического значения и мер борьбы со слепцом // Известия Северо-Кавказской краевой станции защиты растений. – 1931. – № 6–7. – С. 227–238.
3. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Влияние конкуренции на структуру сообществ // Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяция и сообщества. – Москва: Мир, 1989. – Том 2. – С. 211–248.
4. Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А. Широкая изменчивость хромосом и вспышки хромосомного видообразования в сейсмически активных районах // Доклады АН СССР. – 1984. – Том 277, № 1. – С. 214–218.
5. Воронцов Н. Н., Мартынова Л. Я., Фомичева И. И. Электрофоретическое сравнение белков крови слепышовых фауны СССР (Spalacidae, Rodentia) // Зоологический журнал. – 1977. – Том 56, вып. 8. – С. 1207–1215.
6. Гацук С., Хуффер С., Маклюк Ю. та ін. О видовом разнообразии мышшей рода *Sylviaetus* в Украине // Раритетна теріофауна та її охорона. – Луганськ, 2008. – С. 80–92. – (Праці Теріологічної школи. Вип. 9).
7. Гентнер В. Г. О некоторых особенностях распространения млекопитающих в Европейской части Советского Союза // Symposium Theriologicum II (Brno, 1971). – Praha: Academia, 1974. – С. 93–97.
8. Гизенко А. И. О численности песчаного слепыша и емуранчика на Украине // Вестник зоологии. – 1985. – № 1. – С. 84–85.
9. Громов И. М. Отряд Rodentia — Грызуны // Млекопитающие фауны СССР / Под ред. И. И. Соколова. – Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1963. – Часть 1. – С. 244–638.
10. Громов И. М., Баранова Г. И. (ред.). Каталог млекопитающих СССР (плиоцен–современность). – Ленинград: Наука, 1981. – 456 с.
11. Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. – Санкт-Петербург, 1995. – 468 с.
12. Дзюев Р. И., Шогенов А. Л. Кариотипическая характеристика *Spalax microphthalmus* на Центральном Кавказе // Теріофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Теріологического общества). – Москва, 2003. – С. 112–113.
13. Дулицкий А. И. Биоразнообразие Крыма. Млекопитающие: история, состояние, охрана, перспективы. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – 208 с.

14. Загороднюк И. В. Обзор рецентных таксонов Muroidea (Mammalia), описанных с территории Украины (1777–1990) // Вестник зоологии. – 1992. – Том 26, № 2. – С. 39–48.
15. Загороднюк И. В. Степове фауністичне ядро Східної Європи: його структура та перспективи збереження // Доповіді НАН України. – 1999а. – № 5. – С. 203–210.
16. Загороднюк И. Контрольний список теріофауни України // Свавці України під охороною Бернської конвенції. – Київ, 1999б. – С. 202–210. – (Праці Теріологічної школи. Вип. 2).
17. Загороднюк И. В. Транзитивные таксономические системы и их структура у сусликов (*Spermophilus*) // Доповіді НАН України. – 2002а. – № 9 – С. 185–191.
18. Загороднюк И. В. Польовий визначник дрібних свавців України. – Київ, 2002б. – 60 с. – (Праці Теріологічної школи. Вип. 5).
19. Загороднюк И. Наземні хребетні України та їх охоронні категорії. – Ужгород: Ліра, 2004. – 48 с.
20. Загороднюк И. Біогеографія криптичних видів свавців Східної Європи // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2005. – Вип. 17. – С. 5–27.
21. Загороднюк И. Аловиди гризунів групи *Sicista «betulina»*: просторові взаємини з огляду на концепцію лімітувальної схожості // Вісник Дніпропетровського університету. Серія: Біологія. Екологія. – 2007 а. – Вип. 15, том 1. – С. 45–53.
22. Загороднюк И. Дрібні свавці заповідника «Кам'яні Могили»: аналіз складу фауни та історичних змін угруповань // Вісник Львівського університету. Серія Біологічна. – 2007 б. – Вип. 44. – С. 71–79.
23. Загороднюк И. В., Боесков Г. Г., Зыков А. Е. Изменчивость и таксономических статус степных форм мышей рода *Sylvaeetus (falzfeini – fulvirectus – hermonensis – arianus)* // Вестник зоологии. – 1997 а. – Том 31, вып. 5–6. – С. 45–56.
24. Загороднюк И. В., Федорченко А. А. Аллопатрические виды грызунов группы *Spermophilus suslicus* (Mammalia) // Вестник зоологии. – 1995. – Том 29, № 5–6. – С. 49–58.
25. Кесслер К. Ф. Животные млекопитающія // Тр. Комиссии... для описания губерний Киевского учебного округа – Киевской, Волынской, Подольской, Полтавской, Черниговской. – Киев, 1851. – 88 с. – (Естественная история губерний Киевского учебного округа. Т. 1: Зоология).
26. Корнєєв О. П. Визначник звірів УРСР. – Київ: Радянська школа, 1952. – 216 с.
27. Корнєєв О. П. Визначник звірів УРСР. Видання друге. – Київ: Радянська школа, 1965. – 236 с.
28. Коробченко М. Грунтовіносна діяльність свавців-землерій фауни України і можливість визначення видів за слідами життєдіяльності // Молодь і поступ біології: Матеріали IV Міжнар. наук. конф. – Львів, 2008. – С. 259–260.
29. Коробченко М. Землерій як життєва форма свавців: аналіз фауни України // Фундаментальні та прикладні дослідження в біології: Мат-ли I Міжнародної конференції молодих учених. – Донецьк: Вебер, 2009. – Том 1. – С. 192–194.
30. Кузнецов Б. А. О некоторых закономерностях распространения млекопитающих по Европейской части СССР // Зоологический журнал. – 1936. – Том 15, вып. 1. – С. 96–127.
31. Ляпунова Е. А. Видообразование и филогения некоторых видов млекопитающих на основе молекулярно-генетических подходов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук (специальность 03.00.15 – генетика). – Москва: Институт биологии развития РАН, 2002. – 60 с.
32. Маркевич О. П., Татарко К. І. Російсько-українсько-латинський зоологічний словник: термінологія і номенклатура. – Київ: Наукова думка, 1983. – 412 с.
33. Мартынова Л. Я. Сравнительная генетика и границы видов двух групп роющих млекопитающих: слепышей и цокоров (*Spalacidae* и *Myospalacinae*, *Rodentia*): Дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1977. – 185 с.
34. Мартынова Л. Я., Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А. Кариологическая дифференциация слепышовых (*Rodentia*, *Spalacinae*) // Систематика и цитогенетика млекопитающих: Материалы Всесоюзного симпозиума. – Москва: Наука, 1975. – С. 12–13.
35. Межжерин С. В., Загороднюк И. В. Новый вид мышей рода *Apodemus* (*Rodentia*, *Muridae*) // Вестник зоологии. – 1989. – Том 23, № 4. – С. 55–59.
36. Мигулин А. А. Обзор грызунов Украины. *Conspectus glirium Ucrainaе* // Захист рослин. – Харьков: Вид-во Центр. СТАЗРА, 1928. – С. 72–87.
37. Мигулін О. О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). – Київ: Вид-во АН УРСР, 1938. – 426 с.
38. Огнев С. И. Систематические соотношения и проблема взаимного родства различных форм слепышей // Бюллетень МОИП. – 1940. – Том 49, № 2. – С. 33–41.
39. Огнев С. И. Семейство *Spalacidae* – слепыши // Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. – Москва, Ленинград: Изд-во АН СССР, 1947. – Том 5. – С. 558–641.
40. Орлов В. Н. О видовой самостоятельности слепыша Неринга, *Spalax nehringi* (Sat.) // Материалы ко II Всесоюзному совещанию по млекопитающим. – Новосибирск, 1969. – С. 94–95.
41. Орлов В. Н. Кариосистематика млекопитающих. – Москва: Наука, 1974. – 208 с.
42. Павлино И. Я., Россолмо О. Л. Систематика млекопитающих СССР. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1987. – 285 с. – (Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Том 25).
43. Павлинов И. Я., Яхонтов Е. Л., Агаджанян А. К. Млекопитающие Евразии. I. *Rodentia*: систематико-географический справочник // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. – 1995. – Том 32. – 240 с.
44. Парникова И. Ю., Годлевская Е. В., Шевченко М. С., Иноземцева Д. М. Фауна Украины: охранные категории (справочник). – Киев, 2005. – 60 с.
45. Підолішко І. Г. Нові дані проти теорії про імперитність р. Дніпра // Четвертинний період. – 1936. – Вип. 11. – С. 75–83.
46. Пузаченко А. Ю., Баклушинская И. Ю. Хромосомный полиморфизм у обыкновенного слепыша, *Spalax microphthalmus* (*Rodentia*, *Spalacidae*), по результатам дифференциальной окрашивания // Генетика. – 1997. – Том 33, № 6. – С. 817–821.
47. Решетник Є. Г. До систематики і географічного поширення сліпаків (*Spalacidae*) в УРСР // Збірник праць Зоологічного музею. – Київ, 1939. – № 23. – С. 3–21.
48. Решетник Є. Г. Матеріали до вивчення систематики, географічного поширення та екології сліпаків (*Spalacinae*) УРСР // Збірник праць Зоологічного музею. – Київ, 1941. – № 24. – С. 23–95.
49. Решетник Є. Г. Систематика і географічне поширення ховрахів (*Citellus*) в УРСР // Труды Института зоологии АН УРСР. – Київ, 1948. – Том 1. – С. 84–113.
50. Селюнина З. В. Тушканчиковые грызуны (*Dipodoidea*) региона Черноморского заповедника // Заповідна справа в Україні. – 1995. – Том 1. – С. 23–28.
51. Селюнина З. В. Сучасна чисельність сліпака піщаного, *Spalax arenarius* Reshetnik // Знахідки тварин Червоної книги України / За ред. Г. В. Фесенка. – Київ: Інститут зоол. НАН України, 2008. – С. 338–340.
52. Скільський І. В., Мелещук Л. І., Тащук М. В. Свавці південно-східної частини Буковинського Передкарпаття // Сучасний музей. Наукова й експозиційна діяльність. – Чернівці: ДрукАрт, 2008. – С. 52–67.
53. Соколов В. Е. Фауна мира. Млекопитающие. – Москва: Агропромиздат, 1990. – 254 с.
54. Сокур І. Т. Свавці фауни України та їх господарське значення. – Київ: Держзупедвид., 1960. – 211 с.
55. Татаринов К. А. Звірі західних областей України (матеріали до вивчення фауни Української РСР). – Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. – 188 с.
56. Тащук М. В., Скільський І. В., Мелещук Л. І. Сучасний стан популяцій білозубого сліпака в Чернівецькій області // Сучасний музей. Наукова й експозиційна діяльність / За ред. І. В. Скільського. – Чернівці: ДрукАрт, 2008. – С. 73–79.
57. Тимошенко В., Кондратенко А. Исследование фауны млекопитающих в заповеднике «Хомутовская степь» // Теріофауна сходу України. – Луганськ, 2006. – С. 33–37. – (Праці Теріологічної школи. Вип. 7).
58. Топачевский В. А. Слепышовые (*Spalacidae*). – Ленинград: Наука, 1969. – 248 с. – (Фауна СССР. Том 3. Млекопитающие. Вип. 3).
59. Филичук Н. С., Янголенко Е. И. Современное распространение, численность и особенности экологии белозубого

- слепыша на Украине // Вестник зоологии. – 1986. – № 1. – С. 55–59.
60. Храневич В. Ссавці Поділля. Огляд систематичний. – Вінниця: Віндждрук, 1925. – 31 с. – (Кабінет вивчення Поділля. Вип. 4).
 61. Чепалыга А. Л., Садчикова Т. А., Лаврентьев Н. В. и др. История долины Маньча и древний человек в позднем палеолите // Позднекайнозойская геологическая история севера аридной зоны / Отв. ред. Матишов Г. Г. – Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦРАН, 2006. – С. 340–348.
 62. Шарлемань Э. В. Млекопитающие окрестностей г. Киева // Артоблевский В. М. (ред.). Материалы к познанию фауны юго-западной России. – Киев: Орнитол. о-во им. К. Ф. Кесслера, 1915. – Том 1. – С. 26–92.
 63. Шарлемань М. Звірі України. Короткий порадник до визначання, збирання і спостереження ссавців (Mammalia) України. – Київ: Вукоопспілка, 1920. – 83 с.
 64. Шевченко Л. С., Золотухина С. И. Млекопитающие. Каталог коллекций Зоол. музея ННПМ НАН Украины. – Киев: Зоомузей ННПМ НАНУ, 2005. – Вып. 2. – 238 с.
 65. Шнаревич И. Д. Млекопитающие Советской Буковины // Животный мир Советской Буковины. – Черновцы: Изд-во ЧГУ, 1959. – С. 5–65.
 66. Шнаревич И. Д. Фауна хребетних // Природа Чернівецької області. – Львів: Вища школа, 1978. – С. 109–114.
 67. Шнаревич И. Д., Никитенко М. Ф., Черемисина В. Т., Гитилис В. С. Эколого-географическая характеристика фауны Советской Буковины // Животный мир Советской Буковины. – Черновцы: Изд-во ЧГУ, 1959. – С. 339–382.
 68. Янголенко К. И. Матеріали по екології, систематиці та практичному значенню сліпаків на Буковині // Матеріали до вивчення природних ресурсів Поділля. – Тернопіль, Кременець, 1963. – С. 196–200.
 69. Янголенко Е. И. Экология слепышей рода *Spalax* и их хозяйственное значение на Буковине: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Львов, 1965. – 20 с.
 70. Янголенко К. И. Грецький сліпак з правобережжя р. Прут, його ареал і морфологічні особливості // Доповіді АН Укр. РСР. – 1966. – № 7. – С. 965–966.
 71. Янголенко Е. И., Филищук Н. С. Буковинский слепыш // Редкие и исчезающие виды млекопитающих СССР. – Москва: Наука, 1990. – С. 82–89.
 72. Begall S., Burda H., Schleich C. E. (eds.). Subterranean rodents: news from underground. – Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2007. – 340 p.
 73. Brandt J. F. Beiträge zur nahern Kenntniss der Säugethiere Russlands // Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften (Ser. Mémoires Mathématiques, Physiques et Naturelles). – Saint Petersburg, 1855. – Tome 7. – P. 1–365.
 74. Coşçun Y., Ulutürk S. Observation on the mole vole, *Ellobius lutescens* Thomas 1897 (Mammalia: Rodentia), in Turkey // Tr. J. Zool. – 2003. – Vol. 27. – P. 81–87.
 75. Graphodatsky A., Lavrushhev S. Diploid numbers of Mammalia. – Novosibirsk: Institute of Cytology and Genetics RAS, 2000. – www.bionet.nsc.ru/chromosomes/mammalia.htm.
 76. Hutchinson G. E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? // The American Naturalist. – 1959. – Vol. 93, N 870. – P. 145–159.
 77. Kryštufek B. *Spalax graecus* // Mitchell-Jones A. J. et al. (eds.). The Atlas of European Mammals. – 1999. – P. 260–261.
 78. Kryštufek B., Vohralik V. Mammals of Turkey and Cyprus. Rodentia I: Sciuridae, Dipodidae, Gliridae, Arvicolinae. – Ljubljana: Coper, 2005. – 292 p.
 79. Lyapunova E. A., Vorontsov N. N., Martynova L. Ja. Cytogenetical differentiation of Palearctic burrowing mammals // Symposium Theriologicum Brno. – 1971. – Vol. 2. – P. 30.
 80. Lyapunova E. A., Vorontsov N. N., Martynova L. Ja. Cytogenetical differentiation of burrowing mammals in the Palearctic // Symposium Theriologicum II (Proc. Intern. Symp. on Species and Zoogeography of European Mammals). – Praha & Brno: Academia, 1974. – P. 203–215.
 81. Mehely L. Species Generis *Spalax*. – Budapest, 1909. – 334 p.
 82. Nevo E. Evolutionary theory and processes of active speciation and adaptive radiation in subterranean mole rats, *Spalax ehrenbergi* superspecies, in Israel // Evolutionary Biology. – 1991. – Vol. 25. – P. 1–125.
 83. Nevo E. Mode, tempo and pattern of evolution in subterranean mole rats of the *Spalax ehrenbergi* superspecies in the Quaternary of Israel // Quaternary International. – 1995. – Vol. 19. – P. 13–19.
 84. Nevo E., Filippucci M. G., Redi C., Simson S., Heth G., Beiles A. Karyotype and genetic evolution in speciation of subterranean mole rats of the genus *Spalax* in Turkey // Biological Journal of the Linnean Society. – 1995. – Vol. 54. – P. 203–229.
 85. Nevo E., Ivanitskaya E., Filippucci M.-G., Beiles A. Speciation and adaptive radiation of subterranean mole rats, *Spalax ehrenbergi* superspecies, in Jordan // Biological Journal of the Linnean Society. – 2000. – Vol. 69. – P. 263–281.
 86. Nordmann A. Observations sur la Faune Pontique. Mammalia // Voyage dans la Russie meridionale et la Crimée. – Paris: E. Bourdin et Cet., 1840. – 3. – P. 1–65.
 87. Pallas P. S. Novae Species Quadrupedum e Glirium Ordine. – Erlangae: W. Walther, 1778. – P. 154–165.
 88. Peshev D. Z. On the karyotypes in some populations of the mole rat (*Spalax leucodon* Nordmann) in Bulgaria // Zool. Anz. – 1981. – Vol. 206. – P. 129–133.
 89. Petrov B. M. Mammals of Yugoslavia. Insectivores and rodents. – Beograd: Nat. Hist. Mus., 1992. – 186 p.
 90. Pucek Z. (red.). Klucz do oznaczania ssaków Polski. – Warszawa: Państw. Wydawn. Nauk., 1984. – 388 p.
 91. Raicu P., Bratosin S., Hamar M. Study on karyotype of *Spalax leucodon* Nordm. and *S. microphthalmus* Guld. // Caryologia. – 1968. – Vol. 21. – P. 127–135.
 92. Raicu P., Duma D. Cytogenetical study in *Spalax leucodon* Nordm. in Moldavia (Rumania) // Genet. Res. Camb. – 1969. – Vol. 13. – P. 99–104.
 93. Savić I. R. Spalacidae Gray, 1821 – Blindmause // Niethammer J., Krapp F. (Hrsg.). Handbuch der Säugetiere Europas. – Wiesbaden: Acad. Verlag., 1982. – Bd. 2/1. Rodentia: 2. – S. 539–584.
 94. Savić I., Soldatovic B. Die Verbreitung der karyotypen der Blindmaus *Spalax (Mesospalax)* in Jugoslawien // Arh. Biol. Nauka. – 1974. – Vol. 26, N 3–4. – P. 115–122.
 95. Savić I., Soldatovic B. Karyotypes in some populations of the genus *Spalax (Mesospalax)* in Bulgaria and Turkey // Säugetier. Mitt. – 1978. – Vol. 26. – P. 252–256.
 96. Tullberg T. Ueber das System der Nagetiere // Nova Acta Reg. Soc. Sc. – Uppsala, 1899. – Ser. III. – P. 1–514.
 97. Vorontsov N. N., Lyapunova E. A. Explosive chromosomal speciation in seismic active regions // Bennet M., Gropp A., Wolf U. (eds). Chromosomes today. – London: Allen & Unwin, 1984. – Vol. 8. – P. 279–294.
 98. Wahram J., Goiten R., Nevo E. Geographic variation of chromosome forms in *Spalax*, a subterranean mammal of restricted mobility // Benirske K. (ed.). Comparative Mammalian Cytogenetics. – New York, 1969. – P. 30–48.
 99. Wilson D. E., Reeder D. M. (eds.). The Checklist of Mammal Names [Mammal Species of the World. – Johns Hopkins University Press, 2005]. – http://www.bucknell.edu/msw3/.
 100. Zima J. Chromosomal evolution in small mammals (Insectivora, Chiroptera, Rodentia) // Hystrix. (n. s.) – 2000. – Vol. 11, N 2. – P. 5–15.

Отримано: 24 грудня 2008 р.

Прийнято до друку: 11 березня 2009 р.