

УДК 591.471.4

## МІНЛИВІСТЬ ТА ДІАГНОСТИЧНА ЗНАЧИМІСТЬ КРАНІАЛЬНИХ ОЗНАК *SPALAX MICROPHTHALMUS*: ПОРІВНЯННЯ З ІНШИМИ ВИДАМИ SPALACIDAE ЗІ СХІДНОЇ ЄВРОПИ

Марина КОРОБЧЕНКО

Національний науково-природничий музей НАН України  
вул. Богдана Хмельницького 15, 01601, Київ, Україна  
E-mail: aquamarine@ukr.net

**Мінливість та діагностична значимість краніальних ознак *Spalax microphthalmus*: порівняння з іншими видами Spalacidae зі Східної Європи.** — Коробченко М. — Проаналізовано мінливість 36 краніальних ознак *Spalax microphthalmus* на прикладі його східноукраїнської популяції. Добір ознак здійснено на основі аналізу всього набору морфологічних особливостей, за якими відомі відмінності цього виду від усіх інших видів Spalacidae, відомих у складі фауни Східної Європи (5 видів *Spalax* та 1 вид *Nannospalax*). На підставі аналізу мінливості ознак подальшу увагу зосереджено на 9 з них, які можуть бути описані як якісні ознаки, за якими *S. microphthalmus* відрізняється від інших видів східноєвропейських *Spalax*. Для кожного з видів *Spalax* визначено основні морфотипи цих ознак і оцінено частку їх прояви у *S. microphthalmus*. Показано, що у проаналізованій вибірці цього виду зустрічаються 10 морфотипів 6 ознак, які характерні для інших видів *Spalax*. Найбільша кількість збігів за ознаками, які прийнято вважати діагностичними для *S. microphthalmus*, відмічена при його порівняннях з групою *Spalax arenarius* + *S. giganteus*.

Ключові слова: *Spalax microphthalmus*, краніальні ознаки, діагностика, морфотипи.

**Variability and diagnostic value of cranial characters of *Spalax microphthalmus*: comparison with another Spalacidae species from Eastern Europe.** — Korobchenko M. — Variability of 36 cranial characters of *Spalax microphthalmus* was analyzed on the sample of its Eastern Ukrainian population. Selection of characters was carried out on the basis of analysis of all set of morphological peculiarities, which are considered as diagnostic characters of this species from all other species of Spalacidae, known in the fauna of Eastern Europe (5 species of *Spalax* and 1 species of *Nannospalax*). On the basis of character variation analysis, further attention was concentrated on 9 ones, that can be described as qualitative characters, that differ *S. microphthalmus* from all other Eastern European *Spalax*. For each species of *Spalax*, main morphotypes were established and portion of their appearance in *S. microphthalmus* was estimated. It was shown, that in the analyzed sample of this species there are 10 morphotypes of 6 characters, that are characteristic for other species of *Spalax*. The largest number of coincidences in characters, that are commonly considered as diagnostic for *S. microphthalmus*, was established in comparisons with group *Spalax arenarius* + *S. giganteus*.

Key words: *Spalax microphthalmus*, cranial characters, diagnostics, morphotypes.

### Вступ

Сліпаки є високо спеціалізованою до підземного екоотопу групою, яка характеризується значною кількістю надзвичайних пристосувань до постійного перебування у підземному екоотопі та постійної рийної діяльності. Здатність до постійного, протягом всього життєвого циклу, перебування у певному середовищі визначена сформованою ідеальною відповідністю між організмом та цим середовищем. Це призводить до того, що сліпаки мають надзвичайно вузьку еконішу, через що в кожному місцезнаходженні завжди існує лише один вид, і для нього не відома симпатрія з іншими видами сліпаків (Коробченко, Загороднюк, 2009). Вузькість еконіші, у свою чергу, зумовлює те, що види гризунів-землеріїв майже не диференційовані за зовнішніми ознаками: будова та форма тіла, розміри, забарвлення хутра.

Саме через це мали місце постійні зміни в таксономії сліпаків у працях дослідників, які раніше послуговувалися переважно екстер'єрними ознаками. Проте для сліпаків, як і для загалом для ссавців, характерні також морфологічні особливості, які не так сильно пов'язані з вимогами середовища і нішею, а тому можуть відрізнити окремі їх види. Насамперед, мова йде про особливості будови черепа та зубної системи, і аналіз окремих краніальних ознак та їх співвідношень робить можливим виявлення відмінностей між видами та є основою для успішної видової діагностики (Топачевський, 1969; Savic, 1982).

Мета роботи — на основі всього масиву описаних дотепер краніальних особливостей, які використовують для розрізнення видів сліпаків, визначити основні з них для діагностики видів та проаналізувати особливості прояву цих ознак у вибірці східноукраїнських *S. microphthalmus*. Вибір у якості модельного виду *S. microphthalmus* пов'язаний з тим, що більшість східноєвропейських форм *Spalax* раніше відносили до *S. microphthalmus* s. l. (для огляду історії таксономії див.: Коробченко, Загороднюк, 2009).

### Історія дослідження мінливості краніальних ознак у сліпаків

Діагностиці видів сліпаків, зокрема, за краніальними ознаками, присвячено значну кількість спеціальних досліджень. Дослідження групи бере початок з 1770 р., коли Гюльденштедт визначив рід *Spalax* та описав перший його вид — *Spalax microphthalmus*. Визначним етапом у дослідженні сліпаків стала монографія Л. Мегеля (Mehely, 1909), який виокремив 23 форми, яких довгий час вважали за один вид через те, що майже всі попередні дослідники намагалися розрізнити види сліпаків лише за зовнішніми ознаками (забарвлення хутра, розміри тіла, форма тощо), дуже подібними у всіх видів родини. Мегель уперше використав для цілей діагностики й таксономії сліпаків ряд краніологічних ознак та ознак будови кістяка.

Вагомим внеском у розвиток краніальної діагностики сліпаків стали дослідження Є. Решетник (1938, 1941), яка представила детальний опис низки краніальних структур, вимірів та співвідношень вимірів. Нею ж вперше відмічено наявність чітких видових відмінностей у будові слухових кісточок, які можуть виступати діагностичною й таксономічною ознакою, що підтверджено й у пізніших дослідженнях (Burda et al., 1989; Begall et al., 2007). До того ж, цією дослідницею розглянуто відмінності видів з території України за будовою кістяка й геніталій (зокрема, *os penis*)<sup>1</sup>. Докладний аналіз краніальних ознак сліпаків представив В. Топачевський (1969), надаючи особливу увагу морфології зубів. Діагностиці за краніальними ознаками *S. graecus* та *N. leucodon* присвячено праці К. Янголенко (1965, 1966). Значний обсяг досліджень проведено А. Пузаченком (2001, 2006) з увагою до мінливості краніометричних ознак *Spalax microphthalmus* та *Nannospalax*. Дослідження діагностичних ознак сліпаків фауни України представлено у працях автора (Коробченко, Загороднюк, 2009).

**Вікова мінливість і статеві відмінності.** Окремі діагностичні краніальні ознаки демонструють виразні вікові зміни. Найбільше змінюються з віком сагітальні та лямбдовидні гребені, розвиток яких пов'язаний з розвитком м'язів голови: вони майже не розвинені у молодих і добре розвинені у старих особин (Топачевський, 1969). Зі ступенем розвитку гребенів пов'язані форма та розміри тім'яних кісток, які в міру розвитку сагітального гребеня звужуються і змінюють свою форму від прямокутної у молодих до трапецієвидних або зіркоподібних у дорослих та старих особин. Також вікові зміни позначаються на ростральному відділі, який стає довшим та на ширині розстановки виличних дуг. Статеві відмінності можна відмітити лише на серійному матеріалі. Окрім менших розмірів черепа, самки відрізняються вкороченими діастемою та твердим піднебінням, вкороченим та звуженим ростральним та видовженим лобно-тім'яними відділами. Носові кістки спереду та тім'яні відносно ширші, ніж у самців, сагітальний гребінь слабше розвинений. Автором основну увагу приділено ознакам, що мало залежні або не залежні від статі та віку.

<sup>1</sup> Не меншу увагу Є. Решетник приділяла екстер'єрним ознакам, детально описавши особливості забарвлення хутра та його мінливості, розміри кінцівок та кігтів у різних видів сліпаків.

## Матеріал і методика

Нами для аналізу було вибрано діагностичні краніальні меристичні ознаки з доступних літературних джерел щодо дослідження сліпаків фауни України та суміжних країн (Решетник, 1941; Янголенко, 1965, 1966; Топачевський, 1969) та результатів вивчення матеріалів з робочої колекції автора. Загалом розглянуто краніальні діагностичні ознаки шести видів — *S. microphthalmus*, *S. giganteus*, *S. graecus*, *S. arenarius*, *S. zemni*, *N. leucodon*.

**Алгоритм аналізу** полягав у наступному:

1) впорядковано порівняльну таблицю розподілу різних варіантів краніальних ознак, за якими розрізняються окремі пари видів сліпаків, відомих у фауні Східної Європи;

2) всі стани ознак формалізовано за умовно дискретними морфотипами (наприклад, кут гострий, тупий або прямий). У більшості видів стан кожної ознаки має три градації;

3) в якості центрального таксону для аналізу обрано *Spalax microphthalmus*, який займає центральне положення у спектрі мінливості ознак сліпаків (Топачевський, 1969). Для аналізу обрано його східноукраїнську популяцію, яка знаходиться у центрі ареалу виду, де вплив інших видів відсутній. Для цього виду проаналізовано мінливість кожної з ознак, які вважаються діагностичними при різних міжвидових порівняннях.

**Добір ознак для аналізу.** На основі аналізу літературних джерел вибрано 36 діагностичних краніальних ознак, за якими розрізняють хоча би одну пару видів східноєвропейських Spalacidae, з них: 6 — зубні, 6 — співвідношення розмірів краніальних ознак, 6 — форма краніального елемента, 18 — меристичні ознаки. За усіма цими 36-ма краніальними ознаками детально описано 45 зразків черепів модельної популяції *S. microphthalmus* з робочої колекції автора. Для подальшого аналізу виокремлено 11 основних ознак, що мають діагностичну вагу та чітко виражені варіанти мінливості. Для кожної з них визначено основні морфотипи, що відповідають кожному з шести видів або груп видів (табл. 1). У більшості випадків ці морфотипи є окремими ступенями вираженості тієї чи іншої ознаки. Оскільки дві з цих ознак не проявляються у *Spalax* (є діагностичними для *Nannospalax*), наступний аналіз мінливості проведено для 9 основних краніальних ознак, у тім числі ознаки рострального, тім'яного, скроневого відділу (табл. 3). Всі дані про морфотипи та значення ознак, які визначаються кількісно (співвідношення розмірів або кути), зводилися в електронну таблицю.

**Техніка вимірюв.** Всі вимірювання проведено штангенциркулем з точністю до 0,1 мм. Висоту підочного отвору вимірювали за зовнішніми краями, від його нижнього зрізу в основі виличного виростку верхньощелепної кістки до верхнього зрізу цього отвору (на рівні його контакту з лобними кістками)<sup>1</sup>. За довжину верхнього зубного ряду прийнято коронарну довжину. Для опису відносних розмірів тієї чи іншої структури позначення «менше, ніж» або «більше, ніж...» вказано, якщо різниця вимірів складає не менше 2–3 мм.

## Діагностичні ознаки

Основні відмінності *Nannospalax* від *Spalax*: наявність потиличних отворів, хоча б над одним виростком, розширені глоткові горбки, наявність зламу у основі черепа, не розвинутими гребенями між вінцевим відростком мандибули та суглобовим та альвеолярним відростками, завдяки чому міжгребенева ямка не чітко виражена, відкрита вперед і назовні.

До переліку провідних діагностичних ознак видів роду *Spalax* відносять 7, у т. ч.: відносна довжина носових кісток (до спільної довжини лобних і тім'яних), ширина рострального відділу (відношення ширини носових кісток спереду до їх задньої ширини), форма задніх країв носових кісток, морфологія «приносних» та заорбітального швів, «виличний кут», форма тім'яних кісток. Існують певні закономірності у топографії діагностично вагомих ознак. Найбільша кількість міжвидових відмінностей пов'язана з ростральним відділом черепа, його покривними кістками і швами між ними. Такі дані зведено в табл. 1.

<sup>1</sup> Ця ознака матиме менші значення, якщо проводити вимірювання за внутрішніми краями отворів (на 2 мм).

Таблиця 1. Опис краніальних відмінностей 6-ти видів сліпаків, відомих у фауні Східної Європи

Ознака	<i>S. graecus</i>	<i>S. giganteus</i>	<i>S. arenarius</i>	<i>S. zemni</i>	<i>S. microphthalmus</i>	<i>N. leucodon</i>
ВПО: висота підочного отвору	ВПО1 ≈ довжині $M^1-M^3$	ВПО1 ≈ довжині $M^1-M^3$	ВПО2 > довжини $M^1-M^3$	ВПО2 значно > довжини $M^1-M^3$	ВПО2 значно > довжини $M^1-M^3$	ВПО0 значно < довжини $M^1-M^3$
ФРВ: форма рострального відділу (з урахуванням ширини носових кісток)	ФРВ1 розширений, поступово звужується, клиновидий	ФРВ2 сильно розширений, лопатовидий	ФРВ2 сильно розширений, лопатовидий	ФРВ3 поступово звужується, клиновидий	ФРВ3 поступово звужується, клиновидий	ФРВ4 розширений, краї різко сходяться спереду
ШНК: ширина носових кісток	ШНК1 спереду менше ніж в 2 р. перевищує їх задню ширину	ШНК1 спереду менше ніж в 2 р. перевищує їх задню ширину	ШНК1 спереду менше ніж в 2 р. перевищує їх задню ширину	ШНК2 спереду в 2 р. і більше перевищує їх задню ширину	ШНК2 спереду в 2 р. і більше перевищує їх задню ширину	ШНК2 спереду в 2 р. і більше разів перевищує їх задню ширину
ВДН: довжина носових кісток (відносна)	ВДН1 > спільної довжини лобних і тім'яних кісток	ВДН2 < спільної довжини лобних і тім'яних кісток	ВДН2 < спільної довжини лобних і тім'яних кісток	ВДН3 значно < спільної довжини лобних і тім'яних кісток	ВДН1* > спільної довжини лобних і тім'яних кісток	ВДН2 < спільної довжини лобних і тім'яних кісток
ЗКН: задні краї носових кісток	ЗКН1 загострені та вилчато роздвоєні (унікальна ознака)	ЗКН2 притуплені і не утворюють вилчастого роздвоєння, не виступають за приносові шви	ЗКН2 притуплені і не утворюють вилчастого роздвоєння, не виступають за приносові шви	ЗКН3 звужені ззаду і не утворюють вилчастого роздвоєння	ЗКН4 притуплені, не роздвоєні, часто виступають за приносові шви	ЗКН2 притуплені або закруглені, не роздвоєні, не виступають за приносові шви
ПНШ: приносові шви (лінії лобно-носового і лобно-передщелепного швів)	ПНШ1 прямі або у вигляді дуги з вершиною, направленою назад, рідко вперед	ПНШ2 у вигляді дуги з вершиною, направленою вперед	ПНШ2 у вигляді дуги з вершиною, направленою вперед	ПНШ2 у вигляді дуги з вершиною, направленою вперед	ПНШ3 у вигляді прямої лінії, часто уступчасті	ПНШ4 у вигляді прямої лінії, або дуги з вершиною, направленою вперед
ВК: вилчаний кут (за огляду збоку)	ВК1 ≈ 45° передні краї вилиць відхилені вниз	ВК2 >45° передні краї вилиць різко відхилені вниз	ВК2 ≥45° передні краї вилиць різко відхилені вниз	ВК3 значно < 45°, передні краї вилиць майже не опущені вниз	ВК3 значно < 45°, передні краї вилиць майже не опущені вниз	ВК1 ≈ 45° передні краї вилиць відхилені вниз
ЗОШ: заорбітальний шов (кут між лобно-тім'яним і лобно-вилчаним швами)	ЗОШ1 гострий або прямий	ЗОШ2 гострий	ЗОШ2 гострий	ЗОШ3а тупий або (рідше) прямий	ЗОШ3б тупий	ЗОШ1 прямий
ФТК: форма тім'яних кісток	ФТК1 вужькі і видовжені, утворюють видовжений 5-кутник з довгим переднім променем	ФТК5 широкі і довгі, утворюють 5-кутник	ФТК2 вужькі, утворюють видовжений 5-кутник з коротким переднім променем	ФТК3 звужені і короткі, утворюють майже правильну 5-променеву зірку	ФТК4 широкі і довгі, утворюють широку правильну 5-променеву зірку	ФТК6 звужені (ширина кожної помітно менше довжини), утворюють трикутник
ПО: потиличні отвори над виростками	ПО1 можуть бути сліди отворів	ПО2 завжди відсутні	ПО2 завжди відсутні	ПО2 завжди відсутні	ПО2 завжди відсутні	ПО3 над обома, рідше над одним виростком

\* У вибірці *S. microphthalmus* з території східної України варіант ознаки ВДН1а: ≈ L frontale + parietale.

Таблиця 1 (продовж.). Опис краніальних відмінностей 6-ти видів сліпаків, відомих у фауні Східної Європи

Ознака	<i>S. graecus</i>	<i>S. giganteus</i>	<i>S. arenarius</i>	<i>S. zemni</i>	<i>S. microph.</i>	<i>N. leucodon</i>
МГЯ: міжгребенева ямка: між гребнями вінцевого, суглобового та альвеолярного (АВ) відростків мандибули	МГЯ1 глибша від ін. видів, завжди закрита; гребені сильно розвинуті, гострі; на задній поверхні АВ виступ	МГЯ3 значно мілкіша, порівняно з ін. видами гребень АВ розвинутий слабо	МГЯ2 глибока, закрита; гребені однаково сильно розвинуті, гострі	МГЯ2 глибока, завжди закрита; гребені сильно розвинуті, гострі	МГЯ2 глибока, закрита; гребені однаково сильно розвинуті, гострі	МГЯ4 неглибока, часто відкрита вперед і назовні, гребені ледве намічені
ВАВ: висота альвеолярного відростка	ВАВ1 значно > суглобового	ВАВ2 ≈ суглобовому	ВАВ1 значно > суглобового	ВАВ1 значно > суглобового	ВАВ1 значно > суглобового	ВАВ1 значно > суглобового

Отже, за сумою всіх даних доступних для аналізу описів та оригінальних даних розглянуті шість видів мають краніологічні відмінності за 11-ма основними морфологічними структурами. В окремих випадках, коли морфотип характерний для представників різних груп (напр., для *Nannospalax*, *Spalax* ex gr. «*microphthalmus*» та *Spalax* ex gr. «*arenarius* + *giganteus*»), його відносили до ймовірної плезіоморфії групи в цілому.

Стисло ці відмінності можуть бути охарактеризовані так:

**ВПО** — визначено два основні типи (морфотипи): ВПО0 (*N. leucodon*), ВПО1 (*S. graecus*, *giganteus*) та «ВПО2» (*S. arenarius*, *zemni*, *microphthalmus*);

**ПО** — визначено три типи: ПО1 (*S. graecus*), ПО2 (*S. arenarius*, *zemni*, *microphthalmus*, *giganteus*) та ПО3 (*N. leucodon*); ймовірна плезіоморфія — ПО2;

**ФРВ** — визначено чотири типи: ФРВ1 (*S. graecus*), ФРВ2 (*S. arenarius*, *giganteus*), ФРВ3 (*S. zemni*, *microphthalmus*), ФРВ4 (*N. leucodon*);

**ВДН** — визначено три основні типи: ВДН1 (*S. graecus*, *microphthalmus*), ВДН2 (*S. arenarius*, *giganteus*, *N. leucodon*), ВДН3 (*S. zemni*); ймовірна плезіоморфія — ВДН2;

**ЗКН** — визначено чотири типи: ЗКН1 (*S. graecus*), ЗКН2 (*S. arenarius*, *giganteus*, *N. leucodon*), ЗКН3 (*S. zemni*) та ЗКН4 (*S. microphthalmus*); ймовірна плезіоморфія — ЗКН2;

**ПНШ** — визначено чотири типи: ПНШ1 (*S. graecus*), ПНШ2 (*S. arenarius*, *zemni*, *giganteus*), ПНШ3 (*S. microphthalmus*), ПНШ4 (*N. leucodon*); ймовірна плезіоморфія — ПНШ2;

**ВК** — можна виділити три типи: ВК1 (*S. graecus*, *N. leucodon*), ВК2 (*S. arenarius*, *giganteus*), ВК3 (*S. zemni*, *microphthalmus*); ймовірна плезіоморфія — ВК1;

**ЗОШ** — визначено три типи: ЗОШ1 (*S. graecus*, *N. leucodon*), ЗОШ2 (*S. arenarius*, *giganteus*), ЗОШ3а (*S. zemni*) та ЗОШ3в (*S. microphthalmus*);

**ФТК** — визначено шість<sup>1</sup> типів: ФТК1 (*S. graecus*), ФТК2 (*S. arenarius*), ФТК3 (*S. zemni*), ФТК4 (*S. microphthalmus*), ФТК5 (*S. giganteus*) та ФТК6 (*N. leucodon*);

**МГЯ** — визначено чотири типи: МГЯ1 (*S. graecus*), МГЯ2 (*S. arenarius*, *zemni*, *microphthalmus*), МГЯ3 (*S. giganteus*), МГЯ4 (*N. leucodon*); ймовірна плезіоморфія — МГЯ2;

**ВАВ** — визначено два типи: ВАВ1 (*S. graecus*, *arenarius*, *zemni*, *microphthalmus*, *N. leucodon*) та ВАВ2 (*S. giganteus*); ймовірна плезіоморфія — ВАВ1.

Ці ознаки та їхні варіанти не є однозначними характеристиками окремих видів, і, як було з'ясовано, у межах кожного з видів зустрічаються варіанти мінливості інших видів. Наприклад, у *S. microphthalmus* «нормальною» видоспецифічною ознакою вважають варіант ознаки ПНШ (приносові шви) за типом ПНШ3 (шви у вигляді прямої лінії, часто уступчасті), проте автором у цього виду виявлено варіант шва типу ПНШ2, який є спільною ознакою для *S. zemni*, *arenarius*, *giganteus*. Це і стало предметом подальшого аналізу.

<sup>1</sup> Для подальшого аналізу (напр., для цілей кладистики) ця ознака має бути поділена на декілька, за якими мають місце не тільки відмінності, але й схожість. Зокрема, за типом основної фігури маємо три варіанти: ФТК1–2 та ФТК5 — п'ятикутник, ФТК3–4 — 5-променева зірка, ФТК6 — трикутник.

Таблиця 2. Узагальнені дані щодо розподілу морфотипів 9-ти основних краніальних ознак, за якими розрізняються види роду *Spalax* (створено на підставі даних з табл. 1).

Код ознаки	Розшифровка	Характеристика ознаки	Варіант ознаки	Вид, для якого ця ознака або її варіація характерна
ВПО	висота підочного отвору	ВПО / довжина $M^1-M^3$	ВПО1: значно > довжини $M^1-M^3$ ВПО2: $\approx$ довжині $M^1-M^3$ ВПО3: > довжини $M^1-M^3$	<i>S. microphthalmus</i> , <i>S. zemni</i> <i>S. graecus</i> , <i>S. giganteus</i> <i>S. arenarius</i>
ШНК	ширина носових кісток	ШНК передня / ШНК задня	ШНК1: передня ШНК перевищує задню ШНК у 1,6–1,9 р. ШНК2: передня ШНК перевищує задню ШНК у 2,0–2,8 рази	<i>S. graecus</i> , <i>S. giganteus</i> , <i>S. arenarius</i> <i>S. microphthalmus</i> , <i>S. zemni</i>
ВДН	довжина носових кісток (НК)	Довжина НК / довжина frontale + parietale	ВДН1: > L frontale + parietale ВДН2: < L frontale + parietale ВДН3: << L frontale + parietale	<i>S. graecus</i> , <i>S. microphthalmus</i> <i>S. giganteus</i> , <i>S. arenarius</i> <i>S. zemni</i>
ФРВ	форма рострального відділу (РВ)	ширина РВ (ШРВ) середня / ШРВ задня	ФРВ1: лопатовида, ШРВ у середній частині $\approx$ ШРВ задньої ФРВ2: клиновида, ШРВ в середній частині < ШРВ задньої	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i> <i>S. microphthalmus</i> , <i>S. zemni</i> , <i>S. graecus</i>
ФТК	форма тім'яних кісток (в дужках — варіанти схожості за формою основної частини кістки)	ФТК1 (=1a) ФТК2 (=1b) ФТК3 (=3a) ФТК4 (=3b) ФТК5 (=1c)	вузький видовжений п'ятикутник з довгим переднім променем вузький видовжений п'ятикутник з коротким переднім променем звужені, короткі у формі майже правильної зірки видовжені та розширені у формі правильної зірки розширений п'ятикутник з довгим переднім променем	<i>S. graecus</i> <i>S. arenarius</i> <i>S. zemni</i> <i>S. microphthalmus</i> <i>S. giganteus</i>
ЗКН	форма задніх країв носових кісток	ЗКН1 ЗКН2 ЗКН3 ЗКН4	загострені та вилчато роздвоєні, виступають за приносіві шви притуплені, нероздвоєні, не виступають за приносіві шви звужені, нероздвоєні, не виступають за приносіві шви притуплені, нероздвоєні, виступають за приносіві шви	<i>S. graecus</i> <i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i> <i>S. zemni</i> <i>S. microphthalmus</i>
ПНШ	форма приносівих швів	ФПНШ1 ФПНШ2 ФПНШ3	у вигляді дуги з вершиною, направленою назад у вигляді дуги з вершиною, направленою вперед у вигляді прямої лінії, часто уступчасті	<i>S. graecus</i> <i>S. arenarius</i> , <i>S. zemni</i> , <i>S. giganteus</i> <i>S. microphthalmus</i>
ЗОШ	кут, сформований лобно-тім'яним та лобно-вильчичним швами	ЗОШ1 ЗОШ2 ЗОШ3 ЗОШ4	< 90° або = 90° (рідше) < 90° > 90° > 90° або = 90° (рідше)	<i>S. graecus</i> <i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i> <i>S. microphthalmus</i> <i>S. zemni</i>
ВК	вильчичний кут (між переднім і нижнім краями вилиць)	ВК1 ВК2 ВК3	$\approx$ 45°, передні краї вилиць опущені вниз $\geq$ 45°, передні краї вилиць різко опущені вниз значно < 45°, передні краї вилиць майже не опущені вниз	<i>S. graecus</i> <i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i> <i>S. microphthalmus</i> , <i>S. zemni</i>

### Мінливість ключових ознак у *Spalax microphthalmus*

Проаналізовано мінливість 9-ти краніальних ознак, які наводяться як ключові для центрального у роді *Spalax* виду — *S. microphthalmus* (рис. 1–2). Дані щодо розподілу варіантів цих ознак було зведено в електронну таблицю, на підставі якої проводився подальший аналіз. В таблиці 3 представлено дані щодо зустрічальності у вибірці східноукраїнських *S. microphthalmus* варіантів ознак, які вважаються діагностичними для інших видів сліпаків при будь-яких парах міжвидових порівнянь. В основу покладено дані з табл. 1.

Наприклад, варіант ознаки ФРВ1 (перший тип форми рострального відділу), який є діагностичною ознакою для відрізнення пари *S. arenarius* + *S. giganteus* від інших видів сліпаків, зустрічається у 5 % *S. microphthalmus*, при тому тільки у молодих його особин, а варіант ознаки ФТК5 (форма тім'яних кісток), що характерний для *S. giganteus*, виявлений у 27 % *S. microphthalmus*, у т. ч. приблизно порівну у молодих і дорослих особин.

Більшість відхилень ознак *S. microphthalmus* у бік морфо типів, характерних для інших видів, стосується ознак, які вважаються діагностичними для *S. giganteus* та *S. arenarius*. Це тим більш цікаво, оскільки основні проблеми у визнання окремих видів сліпаків, яких об'єднували раніше зі *S. microphthalmus*, стосувалися *S. zemni* та *S. graecus*.

Одна з ознак — відносна довжина носових кісток (ВДН), варіант якої «ВДН1» вважали видоспецифічним для *S. microphthalmus*, за результатами проведеного аналізу виявилася ненадійною: 11 % особин цього виду мають інші, ніж ВДН1, морфотипи. Зокрема, В. Топачевський (1969) для цього виду наводить варіант ВДН, що відповідає морфотипу ВДН1, як його діагностичну особливість (що дозволяє припустити частоту 100 %), проте у дослідженій автором вибірці цього виду вона зустрічається лише у 89 % особин.

Таблиця 3. Розподіл варіантів досліджених діагностичних ознак різних видів сліпаків у дослідженій вибірці *S. microphthalmus* з території східної України

Варіант ознаки (морфотип)	Види, для яких характерний	Зустрічальність морфотипу у <i>S. microphthalmus</i>
ВПО2	<i>S. graecus</i> , <i>S. giganteus</i>	14,3 % (з них 60 % — молоді)
ШНК1	<i>S. graecus</i> , <i>S. giganteus</i> , <i>S. arenarius</i>	7,1 % (з них 50 % молоді)
ВДН1а	– (тільки у <i>S. microphthalmus</i> )	10,7 % (з них 33 % — молоді)
ВДН2	<i>S. giganteus</i> , <i>S. arenarius</i>	5,6 %
ВДН3	<i>S. zemni</i>	3,6 %
ФРВ1	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i>	5,2 % (всі молоді)
ФТК5	<i>S. giganteus</i>	26,7 % (з них 58 % молоді)
ФТК1	<i>S. graecus</i>	2,2 % (всі старі)
ФТК2	<i>S. arenarius</i>	9,0 % (з них 53 % старі)
ЗКН2	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i>	11,2 %



Рис. 1. Вигляд черепа *S. microphthalmus* збоку (Луганська обл., Марківський р-н, колекція автора).



Рис. 2. Форма рострального відділу та вид носових кісток у *S. microphthalmus* (колекція автора).

## Висновки

1. На підставі аналізу мінливості різноманітних краніальних ознак, що згадуються в літературі як діагностичні для різних видів сліпаків (загалом проаналізовано 36), можна виокремити 9, які можуть бути описані як якісні ознаки, за якими *Spalax microphthalmus* відрізняється від інших східноєвропейських видів роду *Spalax*.

2. Аналіз розподілу морфотипів ознак у вибірці *Spalax microphthalmus*, які вважаються діагностичними при порівнянні цього виду з іншими видами *Spalax*, показав, що у вибірці цього виду зустрічаються 10 морфотипів 6 ознак, які характерні для інших видів *Spalax*.

3. Найбільша кількість збігів за ознаками, які прийнято вважати діагностичними для *Spalax microphthalmus*, відмічена при його порівняннях з парою видів *S. giganteus* (6 збігів із частотами виявлення у *S. microphthalmus* 5,2–26,7 %) та *S. arenarius* (5 збігів із частотами 5,2–11,2 %); найменше збігів — із *S. zemni* (1 збіг з частотою виявлення 3,6 %).

4. За проаналізованими ознаками найбільша кількість ймовірних синапоморфій *Spalax microphthalmus* демонструє зі *S. zemni* (три морфотипи: ФРВЗ, ЗОШЗ, ВКЗ), один збіг зі *S. graecus* (ВДН1) розглядається як ймовірно гомоплазія. Інші ознаки *S. microphthalmus* за своїми станами (таких більшість) можуть розглядатися як плезіоморфії.

## Література

- Коробченко М., Загороднюк І. Таксономія та рівні диференціації сліпаків (Spalacidae) фауни України і суміжних країн // Науковий вісник Ужгород. університету. Серія Біологія. — 2009. — Вип. 26. — С. 5–14.
- Пузаченко А. Ю. Внутривидова изменчивость черепа обыкновенного слепыша, *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, невозрастная изменчивость самцов // Зоол. журнал. — 2001. — Том 80, № 3. — С. 343–357.
- Пузаченко А. Ю. Внутривидова изменчивость черепа обыкновенного слепыша, *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 2. Изменчивость самок, половой диморфизм и возрастная изменчивость // Зоол. журнал. — 2001. — Том 80, № 4. — С. 466–476.
- Пузаченко А. Ю. Изменчивость черепа у малых (средиземноморских) слепышей, *Nannospalax Palmer*, 1903 (Rodentia) // Зоол. журн. — 2006. — Том 85, вып. 2. — С. 235–253.
- Решетник Е. Г. Матеріали до вивчення систематики, географічного поширення та екології сліпаків (Spalacidae) УРСР // Збірник праць Зоологічного музею. — Київ, 1941. — № 24. — С. 23–95.
- Топачевский В. А. Слепышовые (Spalacidae). — Ленинград : Наука, 1969. — 248 с. — (Фауна СССР. Том 3. Млекопитающие. Вып. 3).
- Янголенко Е. И. Экология слепышей рода *Spalax* и их хозяйственное значение на Буковине : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Львов, 1965. — 20 с.
- Янголенко К. І. Грецький сліпак з правобережжя р. Прут, його ареал і морфологічні особливості // Доповіді АН Укр. РСР. — 1966. — № 7. — С. 965–966.
- Begall S., Burda H., Schleich C. E. (eds.). Subterranean rodents: news from underground. — Berlin, Heidelberg, New York : Springer, 2007. — 340 p.
- Mehely L. Species Generis *Spalax*. — Budapest, 1909. — 334 p.
- Savic 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.