
загальні проблеми зоології

УДК 599 (477)

М.А. Коробченко^{1, 2}, І.В. Загороднюк¹, І.Г. Ємельянов²

¹ Луганський національний університет ім. Тараса Шевченка

² Національний науково-природничий музей НАН України

E-mail: aquamarine@ukr.net; zoozag@ukr.net; mnh@museumkiev.org

Підземні гризуни як життєва форма ссавців

Пам'яті Євдокії Решітник, визначної дослідниці екології гризунів-землеріїв фауни України

Ключові слова: підземні гризуни, адаптація, фізіологія, сенсорна екологія, соціальність, підземний екотоп.

Вступ

Абсолютна більшість ссавців є наземними формами, які використовують повітряне, водне та підземне середовища, як правило, лише як суміжні з наземним, і мають тісний зв'язок з підземним середовищем (гіпогеєю) принаймні в періоди репродукції, під час відпочинку тощо. Це дозволяє їм зберігати основні риси організації класу ссавців, у тому числі гоміотермія, вагітність, вигодовування малят молоком. Лише окремі групи набули вузької спеціалізації для життя в інших середовищах, що змінило їхню організацію та призвело до втрати вихідних ознак класу (наприклад, зір, шерсть, опорно-хапальні функції кінцівок) та набуття нових унікальних ознак (розвиток ультразвукової або сейсмодатуючої комунікації, видозміна кінцівок для польоту, пересування у воді, риття ґрунту).

Біологія та формування адаптацій спеціалізованих літаючих і водних форм ссавців описані більш-менш докладно [20], і такі групи представляють, як правило, крупні монофілетичні таксони (кажани, шерстокрили, китоподібні, тюлені тощо). На противагу ним підземне середовище ссавці освоювали багаторазово й паралельно у різних філогенетичних групах [75]. Навіть у межах сучасної теріофауни можна спостерігати повний спектр переходів між суто наземним, норувим та підземним способом життя [40, 41]. Крайні, найбільш пристосовані до підземного середовища форми — це облігатні геобіонти, тобто постійні мешканці підземель, уся життєдіяльність яких пов'язана з системами підземних лабіринтів, зробленими ними самими. Такі ссавці активно створюють власний життєвий простір у загалом агресивній для них гіпогеї, ключовими ознаками якої є гіпотермія, гіпоксія, темрява [46]. У фауні України ссавці-геобіонти представлені трьома групами — кротою (*Talpa*), сліпакою (*Spalax* s. l.) та сліпушкою (*Ellobius*).

Аналізу біологічних особливостей та фізіологічних пристосувань підземних ссавців до життя в гіпогеї і присвячено це повідомлення. Метою роботи є узагальнення даних щодо адаптацій геобіонтів (зокрема гризунів фауни України) до цих специфічних умов існування.

Різноманіття життєвих форм ссавців

Висока організація ссавців і набуття ними в процесі еволюції пристосувань до різноманітних умов середовища зумовили освоєння ними всіх природних зон і виникнення різних екологічних груп: наземних, підземних, водних, коловодних та здатних до польоту.

Табл. 1. Розподіл життєвих форм ссавців за різними групами на прикладі теріофауни України

| Група (видів) | Підгрупа | Приклади у фауні України |
|-------------------|------------------------|---|
| Водні (n = 3) | морські | дельфіни |
| Коловодні (n = 7) | прибережні | видри, ондатри, бобри, водяні нориці, хохулі, рясоніжки |
| Літаючі (n = 27) | дендрофіли, троглофіли | кажани (10 родів)* |
| Наземні (n = 88) | дендрофільні, дуплові | куниці, вивірки, соні |
| | наземні типові | копитні, котячі, зайці |
| | наземно-норові | псові, тхори, їжаки, кролі, тушкани |
| | норові та підстилкові | землерийки, ховрахи, хом'яки, нориці |
| Підземні (n = 7) | комахоїди-землерії | кроти |
| | гризуни-землерії | сліпаки, сліпушки |

* ця група за типами сховищ близька до наступної підгрупи (дендрофілів).

Найбільше видове багатство ссавців спостерігається на межах природних середовищ, і абсолютна більшість видів є наземними формами (табл. 1). Із загальної кількості видів ссавців фауни України (близько 130 видів), 3 представлені постійно-водними (морськими), 7 — коловодними, 27 — літаючими, решта (95 види) — наземними (в широкому розумінні) формами, що включають як власне наземних тварин (у тому числі норових 88 видів), так і підземних (7 видів) [15].

Наземне середовище є найбільш неоднорідним, і наземні ссавці репрезентовані різними екологічними групами. Дендрофільні ссавці (окрім уже названих кажанів) представлені куницями, вивірками, сонями. Інша різноманітна група — наземні ссавці (мешканці наземних просторів) — представлена багатьма видами копитних, хижих, комахоїдних, гризунів. Більшість наземних ссавців (лисиці, байбаки, борсуки, ховрахи, нориці, миші) використовують як сховища нори у ґрунті, які виривають самі або користуються чужими. Група ссавців, основним середовищем існування яких є підстилка, представлена мідіцями і білозубками (див. табл. 1).

До землеріїв відносять як *риючих* ссавців, які відвідують зроблені ними або іншими тваринами нори, так і *підземних*, існування яких суворо обмежене підземним екоотопом, і які є облігатними геобіонтами. Група землеріїв представлена тваринами різного ступеня спеціалізації до життя в гіпогеї — від помірно спеціалізованих норових (наприклад, підземна і гірська нориці) до високо спеціалізованих підземних ссавців (зокрема кроти, сліпушки та сліпаки).

Підземні ссавці як життєва форма

Життєва форма ссавців-землеріїв у вузькому розумінні стосується виключно облігатних геобіонтів [40], яких найчастіше позначають як «підземні ссавці» (underground / subterranean mammals) [46], на противагу факультативним геобіонтам, що належать до групи «рийні / риючі / копальні ссавці» (fossorial / burrowing mammals) або різноманітних типово наземних форм (overground mammals) [90]. Інколи поняття «землеріїв» у прийнятому тут обсязі (облігатні геобіонти) ототожнюють з поняттям «fossorial mammals» [79, 80].

Можливість використання підземної еконіші ссавцями зумовлена їхньою високою спеціалізацією до цього середовища. З одного боку, ця спеціалізація пов'язана з виробленням пристосувань до життя в специфічних мікрокліматичних умовах підземель: постійні гіпоксія (нестача O₂ та надлишок CO₂) і темрява, підвищена вологість, значні енергетичні витрати тварин у зв'язку з риттям. Тому всі їхні морфологічні та фізіологічні адаптації спрямовані на постійну рийну активність, живлення підземними об'єктами,

підтримання оптимального метаболізму в умовах агресивного середовища. З іншого боку, зазначена спеціалізація обмежує здатність підземних тварин до наземного способу життя внаслідок редукції (або повної втрати) органів зору і слуху, перебудови посткраніального скелета. Крім того, для них характерні й інші ознаки трогломорфності [11]: розвиток вібрис, депігментація, оксамитовий шерстний покрив, здатність до гіпотермії тощо.

Підземні ссавці — унікальна життєва форма тварин із «замкненим» у межах підземного екотопу життєвим циклом та з набором спеціальних адаптацій до постійного підземного існування, що робить їх надзвичайно уразливими на поверхні. Вони поширені на території більшості континентів¹ і представлені в сучасній фауні 282 видами 36 родів 8 родин (табл. 2). Чимало видів підземних ссавців описано понад 100 років тому, а деякі відомі у місцях свого поширення з давніх часів: наприклад, сліпака згадано у Біблії та працях Аристотеля [19, 46]. У той самий час більшість цих тварин відома науковцям лише за музейними зразками, і їхня біологія та екологія залишаються мало вивченими. Однією з причин цього є потаємний спосіб життя, що ускладнює спостереження і створює труднощі під час їхнього відлову, при утриманні та розведенні.

Спеціалізовані ссавці-землерії представлені в Україні трьома групами з двох рядів (Insectivora, Rodentia). Кроти (рід *Talpa*) з родини Talpidae (ряд Insectivora) представлені одним видом — *Talpa europaea*, але є також його гірська форма, що характеризується низкою

Табл. 2. Розподіл родів, що включають види підземних гризунів, за вищими таксонами в обсязі світової фауни (за: С. Бегалл із співавт. [46], зі змінами)*

| Підряд і родина | Підродина | Роди** |
|--|------------------|---|
| 1. Nystricomorpha — Їжатцевидні | | |
| Bathyergidae | Bathyerginae | <i>Bathyergus</i> (2)***, <i>Cryptomys</i> [вкл. <i>Fukomys</i>] (11), <i>Georchus</i> (1), <i>Heliophobius</i> (1) |
| | Heterocephalinae | <i>Heterocephalus</i> (1) |
| Ctenomyidae | | <i>Ctenomys</i> (60) |
| Octodontidae | | <i>Aconaemys</i> [вкл. <i>Pithanotomys</i>] (3), <i>Spalacopus</i> (1) |
| Echimyidae | Eumysopinae | <i>Carterodon</i> (1), <i>Clyomys</i> (2), <i>Euryzygomatomys</i> (1) |
| 2. Myomorpha — Мишовидні | | |
| Cricetidae | Arvicolinae | <i>Arvicola</i> (3), <i>Ellobius</i> (5), <i>Hyperacrius</i> (2), <i>Microtus</i> (62)*, <i>Prometheomys</i> (1) |
| | Sigmodontinae | <i>Aepeomys</i> (2), <i>Akodon</i> (42), <i>Blarinomys</i> (1), <i>Chelemys</i> (3), <i>Euneomys</i> (4), <i>Geoxus</i> (1), <i>Kunsia</i> (2), <i>Notiomys</i> (1) |
| Spalacidae | Myospalacinae | <i>Eospalax</i> (3), <i>Myospalax</i> (3) |
| | Spalacinae | <i>Spalax</i> [вкл. <i>Nannospalax</i>] (13) |
| | Rhizomyinae | <i>Cannomys</i> (1), <i>Rhizomys</i> (3) |
| | Tachyoryctinae | <i>Tachyoryctes</i> (13) |
| Geomyidae | | <i>Geomys</i> (9), <i>Orthogeomys</i> (11), <i>Pappogeomys</i> (2), <i>Thomomys</i> (9), <i>Zygozemys</i> (1) |
| 3. Sciuromorpha — Вивірковидні | | |
| Aplodontidae | | <i>Aplodontia</i> (1) |

* Таксономія гризунів в огляді С. Бегалл зі співавт. [46] наводиться за М. Мак-Кенною і С. Белл [81] і тут змінена відповідно до III видання «Види ссавців Світу» [110] (за оглядом С. Бегалл група представлена 250 видами 38 родів 6 родин, за прийнятою тут класифікацією — 282 видами 36 родів 8 родин).

** У квадратних дужках наведено назви родів, визнаних в огляді С. Бегалл зі співавт. [46] і включених у склад зазначених перед ними «великих» родів в огляді Д. Уільсона і Д. Рідера [110].

*** У дужках вказано кількість видів в роді за тим самим виданням [110]; окремі великі роди (зокрема *Microtus* s. l.) включають види з різними рівнями адаптацій до підземного життя.

¹ В Австралії, де наземні плацентарні відсутні, підземні ссавці репрезентовані унікальною родиною *Notoryctidae*, яка представлена одним видом — *Notoryctes typhlops* (Stirling, 1889).

морфологічних особливостей (малі розміри, сліпота), які зближують її з групою сліпих кротів (*Talpa caeca*). Підземні гризуни репрезентовані у фауні України сліпаками та сліпушками. Сліпаки представлені п'ятьма видами з двох близьких родів — звичайні сліпаки (рід *Spalax*) і малі сліпаки (*Nannospalax*) з родини Spalacidae; типовим, найбільш поширеним і найчисленнішим видом є *Spalax microphthalmus* [18]. Сліпушки (рід *Ellobius*) з родини Arvicolidae (інколи помилково їх відносять до Cricetidae) представлені у фауні Східної Європи одним видом, *Ellobius talpinus*, який існує тут з часів середнього плейстоцену [39].

Повний список видів цих груп у складі фауни України представлено в Додатку.

Загальний вигляд сліпака (*Spalax microphthalmus*) і сліпушка (*Ellobius talpinus*) подано на рис. 1. Ця група підземних гризунів розглянута далі докладніше. У цьому розділі зупинимося на дослідженнях особливостей середовища існування підземних гризунів, розвитку досліджень біології землеріїв та дослідженнях адаптацій до підземного способу життя.

Середовище існування підземних гризунів

Освоений гризунами підземний екоотоп характеризується певними особливостями. З одного боку, він має стабільні мікрокліматичні умови (постійні температура, вологість, темрява) і забезпечує захист від хижаків. А з іншого — у зв'язку з необхідністю пошуку об'єктів живлення вимагає від мешканців підземель постійної рийної активності, що супроводжується значними енергетичними витратами, які складно швидко відновлювати. Створення життєвого простору і пошук поживи — два одночасні процеси в життєдіяльності підземних гризунів. Спеціалізація до життя в підземному екоотопі охоплює весь спектр еколого-морфологічних та еколого-фізіологічних ознак тварин [38, 46, 73]. Згідно з оглядом К. Буш із співавт. [54], підземний спосіб життя особливо суттєво позначився на адаптаціях до риття та живлення під землею, а міжвидові відмінності у ступені пристосувань до життя в підземеллі пов'язані із забезпеченням підземних мешканців ресурсами, доступність яких змінюється у просторі та часі. Також підземний екоотоп вимагає адаптацій до перелічених вище специфічних умов: висока вологість, недостатня вентиляція та низький парціальний тиск кисню і високий — вуглекислоти (що викликають гіпоксію) тощо [46].

Велика кількість видів ссавців має відношення до підземного екоотопу, вони риють нори самостійно або використовують нори, зроблені іншими тваринами. При цьому їх вони використовують як захист від хижаків, як укриття від несприятливих погодних умов, у період підвищеної вразливості (відпочинок, літня і зимова сплячки, розмноження тощо), але основну частину свого життя та пошук поживи проводять на поверхні. Отже, у наземних ссавців підземне середовище використовується переважно як місце відпочинку, тобто як зона, вільна від ворогів [1]. Цим наземні риючі ссавці принципово відрізняються від підземних, життєдіяльність яких проходить під землею, включаючи живлення, розмноження, соціальні стосунки.

Одну з перших докладних класифікацій риючих ссавців запропонував П. Гамбарян [5, 6] на основі особливостей будови локомоторного апарату та пристосованості його до риття. Він виділяє три ступеня еволюційних пристосувань до підземного середовища: 1) тварини, що створюють тимчасові підземні сховища та більшу частину часу проводять на поверхні; 2) тварини, що риють більш-менш складні нори, але добувають поживу на поверхні; 3) тварини, які риють складні нори, проводять у них майже весь час та здобувають поживу під землею [5]. В межах третьої групи ним виділено дві підгрупи: 3а) з однофазним риттям: риття, при якому тварина розсуває ґрунт і не викидає його на поверхню (у неглибоких шарах ґрунту), 3б) двофазне, при якому риття відбувається у

глибоких шарах ґрунту і тварина спершу розрихлює, а потім викидає (транспортує) ґрунт на поверхню. Останніх, тобто тварин з двохфазним риттям, дослідник поділяє на кілька підгруп:

- рихлять ґрунт різцями і викидають головою (*Spalax*),
- рихлять ґрунт різцями і викидають грудьми (*Ellobius*)²,
- рихлять ґрунт кігтями і викидають головою (*Myospalax*),
- рихлять ґрунт кігтями і викидають грудьми (*Geomys*).

З них, за найновішими даними П. Гамбаряна зі співавт. [63], одним з найвищих рівнів спеціалізації характеризується рід *Spalax*, у представників якого весь посткраніальний скелет адаптований до риття, при цьому рухи кінцівок і голови є надзвичайно узгодженими і взаємозалежними, а шийні хребці щільно з'єднані між собою.

Нещодавно розгорнуту класифікацію життєвих та екологічних форм ссавців запропонував М. Харченко [40–41], який поклав в її основу ключову екологічну ознаку — зв'язок тварин з норним середовищем, розглянувши весь спектр тварин: від факультативних норників до спеціалізованих геобіонтів. Загалом ним виділено 21 життєву форму та 18 екоформ, які в цілому відповідають обсягам великих систематичних груп рангу родин або підродин. Ссавці-землері у прийнятому тут розумінні належать в обох цих класифікаціях до двох суміжних груп типових (облігатних) геобіонтів — кротового типу (комахоїдні геобіонти) та сліпакового типу (коренеїдні геобіонти). Останні включають всіх підземних гризунів, у тому числі сліпаків і сліпушків.

В. Топачевський [38] вказує на геологічну давність сліпакових, які диференціювалися від загального з ризомісами стовбура «хом'якових» (Cricetidae s. l.) ще в еоцені, і також на те, що серед сучасних гризунів найближчою до сліпаків родиною є ризоміси («бамбукові пацюки» з родини Rhizomyidae), хоча їх розходження зі сліпаками відбулося в олігоцені. Автор робить наголос на надзвичайних пристосуваннях до постійного перебування у підземному екоотопі, які група набула за значний проміжок часу.

У монографії «Підземні гризуни» за редакцією С. Бегал зі співавт. [46] у огляді, присвяченому специфічним умовам підземного екоотопу, Х. Бурда зі співавт. [53] зазначають давність цієї життєвої форми. Зазвичай вважалося, що підземні ссавці зайняли свою нішу у верхньому еоцені (45–35 млн років тому), і їхнє широке поширення у четвертинному періоді пов'язують з попереднім глобальним похолоданням, яке призвело до аридизації біомів і появи відкритих ландшафтів із буйним розвитком характерної для аридних територій рослинності, на що вказує і багато інших дослідників [39, 54, 86].

Проте нещодавно стало відомо, що підземний екоотоп був освоєний ссавцями значно раніше. Це підтвердили сучасні дослідження, під час яких описано групу пізньоюрських комахоїдних ссавців *Fruitafossor windscheffeli*, які мали морфологічні риси, характерні для підземних риучих ссавців [75]. Ці дослідження довели, що формування адаптацій до риття у ссавців почалося значно раніше і, напевно, відбувалося з самого початку філогенезу цієї таксономічної групи. Можливо, давні ссавці під впливом несприятливих умов довкілля того періоду були вимушені освоювати підземну еконішу, що вони й зробили з успіхом. Становлення адаптацій до життя в підземеллях у різних, часто неродинних групах ссавців засвідчує доволі легкий шлях розвитку паралелізмів в освоєнні підземного середовища і формуванні екоморфологічного типу підземного землерія.

² Ця класифікація цитується за Н. Синьовою [37], проте у статті цієї дослідниці вказано, що сліпушки викидають ґрунт головою. За нашими даними, підкріпленими багаторазовими спостереженнями тварин у природі та в умовах неволі, сліпушки викидають ґрунт з глибини ходу до виходу задніми лапами, штовхаючи його по ходу нори, рухаючись вперед задом; а коли підчищають хід та закривають вихід, то штовхають ґрунт грудьми або головою. На подібну особливість риття сліпушків (спостереження на Донузлаві) вказує А. Дулицький (особ. повід).

Розвиток досліджень з біології підземних ссавців

Історія досліджень біології підземних ссавців розгорталась упродовж тривалого часу, який можна розділити на декілька періодів. З давніх часів увагу дослідників привертало переважно надзвичайні пристосування цих тварин до специфічних умов підземелля, що значно відрізняли їх від ссавців, які мешкають на поверхні. Зокрема, це стосується таких ознак, як: редукція органів зору (до повної сліпоти) у підземних форм на відміну від розвинутих органів зору у наземних ссавців; ехолокація в низькочастотному діапазоні проти ехолокації у значно вищому частотному діапазоні; здатність до точної орієнтації у лабіринті з десятків метрів на протигагу навігації на маршрутах довжиною сотні або тисячі кілометрів; життя в термостабільних умовах підземних ходів проти необхідності підтримання теплового балансу організму шляхом зміни інтенсивності терморегуляції при різких коливаннях температури довкілля тощо.

З часу виходу у 1979 р. огляду Е. Нево [85], присвяченого вивченню конвергенції та дивергенції у підземних ссавців, та праці Дж. Ярвіша [69] щодо біології голого землекопа розпочався новий етап у вивченні підземних гризунів. Однак на початку 80-х років ХХ століття дослідження залишалися однотипними, і більшість публікацій була присвячена виявленню загальних рис біології євразійських сліпаків (переважно *Spalax ehrenbergi*) та американських гоферів (*Geomyidae*). Ця односпрямованість продовжувалася і надалі, проте подальший період ознаменувався величезною увагою до вивчення голих землекопів (*Bathyergidae*).

Так, у 1989 р. в рамках Міжнародного теріологічного конгресу в Римі відбувся симпозіум «Еволюція підземних ссавців на організмовому та молекулярному рівнях», який організували Е. Нево та О. Рейг. Наступного року за їхньою редакцією вийшла книга з матеріалами цього симпозіуму [87]. У зазначеному виданні розглянуто широкий спектр питань (екофізіологія, сенсорна біологія, порівняльна морфологія, екологія, таксономія та філогенія), проте майже всі праці були присвячені лише голим землекопам. Результатом інтенсивних досліджень цих тварин стала публікація широковідомої книги П. Шермана зі співавт. [104] «Біологія голого землекопа» та близько 150 наступних наукових публікацій³. Багато дослідників цих гризунів пояснюють такий інтерес їхніми унікальними морфологічними рисами та ексклюзивними адаптаціями до підземного способу життя. Але загалом мало місце ігнорування дослідниками великої кількості інших видів гризунів-землеріїв, які з не меншим успіхом зайняли підземну еконішу і демонструють конвергентні голим землекопам риси, а так само й доволі відмінні від землекопових особливості, але також високоефективні у підземному середовищі [46].

Наступний період досліджень підземних ссавців можна виокремити вже з 1997 р., коли під час проведення Міжнародного симпозіуму, присвяченого підземним гризунам (у рамках чергового Міжнародного теріологічного конгресу в Акапулько), сфера розглянутих питань стала значно вужчою і більш специфічною, ніж у Римі [46]. За матеріалами цього симпозіуму в 2000 р. було опубліковано монографічну збірку «Життя під землею: біологія підземних гризунів», присвячену вивченню особливостей біології цих тварин (за ред. Е. Лейсі з кол. [73])⁴. В зазначеній праці викладено найновіші результати досліджень біології підземних гризунів, важливі для подальшого розуміння природи адаптацій до підземного способу життя і, зокрема, їхнього розвитку в цій групі ссавців.

³ Цей об'єкт став надзвичайно популярним у порівнянні з іншими видами підземних ссавців, і інформація про нього поширювалася далеко за межі наукових товариств. Відомі дослідники підземних гризунів С. Бегал, Х. Бурда та К. Шляйх [46] пояснюють надвисокий рейтинг голого землекопа у дослідженнях штучно створеною позанауковими товариствами популярністю і вважають голих землекопів типовими і аж ніяк не ексклюзивними представниками групи підземних гризунів.

⁴ Ця книга в електронному вигляді є на сервері <http://books.google.com.ua>.

У 1999 р. Е. Нево [86] опублікував огляд власних досліджень з еволюції підземних ссавців, який присвячено явищам мозаїчної еволюції та конвергенції на основі структурних та функціональних адаптацій як у регресивному (дегенеративному), так і в прогресивному (компенсаторному) напрямках. Ним було показано, що мозаїчна конвергенція в еволюції підземних ссавців пов'язана з однаковими умовами існування та обмеженням підземним екоотопом і є прикладом очевидності еволюції через природний добір, що підтверджують методи порівняльної морфології. Автор підкреслив здатність підземних гризунів до широкої адаптивної радіації, пояснюючи їхнє видове різноманіття у просторі й часі процесами фенотипного і генотипного регресу, прогресу та конвергенції на молекулярному та організмовому рівнях під дією природного добору.

Одним з визначних підсумків ревізії даних щодо політипного і хромосомно поліморфного надвидового комплексу *Spalax ehrenbergi* стала підготовка Е. Нево зі співавт. [93] спеціального видання про еволюційні та екологічні взаємини «малих» видів цього надвидового комплексу: *Spalax galili*, *S. golani*, *S. carneli*, *S. judaei*. На прикладі цих видів авторами докладно проаналізовано можливості адаптивної радіації підземних ссавців загалом та особливості еволюційної диференціації цитогенетично відмінних популяцій сліпаків, ситуація з якими відповідає моделям видоутворення в дії [94].

У 2001 р. Н. Євдокимовим [8] опубліковано огляд популяційно-етологічних досліджень сліпушка степового (*Ellobius talpinus*), де підведено підсумки результатів робіт російських вчених і узагальнено результати власних досліджень поведінки і популяційної екології цієї групи землерийв. Після першої хвилі публікацій, присвячених таксономії та мінливості сліпушків [3, 76] та окремих описів біології тварин [14, 35], зазначена праця стала першим монографічним зведенням щодо біології сліпушків.

Наступний період у вивченні підземних ссавців розпочався 2005 р., коли відбувся черговий Міжнародний теріологічний конгрес у м. Саппоро (Японія). За матеріалами спеціального симпозиуму на конгресі підготовлено і в 2007 р. видано велику колективну працю «Subterranean rodents: news from underground» за ред. С. Бегалл зі співавт. [46]. Головною метою її упорядників стало не відтворення великої кількості вже встановлених фактів щодо біології землерийв загалом, а розширення знань у п'яти пріоритетних напрямках, які відображено у назвах відповідних розділів цього видання: екофізіологія; сенсорна екологія; біологія, таксономія та етологія; середовищевірна діяльність; молекулярна екологія та еволюція⁵.

Серед інших напрямків помітна увага приділяється дослідженням рийної діяльності підземних гризунів. Створюючи системи підземних галерей та виносячи на поверхню великі об'єми ґрунту, землерийи тим самим відіграють визначну середовищевірну роль, яка нерідко стає предметом окремих досліджень [25, 28]. Зокрема, вивчення норової землерийної діяльності голих землекопів (*Bathyergidae*) дозволило з'ясувати темпи формування нових галерей (0,7 м за добу), частку заповнення ґрунтом старих ходів (64% тунелів) та частоту створення нових гніздових камер (кожні 32 дні) [105]. Дослідження землерийної активності сліпушка в Україні показали доволі стабільний тип поселень (розміром до 10 x 25 м) при значних об'ємах екскаваторної діяльності, яка вимірюється величиною близько 40–90 м³ на гектар за рік у характерних для виду угіддях [13, 17].

Дослідження адаптацій до підземного середовища

Тварини здатні до мешкання у тих чи інших місцезнаходженнях завдяки формуванню відповідності між організмом та середовищем існування, і життєздатність організму прямо залежить від цього [1]. Основним завданням досліджень екзобіології та екофізіології

⁵ Це видання можна знайти в електронних бібліотеках, зокрема на сайті «zoomet.ru».

підземних гризунів є визначення допустимих меж їхнього виживання та успішного існування у підземному екоотопі. В. Топачевський [38] наводить характеристику головних пристосувань родини сліпакових (*Spalacidae*) до підземних умов, вказуючи на їхню високу спеціалізацію у кормодобуванні та рийній діяльності, а також на фізіологічні особливості організму.

У зв'язку з тим, що пошук їжі в підземних умовах є високо енерговитратним процесом, а кормові ресурси поширені нерівномірно, то здатність до перетравлювання целюлози може видатися реальним і успішним вирішенням цієї проблеми. Це, зокрема, зазначає Б. Даєр [62], який також припускає існування копрофагії у підземних гризунів, зокрема у голих землекопів (*Heterocephalus glaber*), як додатковий ресурс для засвоєння целюлози за рахунок целюлазо-активних симбіонтів (так званий зовнішній рубець), а також як механізм встановлення і підтримання соціальності. Вивчення фізіології голих землекопів і ансельських сліпаків (*Fukomys ansellii*) надало змогу встановити факт вдосконаленості їхнього шлунково-кишкового тракту, що пояснює їхню здатність до довготривалого життя [49, 60]. А. Пузаченко [33] відзначає явище облігатної копрофагії у звичайного сліпака (*Spalax microphthalmus*). У сліпушків (*Ellobius talpinus*) при довготривалому утриманні в неволі копрофагія не відзначена жодного разу [наші дані].

Іншою важливою біологічною особливістю підземних гризунів є контроль теплообміну. У огляді Ф. Седлачека [102] розглянуто механізми теплового обміну як необхідної адаптації у підземних гризунів. Зокрема, звернуто увагу на особливості шкіряних покривів і здатність до виділення надлишкового тепла через пори шкіри у видів *Heterocephalus glaber* та *Cryptomys hottentotus* [59]. Ф. Седлачек [102] відзначає існування широкого діапазону в реакції підземних гризунів на температуру у підземному середовищі — від жорсткої гомойотермії (*Spalax ehrenbergi*) до постійної гетеротермії (*Fukomys ansellii*), гетеротермії у теплий період року (*Ellobius talpinus*) (також див. [21]) та пойкилотермії (*Heterocephalus glaber*). Важливими у розумінні механізмів терморегуляції є встановлення оптимальної «термонеutralної» температурної зони для різних видів підземних гризунів. Так, для африканських сліпаків термонеutralна температурна зона знаходиться у діапазоні 25–37°C. Як зазначає Й. Зелова зі співавт. [112], широка термонеutralна зона характерна як для соціальних, так і для поодиноких видів підземних гризунів ⁶.

У зв'язку з тим, що склад атмосферного повітря у норах різко відрізняється від поверхневого, характер кровообігу у підземних гризунів має певні особливості, що компенсують нестачу кисню у повітрі підземель. У них значно підвищений вміст оксигену в крові, і ця особливість докладно вивчена у сліпака *Spalax ehrenbergi* — типового представника гризунів, які мешкають у виражених умовах гіпоксії. Зазначена адаптація виявляється у підвищенні концентрації гемоглобіну та збільшенні кількості еритроцитів [103]. Компенсаторна відповідь на умови гіпоксії виражена в особливостях вентиляції легень (підвищення частоти дихання зі збільшенням глибини ходів), що досліджено на прикладі голого землекопа в умовах неволі [78], при цьому легені тварин не мають виражених морфологічних змін. Близькі види сліпаків групи *Spalax ehrenbergi* відрізняються за толерантністю до рівня гіпоксії [44]. Але, як відзначено Ф. Седлачком [102], до цих результатів і результатів досліджень фізіології тварин у лабораторних умовах слід ставитися обережно через значні відмінності умов у лабораторії та в підземних норах.

⁶ Однозначного українського еквіваленту до терміну “solitary rodent”, широко вживаного в англійській літературі (напр., [43, 58, 105]), немає. За змістом термін може бути перекладений як «гризуни, що ведуть усамітнений, поодинокий, самотній спосіб життя». Тут і далі вжито термін-запозичення — «солітарні гризуни».

Пристосування до життя в умовах специфічного середовища вимагає від організму формування комплексу взаємно пов'язаних адаптацій, що охоплюють найживіші як за рівнем ресурсного забезпечення, так і за значимістю у загальній пристосованості функцій організму: підтриманні життєдіяльності, локомоції, соматичній та генеративній функції, імунітету та терморегуляції [21]. Для повного розуміння значення тієї або іншої функції в формуванні адаптації необхідне визначення як рівня її ресурсної забезпеченості, так і рівня її мінливості, пов'язаних зі специфічністю умов середовища. Таким чином, при вивченні адаптивних комплексів пристосувань застосовують порівняння ступенів функціонального розвитку різних систем організму у таксономічно близьких, але екологічно контрастних видів (наземні та підземні гризуни).

У таблиці 3 наведено по 5 найважливіших адаптацій гризунів до підземного способу життя: фізіологічних, сенсорних, морфологічних, етологічних. Порядок їх наведення у

Табл. 3. Приклади основних адаптацій гризунів до підземного екотопу (за різними джерелами).

| № | Фізіологічні адаптації | Сенсорні адаптації | Морфологічні адаптації | Етологічні адаптації |
|---|--|--|---|---|
| 1 | пристосування до умов гіпоксії: підвищення рівня гемоглобіну та кількості еритроцитів, частоти дихання в залежності від глибини ходів та вмісту кисню у повітрі в ходах; | пристосування органів слуху до низькочастотного діапазону: загальний діапазон слуху порівняно з наземними формами більш широкий (8 октав); | валькувата форма тіла, редукція зовнішнього вуха та зовнішніх органів зору; | широкий спектр проявів соціальності, від солітарних, що формують групи суміжних поселень* (<i>Spalax</i>), до соціальних (<i>Ellobius</i>) та еусоціальних (<i>Heterocephalus</i>); |
| 2 | зміни речовинного, енергетичного, гуморального обміну як компенсація енерговитратного кормодобування: здатність до перетравлювання целюлози і копрофагії; нерідко втрата гомойотермії; | пристосування до сприймання сейсмічних сигналів (розвиток спеціальних рецепторів на підшвах кінцівок у сліпаків); | особливості будови кістяка: вкорочення шийного відділу, передніх, задніх кінцівок, хвостового відділу; | розвиток соціально-групової поведінки призивів до формування репродуктивної асиметрії самок та стимулювання міграції і розселення молоді під впливом стресу; |
| 3 | значна порівняно з наземними гризунами тривалість життя: у голих землекопів — до 28 років, сліпаків — до 9 років, сліпушків — до 6 років; | редукція органів зору (не формується зображення на сітківці, редукція кришталика, зменшена кількість мієлінового волокна у зорових нервах, збереглося тільки фотоперіодичне сприйняття); | краніальні особливості, зміни зубного апарату; видовження різців і їх прогнатизм, розвиток потужної мускулатури часто у зв'язку з риттям зубами або гризінням жорстких підземних частин рослин; | розвиток репертуару сейсмічної та вокалізаційної комунікації (кількості ударів відповідає певна інформація у сліпаків; вокальний репертуар сліпушків до 10 звуків); |
| 4 | уповільнення темпів росту та статевого дозрівання, зниження репродуктивної здатності, послаблення імунітету та стрес-активності; | наявність «магнітного компасу» та виразної просторової пам'яті; | особливості хутряного покриву (м'якість, відсутність диференціації на ость і підшерсток) та розвиток високочутливих вібрисів; | розвиток засобів комунікації у підземному середовищі: сейсмічні та вокалізаційні засоби; |
| 5 | відсутність зимової сплячки (гібернації). | розвиток нюху (сприйняття запаху рослин і шлюбних партнерів на значній відстані), що забезпечує економію енерговитрат. | захисно-маскувальне (під колір субстрату) забарвлення хутра, майже незмінне за сезонами року. | підтримання порядку в підземних галереях ходів, миттєве лагодження зручного ходу. |

*Солітарні підземні гризуни (зокрема *Spalax*), демонструючи виразну агресію до особин свого виду при прямих контактах, демонструють очевидну агрегованість своїх поселень (групи близько розташованих індивідуальних ділянок), активно взаємодіючи з використанням сейсмосигналів.

випадку різних систематичних груп підземних гризунів виявляється доволі різним, тому рейтингові позиції окремих адаптацій є дуже умовними. Попри це, вони складають основу адаптивного комплексу підземних гризунів.

Адаптації до підземного способу життя в помірних широтах

Очевидно, що окремі фізіологічні адаптації діють у комплексі, і такий комплекс специфічних адаптацій спрацьовує тільки в цілому (дихання, кровообіг, терморегуляція, травлення, рівень обміну речовин тощо). Для формування таких адаптацій необхідно залучення додаткових енергетичних ресурсів, що виявляється у визначенні фізіологічної ціни життєдіяльності: кожна зі спеціалізацій суттєво обмежує можливості інших адаптацій або властивостей організму (наприклад статеве дозрівання). Отже, для повного розуміння механізмів формування адаптаційних стратегій необхідне комплексне вивчення усіх життєво важливих функцій організму в його взаємодії із середовищем існування⁷.

Останнім часом при вивченні фізіологічних адаптацій у підземних гризунів велика увага приділяється речовинному та енергетичному обміну цих тварин у специфічних умовах та особливостям нейтральної і гормональної регуляції. Значний прогрес у вивченні цих питань досягнуто при дослідженні соціальних підземних гризунів на прикладі сліпушка *Ellobius talpinus*. Група новосибірських дослідників детально описала «стратегію заощадливості» в життєдіяльності та репродукції сліпушків [83]. Зокрема, влітку сліпушок демонструє гетеротермічну терморегуляторну стратегію, а восени і взимку стає гоміотермічним, як поверхневі гризуни. Такі сезонні зміни теплообміну свідчать про наявність адаптацій до зимових холодів у північних частинах ареалу. З'ясовано також, що сліпушки мають знижений рівень стандартного і максимального обміну речовин, редувану здатність до підтримання температурного гомеостазу, уповільнені темпи росту і статевого дозрівання, значно нижчі показники репродукції, послаблений імунітет і невисоку стрес-активність [21, 22].

Зазначені відмінності від подібних за розмірами наземних гризунів сформувались у цих тварин завдяки існуванню в стабільних умовах підземного середовища, і вони дозволяють виду вивільнити енергетичні ресурси, необхідні для забезпечення активної рийної діяльності. За Є. Новиковим [21], сліпушки значно більше витрачають енергії на активність, тому висока енергетична ціна зумовлена особливостями їхнього локомоторного апарату та специфікою поведінки (постійне риття).

Раніше на основі результатів вивчення сезонної динаміки розвитку коренів молярів та обсягу зимових запасів Н. Євдокімов [8] припускав можливість гібернації у сліпушків, але таке припущення не узгоджується з відомими фактами зимового розмноження цих гризунів. Крім того, дослідження з використанням внутрішньочеревних датчиків у *Ellobius talpinus* у природних умовах дозволило з'ясувати, що взимку температура тіла сліпушків ніколи не знижується менше 30°C, що свідчить про відсутність у них зимової сплячки [29, 95].

Аналогічно іншим підземним гризунам сліпушки демонструють репродуктивну економію (К-стратегію), насамперед низьку плодючість порівняно з наземними гризунами. Цей факт разом з низькою гуморальною активністю і зниженою здатністю до мобілізації ресурсів під впливом факторів стресу підземного екоотопу може розглядатися як доказ «стратегії заощадливості» в крайніх її проявах [108].

⁷ Ця думка насправді справедлива для будь-якого організму (виду, життєвої форми), проте у випадку з підземними ссавцями, які фактично мешкають на межі можливостей свого класу, вона є особливо актуальною, і вивчення біології чи екофізіології цих тварин у віддалених від природи умовах не може наблизити нас до розуміння всього комплексу адаптацій ссавців до життя в гіпogeї.

Як зазначає багато дослідників, стратегія заощадливості типова для підземних гризунів і пов'язана з обмеженістю, накладеною на них середовищем, в усіх їхніх фізіологічних та поведінкових потребах. Є. Єліна та Н. Шевлюк [10, 42] за морфофункціональною оцінкою репродуктивної системи сліпушків з Південного Уралу виявили їхню здатність до цілорічного розмноження, відсутність статевого диморфізму та відповідність морфометричних показників⁸ правилу Бергмана.

Ще раніше відсутність зимової сплячки і постійна норова активність встановлена для сліпаків: у 1941 р. Є. Решетник [34] показала це для *Spalax microphthalmus* на основі аналізу обсягів зимових запасів та реєстрації свіжих викидів протягом зими. Нею ж для сліпака було відзначено виразну територіальність, поодинокий спосіб життя і наявність агресії до вселенців. Також було з'ясовано наявність високої чутливості вібрисів до дотику та руху повітря, високорозвиненого нюху та слуху.

Подальше вивчення біологічних, фізіологічних та екологічних особливостей *Spalax microphthalmus* було продовжено А. Пузаченком [30–32], який докладно дослідив будову кормодобувних галерей, гніздових камер, розміри індивідуальної ділянки, динаміку демографічної структури популяцій, особливості терморегуляції (відсутність термонеїтральної зони, низька потреба у кисні), характер добової активності та кормодобувної поведінки. С. Пасічником [27] досліджено можливі шляхи адаптації щелепного апарату сліпаків до активної рийної діяльності у зв'язку з розвитком здатності нижньої щелепи сліпаків переміщуватися у повздовжньому напрямку з великою амплітудою відхилення.

Розвиток морфологічних пристосувань сліпушків до постійної рийної діяльності досліджено Н. Синьовою [37] з використанням методик геометричної морфометрії. Завдяки цьому визначено напрямок еволюційних змін осьового черепа і нижньої щелепи у *Ellobius* (посилення прогнатизму різців, «стискання» потиличної області у дорсовентральному напрямку) та *Spalax* (скорочення потиличної та носової області).

Табл. 4. Відмінності адаптацій підземних гризунів різного рівня спеціалізації до життя в підземному середовищі (на прикладі *Spalax* та *Ellobius*)

| Ознаки | <i>Spalax</i> (сліпак) | <i>Ellobius</i> (сліпушок) |
|---------------------------------|--|--|
| Зв'язок з підземним середовищем | суворо підземний гризун; на поверхні з'являється тільки при потребі швидкого переселення на нові ділянки; | підземний гризун, який здатний деякий час проводити на поверхні, через що не може вважатися суворо підземним; |
| Соціальність, комунікація | одиначний територіальний; розвиток суперагресії; характерна сейсмічна комунікація; вокальний репертуар з лише 3–4 звуків; | соціальні гризуни, живуть групами по 2–3 до 7–12 особин (максимально — до 30 особин), вокальний репертуар включає 7–10 варіантів звуків; |
| Візуальна система | очі вкриті шкірою, сильно зменшені, здатність до фотоперіодичного сприйняття; | збережений зір, очі помірно зменшені, проте візуальна система добре розвинута; здатні бачити на відстані близько 0,5 м; |
| Поведінка на поверхні | рухається по поверхні повільно та незграбно, при найменшій небезпеці видає характерні звуки агресії (писк, шипіння), при першій можливості швидко заривається в ґрунт; | швидко бігає (як вперед, так і назад), добре тримається стоячи та підстрибуючи на задніх кінцівках, що вказує на те, що в природних умовах здатний легко вибиратися з неглибоких ям; |
| Особливості рийної діяльності | під час риття нового ходу знаходиться під землею, використовує різці для риття та голову для викидання ґрунту на поверхню; | під час риття нового ходу часто вибігає на поверхню, рие різцями, виносячи ґрунт грудьми, та потім відкидаючи його задніми кінцівками; |
| Штучні умови | не переносить неволі, гине через 1–1,5 місяці (часто значно швидше), не приручається | добре переносить неволю, можливе розмноження, при утриманні однієї особини — добре приручається. |

⁸ У цьому дослідженні автори аналізували метричні показники тіла (розміри і маса тіла) та внутрішніх органів (відносна маса серця, нирок, печінки тощо) [10, 42].

Екологічно близькі види підземних гризунів відрізняються ступенем розвитку адаптацій до підземного екотопу (табл. 4): вони дуже виражені у сліпаків (*Spalax*) і помірно виражені у сліпушків (*Ellobius*). Підземна активність гризунів супроводжується значною екскаваторною діяльністю, внаслідок якої величезні маси землі звірі виносять на поверхню ґрунту у вигляді конусів кротовин або, навпаки, захоронюють у відпрацьовані ходи. Особливості рийної діяльності докладно досліджені для багатьох груп і видів, зокрема й фауни України: як сліпаків [28, 34, 36], так і сліпушків [17, 35].

Сенсорна екологія підземних гризунів

Життя в гіпогеї позначається на всій морфології та фізіології тварин, проте найбільш значущими є зміни у сенсорній екології, оскільки підземне середовище унеможлиблює життєдіяльність (у тому числі соціальні стосунки) з використанням звичайних для наземних ссавців органів чуття. Це знаходить своє віддзеркалення й у загальній екоморфології землерийв (редукція органів слуху і зору тощо), й у набутті ними ознак трогломорфності, в тому числі стосовно сенсорів (зокрема, розвиток вібрисів, сейсмічної комунікації тощо).

Екоморфологія і дослідження сенсорної екології

Виходячи з аналізу екоморфологічних ознак, В. Топачевський [38] відзначає характерні для сліпаків адаптивні сенсорні пристосування: зміни волосяного покриву (розвиток вібрисів) та високий ступень розвитку органів чуття. Зокрема, автор звертає увагу на добре розвинуті органи нюху (будова носової порожнини за «нюхальним» типом та наявність розвинутих нюхальних часточок головного мозку), але зазначає, що будова носоглоткового каналу більше відповідає «дихальному» типу. Цю особливість він пояснює глибшою адаптацією органів дихання сліпакових до підвищеного вмісту CO₂ в порівнянні з норовими ссавцями. Окрім того, ним відзначена виключність землерийв (зокрема й родини сліпакових) у тому, що очні яблука сховані під шкірою. Хоча ця особливість є захисною адаптацією, на його думку, сліпаки втратили зір недавно, і самі зорові рецептори зазнали незначних змін⁹. Так само, виходячи з особливостей будови черепа, зазначений автор вказує на нерозвиненість слуху у Spalacidae, про що свідчить невеликий розмір слухових барабанів, маленький слуховий отвір та участь слухових барабанів в утворенні несправжньої суглобової ямки [38].

Питання сенсорної екології розглянуто в огляді С. Бегалл і К. Шляйха [45], які вказують на початок розвитку досліджень в галузі *сенсорної екології*, починаючи з праці Д. Дюсенбері [61], в якій розглянуто здатність організмів до сприйняття та передачі інформації. Цей дослідник [61] вважає сенсорну екологію окремим напрямком, в якому (порівняно з класичною екологією, де оперують потоками енергії) значна увага приділяється потокам інформації та особливостям передачі й сприйняття інформації тваринами в умовах специфічного середовища. Поряд з оглядами та ревізіями в таких питаннях класичної сенсорної біології, як слух або зір, останнім часом з'являється все більше публікацій, які кардинально змінюють погляди на сенсорні адаптації підземних тварин.

На сьогодні увагу багатьох дослідників привертає вивчення акустичної, магніторецепторної та соматорецепторної чутливості тварин. Так, у огляді К. Шляйха зі співавт. [101] представлено результати досліджень механізмів акустичної комунікації у підземних гризунів. Вивчення акустичних механізмів саме у підземних гризунів представляє

⁹ Це свідчить про розвиненість очних яблук та зорових нервів, що може бути підтвердженням наявності у сліпакових (Spalacidae) «підшкірного зору» та здатності розрізняти світло і темряву [38].

інтерес з огляду на те, що акустична комунікація є одним з ключових факторів пристосування до підземного середовища і відіграє значну роль у загальній організації соціальних тварин. Вони використовують вокальні сигнали згідно зі своїми поведінковими реакціями, зокрема для ініціації контактів між особинами, для прояву і підтвердження свого статусу (репродуктивного, домінантного, територіального) та захисту від хижаків. На міжвидовому рівні акустичні сигнали відіграють важливу роль у репродуктивній ізоляції та в процесах видоутворення.

Звукова та сейсмічна комунікації

Підземні гризуни весь час перебувають у специфічних умовах монотонного підземного екотопу, де провідну роль у комунікаціях відіграють слух та акустичні сигнали. Слух у тварин в умовах підземного екотопу залежить не тільки від будови слухової системи, а й від акустичних особливостей підземних тунелів.

У працях багатьох дослідників сенсорної екології підземних гризунів [45, 101] показано, що вокальні комунікації можуть бути пояснені загальними особливостями еволюції цих тварин. Підтверджено, що низькочастотний звук у діапазоні 200–800 Гц транслюється у підземних умовах краще, ніж звук на вищих або нижчих за вказані межі частотах. Так, Г. Хет із співавт. [66] вивчили особливості проходження звуку через норіві системи *Spalax ehrenbergi*. Зазначені та подібні дослідження показали, що вокалізація у різних видів підземних гризунів з використанням різних типів сигналів рееструється саме у низькочастотному діапазоні [66, 74, 101]. Ці результати засвідчили, що вокалізація відповідає особливостям слуху підземних гризунів, налаштованому на низькі частоти.

Обмеження слуху сліпаків низькочастотними діапазонами (близько 5,9 кГц) показали також дослідження Р. та Г. Геффнерів [64, 65], які підтвердили, що загальна слухова чутливість у підземних гризунів є нижчою, ніж у наземних. Понад те, втрати здатності до слуху, аналогічного до слуху наземних тварин, відбуваються за тією ж моделлю, що і втрати зору. Цими дослідниками також відзначено, що низькочастотне обмеження є специфічною адаптацією до підземного середовища, і загальний діапазон слуху підземних гризунів, порівняно з наземними, є ширшим (охоплює 8 октав). З'ясовано, що будова органів слуху у підземних гризунів має значні відмінності від наземних та риючих гризунів. Так, у *Spalax ehrenbergi* коваделко (*incus*) має «костисту шляпку» — структуру, не відмічену в інших ссавців, вивчених дотепер [46]. Ця особливість може пояснювати здібності сліпаків (*Spalax*) сприймати і видавати сейсмічні сигнали для комунікації [52, 97].

Більшість підземних гризунів відрізняється від наземних значно розвиненим середнім вухом та розмірами стремена (*stapes*), що пояснюється здатністю до сприйняття сейсмічних звуків [79]. Одним з фактів, який підтверджує конвергентний розвиток сенсорної системи у різних груп підземних гризунів, є те, що наземні види сурозмірних гризунів (*Cavia* sp., *Octodon degus*, *Octodontomys gliroides*) здатні видавати звукові сигнали в усьому діапазоні частот — від низьких до високих і навіть ультразвукових, з чого можна зробити припущення про скорочення діапазону вокалізації у підземних гризунів до лише низьких частот [101]. Важливою складовою вивчення сенсорної екології підземних гризунів є дослідження акустичних ефектів підземного середовища, які є різними для довго- і короткодистанційних сигналів. З'ясовано, що короткодистанційний сигнал, який використовується підземними гризунами для комунікації, менше розсіюється і має більший діапазон звукових частот, але також у низькочастотних межах [46] (табл. 5).

Однією з важливих особливостей вокалізації підземних гризунів є співвідношення рівня соціальної організації з розвитком вокального репертуару. Об'єднання особин у групи, підтримка групової єдності та регулювання групової активності призводить до розвитку необхідної сигналізації [48]. Так, солітарні види підземних гризунів (*Stenomys*

Табл. 5. Співвідношення, особливості і комунікативна значимість різних типів звукових сигналів у підземних гризунів (за сумою всіх даних [51, 101 та ін.]

| Тип сигналу | Короткодистанційний (комунікація на близькій відстані) | Довгодистанційний (комунікація на великій відстані) |
|-------------|--|--|
| Акустичний | сигнал мало розсіюється; понижені порівняно з наземними гризунами частоти (у соціальних видів широкий репертуар, у солітарних видів вокалізація переважно або тільки на коротких дистанціях) | сигнал сильно розсіюється; понижені порівняно з наземними гризунами частоти (переважно у соціальних видів; у солітарних, як правило, вокалізація на довгих дистанціях не використовується) |
| Сейсмічний | (практично не використовується) | торохтіння лапами по субстрату або удари головою по стелі галерей (переважно у солітарних видів) |

pearsoni, *C. talarum*, *Spalax ehrenbergi* та *Heliophobius argenteocinereus*) мають меншу різноманітність вокального репертуару і демонструють удвічі меншу кількість типів звуків відповідно до ситуацій порівняно із соціальними видами (*Heterocephalus glaber*, *Fukomys anselli*, *F. mechowii*) [101]. Для солітарних видів характерна вокалізація переважно трьох специфічних типів: «захисна», «приваблююча» і «страждальна», що відповідає їхньому рівню соціальної активності, важливої для захисту території, приваблювання партнера та уникнення небажаних близьких внутрішньовидових контактів. Проте значимість різноманітності вокального репертуару, вплив морфологічних та поведінкових особливостей на розвиток вокалізації в угрупованнях підземних гризунів лишаються недостатньо дослідженими [66, 101].

К. Шляйх зі співавт. [101] розглянули вокалізацію підземних гризунів у співвідношенні з мотивацією до продукування тих чи інших звуків. Дослідниками було показано, що вокалізація, як у соціальних, так і солітарних видів гризунів, відповідає правилу Е. Мортонна [82], запропонованого для ссавців і птахів. Згідно з ним тварини використовують різкі низькочастотні звуки у ситуаціях загрози, а високочастотні і більш гармонійні звуки — у «дружніх» ситуаціях [101]. Особливості вокалізації сліпака *Spalax microphthalmus* досліджено А. Пузаченком [33]: подібно до інших видів Spalacidae цей сліпак виявляє сильну агресію до інших особин свого виду (сутички закінчуються загибеллю), особливо до молоді, при цьому молоді сліпаки при агресії починають видавати нехарактерне пицання, що призводить до припинення агресії.

При колонізації нової ділянки та для подальшого її захисту більшість тварин, включаючи й підземних гризунів, використовують один або декілька довгодистанційних сигналів, що мають інформувати інвайдера (вторгника) про наявність власника території [48]. Відомо два типи довгодистанційного сигналу, що використовують у цій ситуації підземні гризуни, — сейсмічний та акустичний (вокалізаційний). Механічна вібрація, створена торохтінням (барабаненням) лапами або ударами головою по субстрату для передачі інформації між особинами, детально вивчена для двох неродинних видів підземних гризунів: *Ceorychys capensis* та *Spalax ehrenbergi* [67, 92]. *Spalax ehrenbergi* утворює вібраційні сигнали за рахунок ударів головою по склепінню тунелю, і, на думку дослідників, така поведінка є похідною від рийної активності. Ці низькочастотні сигнали передаються ефективніше, ніж вокалізаційні звуки, що передаються через повітря. Сейсмічні сигнали є важливим засобом комунікації між особинами однієї популяції (приваблювання та розпізнавання партнера), а так само й важливим ізоляційним механізмом між популяціями і видами [80, 101].

Г. Хет зі співавт. [67] окремо аналізують кількість ударів і тривалість сейсмічних сигналів, які зростають при збільшенні розміру території та зменшенні щільності популяції, і звертають увагу на важливість цього типу комунікації при видоутворенні у сліпаків.

З'ясовано також, що *Spalax ehrenbergi* може сприймати генеровані ним низькочастотні сейсмічні хвилі, використовуючи тільки свої лапи (на них розташовані пластинчасті тільця механорецепторів) для отримання точної інформації про розміри перешкод і їхнє відносне просторове положення, а також обирати найбільш енергозберігаючі стратегії для обходу перешкод і планування тунелів [70].

Г. Бурда зі співавт. [51] зазначає, що засоби комунікації підземних гризунів безпосередньо пов'язані з їхньою соціальною організацією. Тварини, що належать до соціальних видів, використовують вокальну комунікацію, в той час як для солітарних видів характерний широкий спектр сейсмічної комунікації і обмежений вокальний репертуар. Було підтверджено, що солітарні тварини, котрі рідко лишають свої нори, використовують вокальні сигнали для короткодистанційних комунікацій і сейсмічні сигнали для довгодистанційних (див. табл. 5), а представники солітарних видів, які можуть бути активними на поверхні та зберігають свої слухові та зорові здібності, використовують вокальні сигнали в обох випадках: як для коротко-, так і для довгодистанційних комунікацій [101]. Припускається, що сейсмічна сигналізація у солітарних африканських землеріїв могла розвинути для пошуку партнера, що знаходиться під землею на значній відстані [50]. Значна кількість припущень щодо сейсмічної та вокалізаційної активності підземних гризунів потребує подальших досліджень для створення загальної картини про сучасний стан та еволюцію комунікації у підземних гризунів.

Розвиток нюху у підземних гризунів

Як відомо, запах секретій є індивідуальним для кожного організму і забезпечує інформацію щодо індивідуальної ідентичності та приналежності його до певної таксономічної групи, а також залежить від незмінних видових генетичних рис. Зокрема, рослини, яким сліпаки надають перевагу у живленні, можуть бути розсіяні по території, і підземні гризуни не можуть знаходити їх, покладаючись на свій зір, втрачений ними у зв'язку з підземним способом життя. Проте продукти метаболізму, які рослини виділяють в процесі свого росту через кореневу систему, є важливими сигналами для землеріїв, причому на значній відстані, і ці сигнали забезпечують землеріям економію енерговитрат на кормодобування.

У лабораторних умовах *Spalax ehrenbergi* за допомогою нюху розрізняли їстівні та отруйні рослини. Такі здібності виявлені і в інших залучених до експерименту підземних гризунів, включаючи середземноморських *Spalax*, африканських *Cryptomys* та *Heterocephalus*, південноамериканських *Spalacopus* [68].

Також і шлюбні партнери у землеріїв можуть знаходитися на значній відстані, оскільки часто займають різні і нерідко віддалені індивідуальні ділянки. Сліпаки та інші підземні гризуни можуть знаходити їх, використовуючи нюх, який у них є основним органом чуття. Нещодавні дослідження показали, що нюх у сліпаків відіграє провідну роль як у пошуку їстівних рослин, так і в пошуку шлюбних партнерів. За результатами досліджень відомо, що запахи сечі та секрету статевих залоз у сліпаків є специфічними не лише на рівні видів, але й індивідуумів, що стає також важливим чинником міжвидової та внутрішньовидової ізоляції [101].

Візуальні системи підземних гризунів

Темрява підземного екотопу веде до регресу органів зору, але цілковите зникнення очей не зареєстровано у жодного виду ссавців. Повна втрата зору зареєстрована тільки у деяких ліній лабораторних мишей і зумовлена генними мутаціями [84]. У багатьох риючих ссавців втрата зору, найімовірніше, пов'язана з захистом очей при ритті: порівняння різних таксономічних груп землеріїв (види родин Spalacidae, Chrysochloridae, Notoryctidae та ін.) свідчить, що повна втрата зовнішніх органів зору (очей) характерна

для тих з них, що використовують голову як інструмент для риття [47]. У таких землерийв, як *Stenomys* (з помірно редукованими очима), захист очей відбувається завдяки їхньому запліщуванню під час риття [47]. Подібне ми неодноразово спостерігали у *Ellobius* (як у природі, так і при утриманні їх у неволі), при тому, що сліпушки використовують голову при ритті ще менше, ніж сліпаки або ктеноміси, і у них в цьому процесі більше задіяні лапи.

Органи зору підземних ссавців демонструють значне різноманіття регресивних стадій в залежності від рівня пристосування до підземного середовища — від суворо підземного життя до часткового або цілком поверхневого кормодобування. Зокрема, Е. Нево [86] виділяє діапазони регресивних змін органів зору у підземних ссавців — від нормально розвинених (*Spalacopus*) до помірно зменшених (*Stenomyidae*, *Geomyidae*), зменшених (*Rhizomyidae*, *Bathyergidae*, підземні *Cricetidae*), значно зменшених (більшість *Talpidae*) до повністю вкритих шкірою (*Notoryctes*, *Talpa caeca*, *Chrysochloridae*, *Spalacidae*).

Навіть в межах близьких груп підземні ссавці демонструють значний спектр відмінностей у розвитку зору. Зокрема, не у всіх підземних ссавців зір редукований. Око є своєрідним «входом» для інформації до візуальних мозкових центрів (для подальшої її обробки), і його особливості визначають розвиток зору тварини. Розмір ока визначає розмір та якість відображення об'єкта на сітківці та в цілому якість зору [84]. Прикладом видів зі значним регресом зору є сліпаки: їхні очі, вкриті шкірою, не здатні формувати образ, але вони зберегли фотоперіодичне сприйняття. Попри це, очі сліпаків, очевидно, зберігають здатність до сприйняття світла: про це свідчить наявність рудиментарного ока у формі чіткого скупчення пігментних клітин, частково занурених у жирове тіло (рис. 2). Це скупчення пігментних клітин розміщене точно під місцем зрощення повік.

Більшість підземних гризунів має нормально розвинуті органи зору: повіки, нормальні рогову оболонку, кришталік ока та розвинену сітківку [84]. Як відомо, маленькі очі обмежують розмір зображення на сітківці, що призводить до зниження гостроти зору. Це явно демонструють наземні малооки ссавці з виразною сутінково-нічною активністю — землерийки (*Soricidae*), кажани (*Chiroptera*). Тут, напевно, мала місце компенсація функцій (у землерийок — потужні аналізатори нюху, у кажанів — ультразвук). Але кришталік багатьох підземних ссавців є дуже малим порівняно з розміром ока [55]. Відомо, що серед наземних ссавців великі кришталіки властиві для нічних тварин, що дає їм змогу ефективно сфокусувати світло у темряві, а відносно малі розміри кришталіка притаманні денним формам. Виходячи з цього, кришталіки підземних ссавців, які мешкають у темряві підземного екотопу, мають бути більшого розміру, і це відхилення є парадоксальним [84].

Етологія і соціальна структура

Етофізіологія підземних гризунів

Для підземних гризунів характерно явище філопатрії, тобто прив'язаності тварин до певної ділянки суходолу [9, 30, 31]. Так, для сліпушків (*Ellobius talpinus*) характерним є те, що вони роками живуть ізольованими сімейними групами чисельністю від 2 до 18 особин за оптимальних умов, коли ділянки їхніх поселень не зазнають дії екстремальних природних процесів або інтенсивного антропогенного впливу. Кожна сім'я займає окрему територію з року в рік, прокладає нові кормові ходи, зариваючи старі, які через рік знову відновлює. Розширення сімейної ділянки відбувається за рахунок переходу сім'ї на нове вільне місце, часто на місце зникнення іншої сім'ї¹⁰. Утворення молодих сімей

¹⁰ Тобто за нормальних умов система поселень має типову метапопуляційну структуру.

відбувається на периферії поселення шляхом їхнього «відбруньковування» від старих [7, 9]. Для сліпушків також характерні циклічні зміни чисельності популяцій [7, 9].

Н. Евдокімов [8] також відзначає для сліпушків значну тривалість життя (до 6 років) та репродуктивну асиметрію самок, за якої існує затримка вступу у розмноження частини самок (може тривати до 3–4 років). Молоді самки або лишаються у материнській сім'ї, або розселюються, причому з великою загрозою загибелі. Розселення молодих з материнської колонії може продовжуватися до 3 років (переважно першими виселяються прибулі самки). Міграції сліпушків відбуваються з квітня до жовтня і охоплюють значну частку (більше 80%) особин у віці 3 років, проте лише 8,4% мігрантів вселяються у чужі сім'ї та лишаються в них.

Розмноження триває з кінця квітня до кінця серпня. Порівняння даних Н. Євдокімова, які стосуються центру ареалу (Урал), із результатами досліджень північно-східної частини (периферії) ареалу сліпушків (Новосибірська обл.) [23] дозволило встановити, що існування тварин в песимальних умовах не відбивається на чисельності сімей, але призводить до збільшення репродуктивного виходу на рівні популяції за рахунок збільшення кількості репродуктивних самок у кожній сім'ї [23]. Цими авторами, на противагу даним Н. Євдокімова [7], відзначено зростання (до трьох) кількості самок в одній сім'ї, що одночасно брали участь у розмноженні. Також з'ясовано, що у песимальних умовах північної частини ареалу виду популяції складаються виключно з меланістів (для них виявлені значно менші показники стрес-активності та вищі аеробні показники) і мають високу частку самок. Крім того, встановлено, що мінливість фізіологічних параметрів у сліпушків залежить від географії виду, що підтверджує наявність широкої «норми реакції» в адаптивній стратегії виду при існуванні в різних умовах середовища. У сім'ях сліпушків має місце етолого-фізіологічна диференціація особин, яка визначається гормональним статусом тварин. Зокрема, припускається зв'язок між адренкортикальною активністю особин в осінній період та їхнім подальшим зимовим виживанням і, відповідно, можливістю брати участь у розмноженні наступного року [24].

Як відомо [24], у видів з різними життєвими циклами (різна тривалість життя тощо) активність ГГНС¹¹ визначає не тільки швидкість статевого дозрівання та тривалість життя, а й репродуктивний успіх особин. Так, для низки підземних гризунів (зокрема, голих землекопів) встановлено, що особини з високим ієрархічним статусом мають нижчі показники глюкокортикоїдів порівняно з низькоранговими [56]. Описано навіть явище «фізіологічної кастрації» для високостресованих особин у еусоціальних *Heterocephalus glaber*, репродуктивна асиметрія у яких підтримується високим ступенем стресу у субординатних особин. Але у іншого соціального підземного гризуна — дамарського пісқорія (*Cryptomys damarensis*) — різниці між концентраціями глюкокортикоїдів для різних особин сім'ї не відзначено [24].

Для *Ellobius talpinus* Є. Новіков із співавт. [24] встановили, що самці, яким восени були притаманні низькі базальні концентрації глюкокортикоїдів (що відображають рівень стресу тварин), мали значно більше шансів на виживання взимку, а навесні відрізнялися більшою масою сім'яників порівняно з тими самцями, що мали високі концентрації гормонів. Показники концентрації глюкокортикоїдів відрізнялись у особин із різних сімейних груп. Особиам з низькими показниками ступеня стресу була характерна вища адренкортикальна реакція на стрес (імобілізацію). Таким чином, високі показники стресованості особин восени призводять до зниження резистентності їхнього організму до несприятливих умов і, як наслідок, до зимової елімінації частини самців

¹¹ ГГНС — гіпоталамо-гіпофізарна надниркова система.

або до їхньої еміграції навесні. Окрім цього, припускається, що підвищення концентрації глюкокортикоїдів є своєрідним механізмом енергозабезпечення при міграції. Відзначено більшу стійкість самок до стресуючих впливів, і це вказує на те, що інтенсивність розселення самок залежить не стільки від рівня стресуючого впливу в сім'ї, скільки від наявності у цій сім'ї самки, що розмножується [23, 24].

Прояви соціальності

Підземні гризуни формують як прості, так і складні соціальні системи з відповідним рівнем складності популяційної структури [71, 111]. Зокрема, основу просторово-етологічної структури сліпушків (*Ellobius talpinus*) складають сімейні угруповання з вираженою репродуктивною асиметрією, а соціальний спосіб життя з просторовою ізоляцією внутрішньопопуляційних груп призводить до розвитку агресивності до членів інших сімей. Ізоляція сімейних угруповань супроводжується специфічним паразитарним оточенням, що також може бути причиною низької активності імунітету [24]. Таким чином, сліпушки, окрім морфологічних адаптацій до постійного риття, мають ряд фізіолого-етологічних особливостей, що екологічно зближують їх з родиною Bathyergidae. Проте, на відміну від голих землекопів, у сліпушків низький обмін речовин та гетеротермія відмічаються лише у теплий період року, а навесні вони за цими показниками подібні до поверхневих гризунів [24].

Дані щодо соціальної структури популяції сліпаків (*Spalax*) не узгоджені. Більшість авторів вказують на те, що всі дорослі особини живуть окремо в ізольованих норових системах [26, 34, 38]. Проте за даними А. Пузаченка [30–32, 96], для *Spalax microphthalmus* характерна складніша соціальна організація: основу популяції цього виду складають сімейні групи із однієї самки (рідше двох) і одного самця. Норові системи окремих особин такої сім'ї або з'єднуються, або знаходяться поблизу. Індивідуальні ділянки самців у сліпаків більші за ділянки самок; аналогічні дані з використанням радіотелеметрії отримано для південноамериканських туко-туко (*Ctenomys talarum*) [57]. Сімейне угруповання в останніх є стійким і розпадається тільки зі смертю одного з партнерів, або (рідше) внаслідок міграції партнера за межі ділянки сімейної групи.

За даними А. Пузаченка [30–32], тип репродуктивної поведінки сліпаків — факультативна полігінія. Щорічно в межах однієї сімейної групи розмножується лише одна самка, а у випадку складу сім'ї із двох самок — самець залишає ділянку самки, яка розмножується, і створює у липні–серпні нову пару із самкою, яка буде розмножуватися в наступному році. Самки *Spalax microphthalmus* вступають у розмноження на другий рік після народження (тривалість життя у особин цього виду сягає 9 років)¹². Частина тварин (до 50% самців) живе окремо і не бере участі у розмноженні. З кінця травня до осені відбувається розселення молодих із материнського гнізда: частина з них розселяється по поверхні, частина — шляхом ізоляції своїх ходів від материнських¹³. Для сліпаків характерна виражена агресія як до особин з інших сімей, так і (в подальшому) до молоді зі своєї власної сім'ї [30–31]. Молоді сліпаки, очевидно, починають розселятися з ділянки під впливом стресу, й інтенсивне розселення самок по поверхні на першому році життя, можливо, пов'язане саме із впливом фактора стресу: наявності репродуктивної самки. Ці явища подібні до таких, що спостерігаються у сліпушків.

¹² Серед землеріїв відзначена найбільша тривалість життя; зокрема для голих землекопів при масі тіла 35 г тривалість життя сягає 28,5 років, що дозволяє розглядати їхні біологічні та фізіологічні особливості як предмет спеціальних досліджень в геронтології [49].

¹³ За даними того ж дослідника, понад 80 % сліпаків, які розселяються поверхневим шляхом, — це самки, що призводить до високої смертності самок першого року життя та встановленню рівного статевого співвідношення (народжується більше самок). Самці розселяються на другий рік життя.

За нашими даними, молодь *Spalax microphthalmus* починає активно розселятися з початку травня до другої половини липня включно, що підтверджено різким збільшенням кількості реєстрацій поверхневої активності молодих гризунів [16]. Описані особливості популяційної структури сліпаків, їхньої репродуктивної стратегії та етології — загалом аналогічні відомим у сліпушків. Але у сліпаків значно більше виражена індивідуальність — аж до «солітарності» (solitarily) як способу життя для цих тварин, що визначає формування інших екологічних рис та пристосувань, зокрема виразнішу агресивність до членів інших сімейних груп.

Як було зазначено вище, підземні гризуни нашої фауни характеризуються переважно поодиноким способом життя, але ця поодинокість умовна, і поселення різних особин завжди розміщені поруч, формуючи складну просторову структуру популяції. Фактично групи окремих особин у суміжних системах нір є єдиною соціальною групою, це притаманно, зокрема сліпакам [30–31]. Найвищий прояв соціальності характерний для Bathyergidae, що багато разів описано в літературі, помірний прояв — характерний для ктеномісів (*Ctenomys*) [72] і сліпушків (*Ellobius*) [21, 22], найменше він виражений у сліпаків (*Spalax*). Встановлено, що явище соціальності для підземних гризунів не є обов'язковою адаптацією до специфічних умов підземного середовища, і його прояв, імовірно, залежить від біологічних та фізіологічних особливостей виду [72].

Характер просторової структури популяції суттєво позначається на генетичній структурі. Це притаманно як солітарним землеріям, так і тим видам, що живуть сім'ями [88, 91, 107]. Цей вплив пов'язаний з незначним рівнем обміну генетичним матеріалом між особинами в популяції та низькою міграційною здатністю тварин [58, 99]. Завдяки дрейфу генів в популяціях підземних ссавців формуються дуже високий рівень гомозиготності всередині локальних популяцій (або окремих поселень) та значні відмінності між географічними популяціями. На цій основі у багатьох видів підземних гризунів формуються різноманітні хромосомні раси, генетичні та морфологічні форми невідомого таксономічного рангу, який нерідко позначають як «species in statu nascendi», тобто види в стадії становлення [2, 12]. Такі раси підвидового, напіввидового та аловидового рівнів описано для сліпушків надвиду *Ellobius talpinus–tancrei* [3, 76], сліпаків груп *Spalax* s. str. [4, 77], *Spalax ehrenbergi* s. l. [93, 94, 109], *Spalax leucodon* s. l. [100, 106] та багатьох інших, наприклад Bathyergidae [89].

Поведінка в умовах підземель

Паралельно з вивченням адаптацій підземних гризунів розвивалися й дослідження умов підземного екотопу. В огляді Х. Бурда зі співавт. [53] всебічно розглянуто особливості мікрокліматичних умов у норах підземних гризунів, проаналізовано результати таких досліджень за останні 40 років.

Дослідження мікрокліматичних умов у підземному середовищі є надзвичайно важливим для розуміння біології та еволюції підземних ссавців, характеру розвитку їхніх пристосувань та морфологічних, фізіологічних і поведінкових рис. У згаданому огляді [53] детально розглянуто особливості таких параметрів, як температура у співвідношенні до глибини та особливостей будови підземних ходів, вологість, вентиляція, склад повітря. Авторами зазначено, що мікрокліматичні умови підземного екотопу залежать як від надземних мікрокліматичних умов і особливостей (рослинний покрив, особливості ґрунту тощо), так і від будови самих норових систем (глибини, довжини, діаметру), а також від життєдіяльності (рухової та метаболічної активності) підземних мешканців.

Підземні ссавці живуть у температурно-стабільному екотопі, найбільш термостабільними протягом року є закриті нори на глибині понад 50 см від поверхні, у неглибоких

(менше 15 см) ходах температура значно мінливіша і залежить від наземної. В огляді Х.Бурди також наведено результати вимірювань температури у норах та нежилых гніздових камерах різних видів (*Fukomys*, *Cryptomys*, *Georychus*, *Heliophobius*, *Heterocephalus*), і такі дані чітко вказують на пряму залежність стабільності температури від глибини нори у різні сезони та протягом доби. Залежність денних коливань норової температури від типу ґрунту визначається його теплопровідністю: сухі ґрунти є менш теплоємними і охолоджуються швидше вночі [53].

Значно раніше увагу підземному середовищу приділяла в своїх дослідженнях сліпаків Є. Решетник [34]. Нею описано будову нір, кормових ходів, комор, вбиралень сліпака звичайного (*Spalax microphthalmus*). Показано залежність глибини прокладання кормових ходів від температури ґрунту (27°C — максимальна температура, за якої сліпаки рили кормові ходи).

Х. Бурда зі співавт. [53] у своєму огляді приділяли увагу такому аспекту терморегуляції, як архітектура норової системи та норова поведінка підземних ссавців. Норові системи підземних ссавців є трьохвимірними, і горизонтальний напрямок норової системи визначається багатством та розміщенням кормового ресурсу і залежить більшою мірою від кормової стратегії. Різні норові частини однієї норової системи розміщені на різній глибині і можуть значно відрізнитися за температурними показниками. Вертикальне розміщення ходів має вагоме значення для безпеки, терморегуляції, дренажу (на період затоплення). Норова температура, вища за верхній і нижній ліміти, може бути фактором стресу, але тварини здатні легко уникати його, переміщуючись вгору або вглиб до температурного оптимуму. Автори зазначають, що поки норова температура є стабільною або змінюється прогнозовано, це не потребує розвитку спеціальних терморегуляторних морфологічних пристосувань у підземних ссавців, і на перший план виступають поведінкові адаптації. Експерименти з просторовою пам'яттю у туко-туко (*Stenomys talarum*) засвідчують великі можливості цих гризунів до орієнтації у підземному просторі та швидкого формування пам'яті на виходи зі штучних лабіринтів, запропонованих в експерименті [43].

Подібні поведінкові особливості притаманні *Spalax* та *Ellobius*: ці гризуни здатні до переміщення підземними лабіринтами з високою швидкістю, причому сліпушки здатні бігати у тунелях як вперед, так і назад. Відзначено, що у неглибоких норових системах тварини пристосовуються до сезонних або денних коливань температури завдяки поведінковим реакціям, зокрема вибору риючої та кормодобувної діяльності у співвідношенні до переважаючої норової температури. Підтвердженням цього є те, що при сезонних або денних підвищеннях температури, за яких значно підвищується температура ґрунту близько від поверхні, підземні гризуни переміщуються на глибші рівні норової системи і вигрібають ґрунт у покинуті тунелі, а не на поверхню. Таке явище описане в літературі для *Spalacopus*, *Spalax* та *Heliophobius* [53], а авторами з'ясовано для *Ellobius*.

Це також може пояснювати зниження видимої на поверхні рийної активності влітку, коли значно зменшується кількість викидів у місцях поселення сліпаків [30, 31, 34]. Поведінковою адаптацією до коливань температури можна вважати і скупчення в гніздових камерах у соціальних гризунів. Температура середовища може суттєво впливати на риючу та наземну активність тварин. Зокрема для *Spalacopus cyanus* показано суттєве зниження наземної активності опівдні за високих температур [98], проте нами для *Spalax microphthalmus* показана зворотна залежність — зростання поверхневої активності у денні часи найбільш спекотних місяців [16].

Підземні гризуни і продуктивність екосистем

Фактично життєдіяльність підземних гризунів є лише фрагментом великого карбон-оксидного циклу (табл. 6), який функціонує в епігеї (наземному середовищі). Завдяки рослинам (по суті підземним частинам степових і загалом сухолюбних рослин, здатних накопичувати поживні речовини у підземних органах) ці тварини формують стійкі популяції життєвої форми підземного гризуна-фітофага, що цілком пов'язані з гіпогеєю. Існування цієї життєвої форми, з одного боку, залежить від типу і продуктивності рослинних угруповань, а з іншого — своєю середовищевірною діяльністю гризуни-землерії модифікують умови зростання продуцентів і створюють нове середовище існування для багатьох екологічних форм і систематичних груп тварин: хребетних, членистоногих тощо [15, 28, 33].

Табл. 6. Участь підземних ссавців у загальному карбон-оксидному циклі

| Явище | Біохімічний процес* | Зміст процесу стосовно гіпогеї |
|----------------------|---|--|
| Фотосинтез (рослини) | $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + h\nu \rightarrow \text{O}_2 + \text{CH}_2\text{O}$ | Процес відсутній в підземеллях, надходження базових вуглеводнів і кисню за рахунок надземного життя |
| Респірація (тварини) | $[\text{CH}_2\text{O}] + \text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{Eп}$ $= \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + \text{Eп}$ | Життєдіяльність мешканців підземель, окислення вуглеводнів (імпортовані з наземного середовища $[\text{CH}_2\text{O}]$ та O_2) |

* $h\nu$ — енергія Сонця, використана рослинами в процесі фотосинтезу,
 Eп — енергія, вивільнена внаслідок життєдіяльності тварин.

Значна залежність підземних гризунів від продуктивності рослинних угруповань (насамперед від підземної фітомаси) визначає особливий характер поширення і репродуктивної активності землеріїв. З'ясоване нами для сліпака *Spalax microphthalmus* пікове зростання наземної активності в першій декаді червня значною мірою відповідає періоду розселення молоді з «гніздових» ділянок після завершення репродуктивного періоду [16]. Цей період відповідає часу весняної і ранньолітньої вегетації степової рослинності (квітень–травень). Можна припустити, що характерна для степової зони осіння вегетація може супроводжуватися другим піком розмноження підземних гризунів. Хоча літературні дані вказують тільки на весняну репродукцію сліпаків [32], у розпорядженні авторів є дані про їхнє розмноження у кінці серпня, вересні й жовтні. Те саме можна припустити для придінцівської популяції сліпушка (*Ellobius talpinus*), судячи зі зростання рийної активності цього виду гризунів восени. Все це може свідчити про суттєвий зв'язок життєвих циклів землеріїв з продуктивністю степових ценозів.

Природні ареали землеріїв також не можуть бути пояснені виключно аридними умовами відповідних природних зон (Лісостеп і Степ), які для багатьох підземних гризунів характеризуються цілим спектром лімітуючих абіотичних факторів. Очевидно, правильніше пояснювати їх особливостями зональних флористичних комплексів (кореневищні злаки, цибулинні рослини) та приростом їхньої підземної фітомаси, а також мікрокліматичними умовами підземних екотопів. Взаємодія цих (фітомаса) та інших (наприклад, хижаків) біотичних факторів з абіотичними (температура промерзання, аерація, вологість і теплопровідність ґрунту) можуть бути визначальними у формуванні меж і мережива ареалів та популяційних ядер гризунів-землеріїв.

Для повнішого розуміння особливостей мікрокліматичних умов підземного екотопу та факторів, що впливають на нього, необхідні подальші дослідження та аналіз мікрокліматичних параметрів, спеціальний тривалий температурний моніторинг у гніздових камерах (що є більш показовим за виміри у ходах) різних видів підземних ссавців з

різноманітних місцезнаходжень і географічних регіонів. Також недостатньо вивчені механізми вентиляції у норах і гніздових камерах, фактична концентрація кисню і діоксидкарбону під час рийної діяльності та скупчення тварин у холодний період, а також концентрація нітрогену та метану в гніздових камерах і вбиральнях. Подальші дослідження необхідні для отримання відповідей на питання фізіологічних меж виживання підземних гризунів і механізмів переживання зимових холодів та весняного затоплення в їхніх місцезнаходженнях.



Рис. 1. Загальний вигляд двох типових гризунів-землеріїв фауни України: сліпака звичайного, *Spalax microphthalmus* (ліворуч, фото Є. Кудинова, окол. м. Луганськ, 07.06.2008), та сліпушка піщаного, *Ellobius talpinus* (праворуч, фото М. Колеснікова та М. Коробченко, окол. с. Старий Айдар Луганської обл., 23.06.2009).

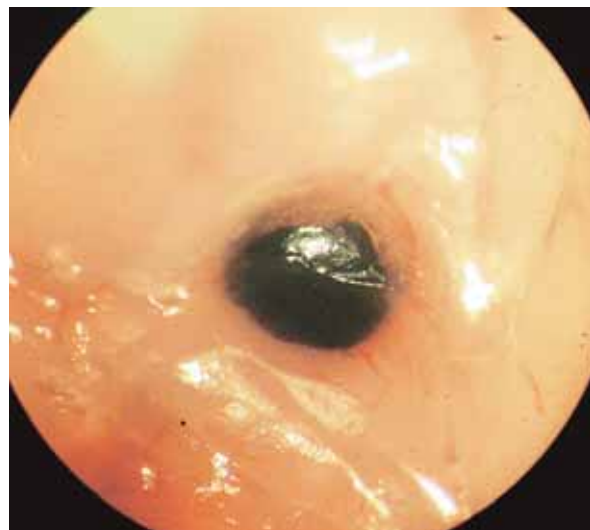


Рис. 2. Препароване око сліпака *Spalax microphthalmus*: ліворуч — жирове тіло на місці ока з добре помітним скупченням пігментних клітин; праворуч — пігментна зона під збільшенням (фото І. Загороднюка та М. Коробченко, leg. В. Ветров, окол. м. Луганськ, 15.11.2010).

Додаток. Контрольний список підземних гризунів фауни України

Підземні гризуни представлені у фауні України (як і Східної Європи загалом) двома родами — *Spalax* (5 видів) та *Ellobius* (1 вид). Нижче наведено стислу інформацію про кожний з таксонів.

Родина **Spalacidae** Gray, 1821 — сліпакові. Включає 36 видів 6 родів [110], у фауні регіону представлена одним родом, що є типовим для неї, — *Spalax* Gueldenstaedt [18, 38].

Рід ***Spalax*** Gueldenstaedt, 1770 — сліпак (сліпець). Включає 13 видів, які поділяють на два підроди [110], яким звичайно надають ранг родів: *Nannospalax* Palmer та *Spalax* s. str. [18, 38]. Тип роду — *S. microphthalmus* Gueldenstaedt. Підрід *Nannospalax* Palmer, 1903 (сліпачок, малий сліпак), відомий також як *Microspalax* Nehring, 1989 або *Mesospalax* Mehely, 1909; типовий вид — *S. ehrenbergi* Nehring [38]. Види в Україні:

Spalax* (*Nannospalax*) *leucodon (Nordmann, 1840) (syn.: *hungaricus* Nehring, *monticola* Nehring) — сліпак понтичний (угорський, середній, малий, гірський, білозубий);

Spalax* (*Spalax*) *arenarius Reshetnik, 1939 (група «giganteus») — сліпак піщаний;

Spalax* (*Spalax*) *graecus Nehring, 1898 — сліпак буковинський (сліпак грецький);

Spalax* (*Spalax*) *zemni Erxleben, 1777 (syn.: *podolicus* Pennant, *polonicus* Mehely, ранише нерідко як підвид *S. microphthalmus* Gueld.) — сліпак подільський;

Spalax* (*Spalax*) *microphthalmus Gueldenstaedt, 1770 (syn.: *typhlus* Pallas [можливо, окремих підвид або навіть вид]) — сліпак звичайний (зінське щеня, сліпець).

Родина **Arvicolidae** Gray, 1821 — норицеві (інколи у складі Muridae Illiger, 1811 або Cricetidae Fischer, 1817). Включає 73 види 5 родів [110], більшість зі схильністю до підземного способу життя (у фауні України напр. *Arvicola scherman*, *Microtus socialis*). Типовими землеріями є види триби Ellobiini (2 роди), представленої у фауні України родом *Ellobius* Fischer [15, 39].

Рід ***Ellobius*** Fischer, 1814 — сліпушок (сліпунець, сліпачок [non *Nannospalax*]). Представлений в Україні (та Європі загалом) одним видом, що є типовим видом цього роду.

Ellobius talpinus Pallas, 1770 — сліпушок степовий (піщаний, звичайний).

Подяка

Автори щиро дякують усім колегам, які сприяли проведенню цього дослідження та пошуку важкодоступних першоджерел, у тому числі Б. Ю. Кедрову, С. В. Заїці, М. М. Товпинцю. Автори висловлюють подяку А. І. Дулицькому та В. В. Пархоменку за вчитку рукопису при її підготовці до друку, а також Є. А. Новікову та І. К. Поліщуку за консультації та зауваження щодо окремих частин тексту. Автори дякують Є. Кудінову та М. Колесникову за надані в користування фотографії.

Дослідження проведено в рамках аспірантської теми М. А. Коробченко в Національному науково-природничому музеї НАН України та наукової теми Лабораторії екології тварин та біогеографії Луганського національного університету «Раритетна фауна сходу України».

Література

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Соответствие между организмом и средой // Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. — М.: Мир, 1989. — 1. — С. 16–63.
2. Воронцов Н. Н. Виды хомяков Палеарктики *in statu nascendi* // Докл. АН СССР. — 1960. — 132. — № 6. — С. 1448–1451.
3. Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А. Широкая изменчивость хромосом и вспышки хромосомного видообразования в сейсмически активных районах // Докл. АН СССР. — 1984. — 277, № 1. — С. 214–218.
4. Воронцов Н. Н., Мартынова Л. Я., Фомичева И. И. Электрофоретическое сравнение белков крови слепышовых фауны СССР (*Spalacidae*, *Rodentia*) // Зоол. журн. — 1977. — 56, вып. 8. — С. 1207–1215.
5. Гамбарян П. П. Адаптивные особенности передних конечностей горного слепца (*Spalax leucodon nehringi* Satunin) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Ереван, 1949. — 19 с.
6. Гамбарян П. П. Приспособительные особенности органов движения роющих млекопитающих. — Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1960. — 195 с.

7. Евдокимов Н. Г. Динамика популяционной структуры обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) // Экология. — 1997. — № 2. — С. 108–114.
8. Евдокимов Н. Г. Популяционная экология обыкновенной слепушонки / Ин-т экологии УрО РАН. — Екатеринбург, 2001. — 144 с.
9. Евдокимов Н. Г., Помозгова В. П. Методика посемейного отлова и учета численности обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* // Экология. — 1998. — № 5. — С. 396–399.
10. Елина Е. Е. Морфофизиологические показатели обыкновенной слепушонки в степной зоне Южного Урала // Вестн. Оренбург. гос. пед. уни-та. Приложение. — Оренбург, 2006. — № 5. — С. 132–136.
11. Загороднюк І. Особливості спелеофауни і поняття спелеобіонтів // Фауна печер України / За ред. І. Загороднюка. — Київ, 2004. — С. 33–40. — (Праці Теріологічної школи. Вип. 6).
12. Загороднюк І., Ємельянов І. Криптичне різноманіття ссавців у Східній Європі як віддзеркалення багатоманітності проявів виду // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. — 2008. — Вип. 22. — С. 166–178.
13. Загороднюк І. В., Коробченко М. А. Сліпушок, *Ellobius talpinus* (Pall.), у басейні Сіверського Дінця // Знахідки тварин Червоної книги України / За ред. Г. В. Фесенка. — К.: Інститут зоол. НАН України, 2008. — С. 407–410.
14. Зубко Я. П., Остряков С. И. О размножении слепушонки (*Ellobius talpinus* Pallas) на юге Украины // Зоол. журн. — 1961. — 40, вып. 10. — С. 1577–1579.
15. Коробченко М. Землерий як життєва форма ссавців: аналіз фауни України // Фундаментальні та прикладні дослідження в біології (Матеріали І Міжнар. конф. молодих учених. Донецьк, 23–26 лютого 2009 р.). — Донецьк: Вебер, 2009. — Т. 1. — С. 192–194.
16. Коробченко М. Наземна активність підземного гризуна *Spalax microphthalmus* // Zoocenosis–2009. Біорізноманіття і роль тварин в екосистемах: V Міжнар. наукова конференція (12–16.10.2009, Дніпропетровськ). — Дніпропетровськ: Ліра, 2009. — С. 329–331.
17. Коробченко М. А., Загороднюк І. В. Землерийна діяльність сліпушка (*Ellobius talpinus*) та характеристика його порів // Вісн. Луганськ. ун-ту. Біол. науки. — 2008. — № 14 (153). — С. 56–62.
18. Коробченко М., Загороднюк І. Таксономія та рівні диференціації сліпаків (*Spalacidae*) фауни України і суміжних країн // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. — 2009. — Вип. 26. — С. 5–14.
19. Коробченко М. А., Загороднюк І. В. Назви сліпаків (*Spalacidae*) фауни України: наукові й українські // Проблеми вивчення й охорони тваринного світу у природних і антропогенних екосистемах: Матеріали Міжнар. наук. конф., присвяченої 50-річчю з часу опублікування регіонального зведення «Животный мир Советской Буковины» (м. Чернівці, 13 листопада 2009 р.) / За ред. І. В. Скільського та Н. А. Смірнова. — Чернівці: ДрукАрт, 2010. — С. 229–238.
20. Кэрролл Р. Радиация плацентарных млекопитающих // Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных / Пер. с англ. — М.: Мир, 1993. — Том 3. — С. 5–69.
21. Новиков Е. А. Экономия ресурсов как основа адаптаций обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) // Жур. общ. биол. — 2007. — 68 — № 4. — С. 267–275.
22. Новиков Е. А. Физиологическая цена адаптаций к подземному образу жизни: обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pall.) в сравнении с наземными грызунами: Дис. ... докт. биол. наук. — Новосибирск, 2008. — 393 с. — Рукопись.
23. Новиков Е., Петровский Д., Мошкин М. Особенности популяционной структуры обыкновенной слепушонки на северо-восточной периферии видового ареала // Сибирск. экол. журн. — 2007. — № 4. — С. 669–676.
24. Новиков Е., Петровский Д., Мошкин М. Осенний стресс и вероятность повторного отлова весной у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*, Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. — 2008. — 87, вып. 3. — С. 1–10.
25. Овчинникова С. Л. Некоторые особенности экологии обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* в Черноземной полосе // Зоол. журн. — 1969. — 48, вып. 10. — С. 1564–1570.
26. Овчинникова Л. С. Обыкновенный слепыш (*Spalax microphthalmus* Güld.) юго-восточной части Черноземного центра (экология, биологические основы борьбы): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Воронеж, 1971. — С. 1–17.
27. Пасечник С. В. Морфофункциональный анализ челюстного аппарата слепышей // Вест. зоологии. — 1992. — № 4. — С. 68–72.
28. Пахомов А. Е. Биогеоценотическая роль млекопитающих в почвообразовательных процессах степных лесов Украины: Дис... д-ра биол. наук. — Днепропетровск, 1999. — 469 с. — Рукопись.
29. Петровский Д. В., Новиков Е. А., Мошкин М. П. Динамика температуры тела обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* (Rodentia, Cricetidae) в зимний период // Зоол. журнал. — 2008. — 87, № 12. — С. 1504–1508.
30. Пузаченко А. Ю. Пространственная структура группировок обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Rodentia, Spalacidae) // Зоол. журн. — 1993. — 72, вып. 5. — С. 123–131.
31. Пузаченко А. Ю. Популяционная экология обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* Güld. (Rodentia, Spalacidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1994. — С. 1–17.

32. Пузаченко А. Ю. Демографическая структура и воспроизводство в популяции обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Rodentia, Spalacidae) // Зоол. журн. — 1996. — 75, вып. 2. — С. 271–279.
33. Пузаченко А. Ю. Обыкновенный слепыш. *Spalax microphthalmus* Gueldenstaedt 1770 // Грызуны бывшего СССР. Оценка статуса и план природоохранных действий / Центр охраны дикой природы. — 2009. — http://www.biodiversity.ru/programs/rodent/species/spalax_microphthalmus.html.
34. Решетник Е. Г. Материали до вивчення систематики, географічного поширення та екології сліпаків (Spalacinae) УРСР // Збірник праць Зоолог. музею. — К., 1941. — № 24. — С. 23–95.
35. Сахно И. И. Материалы к экологии слепушонки обыкновенной в Ворошиловградской области // Вестн. зоологии. — 1978. — № 1. — С. 74–76.
36. Селюнина З. В. Сезонные изменения роющей активности песчаного слепыша // Роль природно-заповідних територій у підтриманні біорізноманіття. — Канів, 2003. — С. 271–272.
37. Синева Н. В. Анализ изменения формы черепа грызунов при роющем способе жизни с использованием методов геометрической морфометрии // Проблемы глобальной и региональной экологии : Материалы конф. молодых ученых. — Екатеринбург: Академкнига, 2003. — С. 245–253.
38. Топачевский В. А. Слепышовые (Spalacidae). — Л. : Наука, 1969. — 248 с. — (Фауна СССР. Т. 3. Млекопитающие. Вып. 3).
39. Топачевский В. А., Рековец Л. И. Новые материалы к систематике и эволюции слепушонок номинативного подрода *Ellobius* (Rodentia, Cricetidae) // Вестн. зоологии. — 1982. — № 5. — С. 47–54.
40. Харченко Н. Н. Жизненные формы норных зверей Среднего Подонья // Вестн. Моск. гос. ун-та леса. Лесной вестник. — 2003 а. — № 5. — С. 59–67.
41. Харченко Н. Н. Экоморфы норных зверей Среднего Подонья // Вестн. Моск. гос. ун-та леса. Лесной вестник. — 2003 б. — № 5. — С. 67–68.
42. Шевлюк Н. Н., Елина Е. Е. Структурно-функциональная характеристика органов репродуктивной системы самцов и самок обыкновенной слепушонки в весенне-летний период // Вестн. Оренбург. гос. пед. ун-та. Приложение. — Оренбург, 2006. — № 4. — С. 110–114.
43. Antinuchi C. D., Schleich C. E. Spatial memory in a solitary subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae) // Belg. J. Zool. — 2003. — Vol. 133, N 1. — P. 89–91.
44. Avivi A., Brodsky L., Nevo E., Band M. R. Differential expression profiling of the blind subterranean mole rat *Spalax ehrenbergi* superspecies: bioprospecting for hypoxia tolerance // Physiol. Genomics. — 2006. — 27. — P. 54–64.
45. Begall S., Schleich C. E. Sensory ecology of subterranean rodents // Begall S., Burda H., Schleich C. E. (eds.). Subterranean rodents: news from underground. — Berlin; Heidelberg : Springer-Verlag, 2007. — P. 81–85.
46. Begall S., Burda H., Schleich C. E. (eds.). Subterranean rodents: news from underground. — Berlin; Heidelberg : Springer-Verlag, 2007. — 398 p.
47. Borghi C. E., Giannoni S. M., Roig V. G. Eye reduction in subterranean mammals and eye protective behavior in *Ctenomys* // Mastozologia Neotropical // J. Neotrop. Mammal. — 2002. — 9, N 2. — P. 123–134.
48. Bradbury J. W., Vehrencamp S. L. Principles of animal communication. — Sunderland, Mass : Sinauer Associates Inc., 1998. — 882 p.
49. Buffenstein R. The naked mole-rat: a new long-living model for human aging research // The Journals of Gerontology. Ser. A (Biol. Sci. Med. Sci.). — 2005. — 60, is. 11. — P. 1369–1377.
50. Burda H. Adaptations for subterranean life // Kleiman D. G., Geist V., Hutchins M., McDade M. C. (eds.). Grzimek's animal life encyclopedia — Detroit, New York, San Diego, etc. : Farmington Hills, Mich, Gale Group, 2003. — 12. Mammals I. — P. 69–78.
51. Burda H., Bruns V., Muller M. Sensory adaptations in subterranean mammals // Nevo E., Reig O. A. (eds.). Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels. — New York : Wiley-Liss, 1990. — P. 269–293.
52. Burda H., Bruns V., Nevo E. Middle ear and cochlear receptors in the subterranean mole-rat, *Spalax ehrenbergi* // Hear. Res. — 1989. — 39. — P. 225–230.
53. Burda H., Šumbera R., Begall S. Microclimate in Burrow of Subterranean Rodents — Revisited // Subterranean Rodents: News from Underground. — Berlin; Heidelberg : Springer-Verlag, 2007. — P. 21–33.
54. Busch C., Antinuchi C. D., Del Valle J. C. et al. Population ecology of subterranean rodents // Life underground: the biology of subterranean rodents / Eds. Lacey E. A., Patton J. L., Cameron G. N. — Chicago; London : University of Chicago Press, 2000. — P. 183–226.
55. Cooper H. M., Herbis M., Nevo E. Ocular regression conceals adaptive progression of the visual systems in a blind subterranean mammal // Nature. — 1993. — 361. — P. 156–159.
56. Creel S. Social dominance and stress hormones // Trends in Ecology & Evolution. — 2001. — 16, Is. 9. — P. 491–497.
57. Cutrera A. P., Antinuchi C. D., Mora M. S., Vassallo A. I. Home-range and activity patterns of the South American subterranean rodent *Ctenomys talarum* // Journal of Mammalogy. — 2006. — 87, N 6. — P. 1183–1191.
58. Cutrera A. P., Lacey E. A., Busch C. Genetic structure in a solitary rodent (*Ctenomys talarum*): implications for kinship and dispersal // Molecular Ecology. — 2005. — 14, is. 8. — P. 2511–2523.
59. Daly T. J. M., Buffenstein R. Skin morphology and its role in thermoregulation in mole-rats, *Heterocephalus glaber* and *Cryptomys hottentotus* // Journal of Anatomy. — 1998. — 193. — P. 495–502.

60. Dammann P, Burda H. Sexual activity and reproduction delay ageing in a mammal // *Curr. Biol.* — 2006. — **16**. — P. R117–R118.
61. Dusenbery D. B. Sensory ecology: how organisms acquire and respond to information. — New York : W. H. Freeman, 1992. — 558 p.
62. Dyer B. D. A hypothesis about the significance of symbionts as a source of protein in the evolution of eusociality in naked mole rats // *Symbiosis*. — 1998. — **24**. — P. 369–383.
63. Gambaryan P. P., Zherebtsova O. V., Platonov V. V. Morphofunctional analysis of the cervical-thoracic region in some burrowing mammals // *Russian J. Theriol.* — 2005. — **4**, N 1. — P. 13–41.
64. Heffner R. S., Heffner H. E. Hearing and sound localization in blind mole rats (*Spalax ehrenbergi*) // *Hearing Research*. — 1992. — **62**, Issue 2. — P. 206–216.
65. Heffner R. S., Heffner H. E. Degenerate hearing and sound localization in naked mole rats (*Heterocephalus glaber*), with an over view of central auditory structures // *J. Comp. Neurol.* — 1993. — **331**. — P. 418–433.
66. Heth G., Frankenberg E., Nevo E. Adaptive optimal sound for vocal communication in tunnels of a subterranean mammal (*Spalax ehrenbergi*) // *Experientia*. — 1986. — **42**. — P. 1287–1289.
67. Heth G., Frankenberg E., Pratt H., Nevo E. Seismic communication in the blind subterranean mole-rat: patterns of head thumping and their detection in the *Spalax ehrenbergi* superspecies in Israel // *J. Zool. Lond.* — 1991. — **224**. — P. 633–638.
68. Heth G., Todrank J., Begall S. et al. Odours underground: subterranean rodents may not forage “blindly” // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. — 2002. — **52**. — P. 53–58.
69. Jarvis J. U. M. Eusociality in a mammal: cooperative breeding in the naked mole-rat // *Science*. — 1981. — **212**. — P. 571–573.
70. Kimchi T., Reshef M., Terkel J. Evidence for the use of reflected self-generated seismic waves for spatial orientation in a blind subterranean mammal // *The Journal of Experimental Biology*. — 2005. — **208**. — P. 647–659.
71. Lacey E. A. Spatial and social systems of subterranean rodents // *Life underground: the biology of subterranean rodents* / Eds. Lacey E. A., Patton J. L., Cameron G. N. — Chicago; London : University of Chicago Press, 2000. — P. 257–296.
72. Lacey E. A., Wieczorek J. R. Ecology of sociality in rodents: a ctenomyid perspective // *Journal of Mammalogy*. — 2003. — **84**, N 4. — P. 1198–1211.
73. Lacey E. A., Patton J. L., Cameron G. N. (eds.). *Life underground: the biology of subterranean rodents*. — Chicago; Illinois: University of Chicago Press, 2000. — 449 p.
74. Lange S., Burda H., Wegner R. et al. Living in a “stethoscope”: burrow-acoustics promotes auditory specializations in subterranean rodents // *Naturwiss.* — 2007. — **94**. — P. 134–138.
75. Luo Z. X., Wible J. R. A late Jurassic digging mammal and early mammalian diversification // *Science*. — 2005. — **308**. — P. 103–107.
76. Lyapunova E. A., Vorontsov N. N., Korobitsina K. V. et al. A Robertsonian fan in *Ellobius talpinus* // *Genetica (Ned.)*. — 1980. — **52/53**. — P. 239–247.
77. Lyapunova E. A., Vorontsov N. N., Martynova L. Ya. 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.
78. Maina J. N., Gebreegziabher Y., Woodley R., Buffenstein R. Effects of change in environmental temperature and natural shifts in carbon dioxide and oxygen concentrations on the lungs of captive naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*): a morphological and morphometric study // *J. Zool. Lond.* — 2001. — **253**. — P. 371–382.
79. Mason M. J. Middle ear structures in fossorial mammals: a comparison with non-fossorial species // *J. Zool. Lond.* — 2001. — **255**, N 4. — P. 467–486.
80. Mason M. J., Narins P. M. Seismic signal use by fossorial mammals // *Amer. Zool.* — 2001. — **41**. — P. 1171–1184.
81. McKenna M. C., Bell S. K. Classification of mammals above species level. — New York : Columbia University Press, 1997. — P. I–XII + 631 p.
82. Morton E. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some birds and mammals // *Am. Nat.* — 1977. — **111**. — P. 855–869.
83. Moshkin M., Novikov E., Petrovski D. Skimping as an adaptive strategy in social fossorial rodents: the mole vole (*Ellobius talpinus*) as an example // *Subterranean rodents: news from underground*. — Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2007. — P. 49–60.
84. Němec P., Cveková P., Burda H. et al. Visual systems and the role of vision in subterranean rodents: diversity of retinal properties and visual system designs // *Subterranean Rodents: News from Underground*. — Berlin; Heidelberg : Springer-Verlag, 2007. — P. 129–155.
85. Nevo E. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* — 1979. — **10**. — P. 269–308.
86. Nevo E. Mosaic evolution of subterranean mammals: regression, progression and global convergence. — Oxford; New York : Oxford Univ. Press, 1999. — XXVII + 413 p.
87. Nevo E., Reig O. A. Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels: Proc. of the fifth International Congress held in Rome, Italy, August 22–29, 1989. — New York : Wiley-Liss, 1990. — XIII + 422 p. — (Progress in clinical and biological research; Vol. 335).

88. Nevo E., Shaw C. R. Genetic variation in a subterranean mammal, *Spalax ehrenbergi* // Biochem. Genet. — 1972. — 7. — P. 235–241.
89. Nevo E., Capanna E., Corti M. et al. Karyotype differentiation in the endemic subterranean mole rats of South Africa (Rodentia, Bathyergidae) // Z. Säugetierkunde. — 1986. — 51. — S. 36–49.
90. Nevo E., Filippucci M. G., Beiles A. Genetic diversity and its ecological correlates in nature: comparison between subterranean, fossorial and aboveground small mammals // Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels / Eds. E. Nevo, O. A. Reig. — New York: Alan R. Liss, Inc., 1990. — P. 347–366.
91. Nevo E., Filippucci M. G., Beiles A. Genetic polymorphisms in subterranean mammals (*Spalax ehrenbergi* superspecies) in the Near East revisited: patterns and theory // Heredity. — 1994. — 72. — P. 465–487.
92. Nevo E., Heth G., Pratt H. Seismic communication in a blind subterranean mammal: a major somatosensory mechanism in adaptive evolution underground // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 1991. — 88. — P. 1256–1260.
93. Nevo E., Ivanitskaya E., Beiles A. Adaptive radiation of blind subterranean mole rats: naming and revisiting the four sibling species of the *Spalax ehrenbergi* superspecies in Israel: *Spalax galili* (2n=52), *S. golani* (2n=54), *S. carmeli* (2n=58) and *S. judaei* (2n=60). — Leiden (The Netherlands) : Backhuys Publishers, 2001. — XII + 204 p.
94. 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. — 69. — P. 263–281.
95. Petrovski D., Novikivikov E., Burns J., Moshkin M. Wintertime loss of ultradian and circadian rhythms of body temperature in the subterranean euthermic mole vole, *Ellobius talpinus*. Short communication // Chronobiology International. — 2010. — 27, N 4. — P. 879–887.
96. Puzachenko A. Yu. Space pattern of the microgroupings in subterranean mole rat *Spalax microphthalmus* (Rodentia, Spalacidae) populations // Report on the Fourth International meeting "Rodents et Spatium" (Mikolajki, Poland, May 24–28, 1993) // Mammalia. — 1993. — 57, N 4. — P. 643.
97. Rado R., Terkel J., Wollberg Z. Seismic communication signals in the blind mole-rat (*Spalax ehrenbergi*): electrophysiological and behavioral evidence for their processing by the auditory system // J. Comp. Physiol. A. — 1998. — Vol. 183. — P. 503–511.
98. Rezende E. L., Cortés A., Bacigalupe L. D. et al. Ambient temperature limits above-ground activity of the subterranean rodent *Spalacopus cyanus* // Journal of Arid Environments. — 2003. — 55. — P. 63–74.
99. Savic I., Nevo E. The Spalacidae: evolutionary history, speciation, and population biology // Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels / Eds. E. Nevo, O. A. Reig. — New York : Alan R. Liss, Inc., 1990. — P. 129–153.
100. Savic I., Soldatovic B. Distribution range and evolution of chromosomal forms in the Spalacidae of the Balkan Peninsula and bordering regions // J. Biogeography. — 1979. — 6. — P. 363–374.
101. Schleich C., Veitl S., Knotkova E., Begall S. Acoustic Communication in Subterranean Rodents // Subterranean Rodents: News from Underground. — Berlin; Heidelberg : Springer-Verlag, 2007. — P. 113–127.
102. Sedláček F. Adaptive physiological mechanisms in the underground dwellers // Subterranean Rodents: News from Underground. — Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2007. — P. 13–17.
103. Shams I., Avivi A., Nevo E. Oxygen and carbon dioxide fluctuations in burrows of subterranean blind mole rats indicate tolerance to hypoxic-hypercapnic stresses // Comp. Biochem. Physiol. — Part A (Molecular & Integrative Physiology). — 2005. — 142. — P. 376–382.
104. Sherman P. W., Jarvis J. U. M., Alexander R. D. The biology of the naked mole-rat (Monographs in behavior and ecology). — Princeton: Princeton Univ. Press, 1991. — 536 p.
105. Šklíba J., Šumbera R., Chitaukali W. N., Burda H. Home-range dynamics in a solitary subterranean rodent // Ethology. — 2009. — 115. — P. 217–226.
106. Sözen M., Matur F., Çolak E. et al. Some karyological records and a new chromosomal form for *Spalax* (Mammalia: Rodentia) in Turkey // Folia Zool. — 2006. — 55, N 3. — P. 247–256.
107. Steinberg E. K., Patton J. L. Genetic structure and the geography of speciation in subterranean rodents: Opportunities and constraints for evolutionary diversification // Life underground: the biology of subterranean rodents / Lacey E. A., Patton J. L., Cameron G. N. (eds.). — Chicago; London : University of Chicago Press, 2000. — P. 301–331.
108. Szarski H. Cell size and the concept of wasteful and frugal evolutionary strategies // J. Theor. Biol. — 1983. — 105. — P. 201–209.
109. Wahrman J., Goitein R., Nevo E. Geographic variation of chromosome forms in *Spalax*, a subterranean mammal of restricted mobility // Comparative Mammalian Cytogenetics / Ed. Benirschke K. — New York: Springer Verlag, 1969. — P. 30–48.
110. 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/>.
111. Wolff J. O., Sherman P. W. (eds.) Rodent societies. An ecological and evolutionary perspective. — Chicago; London : The University of Chicago Press, 2007. — 610 p.
112. Zelová J., Šumbera R., Sedláček F., Burda H. Energetics in the solitary subterranean rodent, the silvery mole-rat, *Heliophobius argenteocinereus*, and the allometry of RMR in African mole-rats (Bathyergidae) // Comparative Biochemistry and Physiology. Ser. A. — 2007. — 147, N 2. — P. 412–419.

Рекомендує до друку: канд. біол. наук А. І. Дулицький

М. А. Коробченко, І. В. Загороднюк, І. Г. Ємельянов

Луганський національний університет імені Тараса Шевченка,
Національний науково-природничий музей НАН України

Підземні гризуни як життєва форма ссавців

Дослідження підземних гризунів розпочалися понад 100 років тому і розвивалися упродовж тривалого часу, який можна розділити на декілька періодів: описи видового різноманіття та унікальних ознак; дослідження параметрів підземного екотопу; вивчення та аналіз морфологічних пристосувань; дослідження адаптацій у біології, фізіології, етології та популяційній екології підземних гризунів. Представлено характеристику кожного з періодів з особливою увагою до спеціальних досліджень екології та фізіології гризунів-землеріїв. Серед ключових адаптацій до підземного способу життя у всіх груп землеріїв виділено по 5 головних особливостей в області фізіології, сенсорики, морфології та етології. Представлено детальний аналіз екофізіологічних, поведінкових і сенсорних пристосувань гризунів-землеріїв до підземного екотопу. Високо спеціалізовані підземні гризуни фауни України — *Spalax* та *Ellobius* — демонструють екологічну подібність один до одного, але відрізняються за ступенем розвитку адаптацій до підземного екотопу. Проаналізовано відмінності цих двох груп у пристосуваннях до підземного способу життя.

Ключові слова: *підземні гризуни, адаптація, фізіологія, сенсорна екологія, соціальність, підземний екотоп.*

М. А. Коробченко, И. В. Загороднюк, И. Г. Емельянов

Луганский национальный университет имени Тараса Шевченко,
Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины

Подземные грызуны как жизненная форма млекопитающих

Исследования подземных грызунов начались более 100 лет тому назад и развивались на протяжении длительного времени, которое можно разделить на несколько периодов: описание видового разнообразия и уникальных признаков; исследование параметров подземного экотопу; изучение и анализ морфологических приспособлений; исследование адаптаций в биологии, физиологии, этологии и популяционной экологии подземных грызунов, изучение сенсорной экологии. Представлена характеристика каждого из периодов с особым вниманием к специальным исследованиям экологии и физиологии грызунов-землероев. Среди ключевых адаптаций к подземному образу жизни у всех групп землероев выделено по 5 главных особенностей в области физиологии, сенсорики, морфологии и этологии. Представлен детальный анализ экофизиологических, поведенческих и сенсорных приспособлений грызунов-землероев к подземному экотопу. Высоко специализированные подземные грызуны фауны Украины — *Spalax* и *Ellobius* — демонстрируют экологическое подобие друг к другу, но отличаются степенью развития адаптаций к подземному экотопу. Проанализированы отличия этих двух групп в приспособлениях к подземному образу жизни.

Ключевые слова: *подземные грызуны, адаптация, физиология, сенсорная экология, социальность, подземный экотоп.*

М. А. Korobchenko, I. V. Zagorodniuk, I. G. Emelyanov

Taras Shevchenko Luhansk National University,
National Museum of Natural History NAS of Ukraine

Underground Rodents as Life Type of Mammals

A study of underground rodents began more than 100 years ago and evolved several periods: the description of species diversity and unique features, investigation and analysis of the morphological adaptations, study of the underground ecotope parameters, the study of adaptations in biology, physiology, ethology and ecology of underground rodents; investigations of sensor ecology. Each period of investigations of burrowing rodents is characterized especially by viewpoint of ecological and physiological peculiarities of species. Among of underground life adaptations, 5 most significant peculiarities in physiology, sensory, morphology, and ethology are considered. The detailed analysis of ecophysiological, behavioral and sensorial adaptations of burrowing rodents to underground environments is also given. Highly specialized subterranean rodent species known in Ukraine, namely *Spalax* and *Ellobius*, are similar to each other, but they differ in the adaptation level to underground ecotope. Differences in adaptations to underground life between these two rodent groups are analyzed.

Key words: *underground rodents, adaptations, physiology, sensorial ecology, sociality, underground habitat.*