



CHOROLOGY OF *SPALAX ARENARIUS*, AN ENDEMIC RODENT SPECIES OF THE LOWER DNIPRO SANDS AND TAURIDA STEPPE

Igor Zagorodniuk , Marina Korobchenko 

Key words

mole rat, *Spalax arenarius*, endemic species, chorology, southern Ukraine

doi

<http://doi.org/10.53452/TU2611>

Article info

submitted 27.08.2023
revised 20.12.2023
accepted 30.12.2023

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

Correspondence

Igor Zagorodniuk; National Museum of Natural History, NAS of Ukraine; 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01054 Ukraine;
Email: zoozag@ukr.net
orcid: 0000-0002-0523-133X

Abstract

The article analyses one of the most unique species of mammals in the fauna of Ukraine—the fossorial rodent *Spalax arenarius*. The sandy mole rat is an endemic of the Ukrainian Black Sea region, one of the two endemic species in the mammal fauna of Ukraine and also a species having the smallest geographic range among representatives of the East European mammal fauna. The specifics of the modern distribution of this species, its morphological features and differences from the neighbouring species, from which it can be considered a derivative, are analysed. Particular attention is paid to five aspects of the chorological analysis: 1) description of the current distribution with a detailed map of the species' occurrence; 2) analysis of ancient *Spalax* specimens and the former distribution of this species based on actual data; 3) determination of the actual range boundaries, primarily along the land, i.e. in the east of its distribution, 4) analysis of the probable reasons for the range restriction from the west as a probably recent expansion to the region; and 5) construction of a model of the formation of the current range based on reconstructions of the distribution of *Spalax* in the Taurida Steppe. The latter was carried out considering the morphological features of *Spalax arenarius*, which are most similar to those of *Spalax giganteus*, whose modern range is limited to the Caspian Sea regions and, apparently, the North Caucasus. According to morphology and habitat reconstructions, the sandy mole rat is most likely a sister species to *Spalax giganteus* and one of the source forms for the western *S. zemni* (similar to the history of ground squirrels). The unique features of the Lower Dnipro population are presented, including the colouration of the feet and rhinaria and the structure of the skull. The history of the Lower Dnipro settlement is considered in view of the regular flooding of the region in historical times (including artificial catastrophic flood of 2023). The hypothesis of a recent (possibly secondary) expansion of the species into the region and the specifics of its presence or absence in neighbouring territories, in particular in the Crimea, Syvash, and the Molochnyi Estuary area, are formulated and considered. The zone of Lower Dnipro sands is most likely the area of recent expansion of the species, which demonstrates a correspondence to the entire complex of Lower Dnipro isolates of mammals, including *Microtus socialis*, *Sylvaemus witherbyi*, and *Stylodipus telum*.

Cite as

Zagorodniuk, I., M. Korobchenko. 2023. Chorology of *Spalax arenarius*, an endemic rodent species of the Lower Dnipro Sands and Taurida steppe. *Theriologia Ukrainica*, 26: 105–131. [In Ukrainian, with English summary]

Хорологія *Spalax arenarius* — ендемічного виду гризунів Нижньодніпровських пісків і Таврійського степу

Ігор Загороднюк, Марина Коробченко

Резюме. Проведено аналіз одного з найунікальніших видів ссавців фауни України — підземного гризуна *Spalax arenarius*. Сліпак піщаний є ендеміком українського Причорномор'я, одним з двох видів-ендемів у теріофауні України і найвужчий за ареалом вид ссавців східноєвропейської фауни в цілому. Проаналізовано особливості сучасного поширення цього виду, його морфологічних особливостей і відмінностей від суміжних видів, дериватом від яких його можна розглядати. Особливу увагу приділено п'ятьом напрямкам хорологічного аналізу: 1) опису сучасного поширення з представленням детальної карти місць знахідок виду, 2) аналізу давніх колекційних зразків *Spalax* та колишнього поширення цього виду за фактичними даними; 3) визначення фактичних меж ареалу, насамперед по суходолу, тобто на сході його поширення, 4) аналіз ймовірних причин обмеження ареалу з заходу як ймовірно нещодавнього вселення у регіон, 5) побудова моделі формування сучасного ареалу на основі реконструкцій розселення сліпаків у Таврійському степу. Останнє зроблено з урахуванням морфологічних особливостей *Spalax arenarius*, які є найбільш подібними до *Spalax giganteus*, сучасний ареал якого обмежений прикаспійськими регіонами і, очевидно, Північним Кавказом. За морфологією та ареалогічними реконструкціями сліпак піщаний найімовірніше є сестринським видом щодо *Spalax giganteus* та однією з вихідних форм для західних *S. zemni* (за аналогією з історією з ховраками). Наведено унікальні особливості нижньодніпровської популяції, включно з особливостями забарвлення ступень лап і ринарію та ознаками будови черепа. Розглянуто історію нижньодніпровського поселення з огляду на регулярні затоплення регіону в історичні часи (включно зі штучним катастрофічним водопіллям 2023 р.). Сформульована і розглядається гіпотеза недавнього (можливо вторинного) вселення виду в регіон та особливості його присутності й факти відсутності його в інших суміжних територіях, зокрема на території Криму, Сивашів і Присивашся, району Молочного лиману. Зона пісків, найімовірніше, є зоною нещодавнього вселення виду, який демонструє відповідність всьому комплексу нижньодніпровських ізолятів ссавців, який включає *Microtus socialis*, *Sylvaemus witherbyi* та *Stylodipus telum*.

Ключові слова: сліпак, *Spalax arenarius*, ендемічний вид, хорологія, південь України.

Вступ

Теріофауна України включає доволі невелику кількість ендемічних ссавців, і найчастіше мова ведеться про ендемічні підвиди інших більш поширених видів, надто дрібних ссавців, зокрема такі, що ізольовано поширені в гірських районах Карпат [Zagorodniuk 1998; Barkaszi 2016] та Криму [Evstafiev 2021]. Ці ж гірські та передгірні регіони є й зонами високого видового багатства раритетної частини фауни України в цілому [Zagorodniuk 2004]. При цьому в Карпатах найчастіше ендемізм демонструють субальпійські форми, а в Криму — гірсько-лісові. Третім виразним осередком ендемізму є район нижньодніпровських піщаних арен разом із прилеглими частинами Таврійського степу [Zagorodniuk 2019a].

Серед інших вирізняється комплекс нижньодніпровського біогеографічного вузла, названого нами Dnipro Endemic Group, DEG [Zagorodniuk 2019b], до якого входять чотири види ссавців (всі степові гризуни) — *Stylodipus telum*, *Spalax arenarius*, *Microtus socialis*, *Sylvaemus witherbyi*. У цьому ряду лише *Spalax arenarius* виділяється своїм високим (видовим) статусом, інші представлені унікальними підвидами, ареали яких охоплюють і материкове Приазов'я та прилеглу степову частину Криму. Цей видовий комплекс є одним з найпримітніших в усій теріологічній біогеографії України, що не раз робило його об'єктом уваги, починаючи зі статей про поширення «піщаного» (нижньодніпровського) сліпака за авторства Є. Решетник [Reshetnyk 1939] та І. Цемша [Tsemsh 1939]. Власне, цей сліпак після визнання його видом [Ognev 1947] став одним із найвідоміших ендеміків у складі фауни України. Надалі йому була надана надвисока увага і у Червоній книзі України (1980, 1994, 2009), і в різних галузях поширення знань, включно з нумізматиною (монета 2005 р.).

Виходячи з біогеографічної унікальності *S. arenarius* як мешканця нижньодніпровських пісків, суперечливих поглядів на його ранг і рівні подібності з іншими видами *Spalax*, його унікальності як єдиного у фауні придніпровських пісків і таврійських степів виду землерийв, визначної ролі його як індикатора незайманого степу та об'єкту охорони (включно з міжнародними «червоними» переліками), а також незмінної уваги до нього з боку цілої плеяди відомих науковців, авторами проведено розвідку всіх зазначених особливостей сліпака піщаного крізь призму його хорології. Особливого значення таким дослідженням додала й руйнація 2023 року Каховської греблі з формуванням широкої зони затоплення.

Сліпак піщаний — мешканець піщаних арен

Огляд примітних особливостей

Мова йтиме про сліпаків та сліпаковини (як сліди присутності сліпаків) на просторі материкової частини Таврійських степів і напівпустель в межах трикутника «Каховка (на півночі) — Кінбурн (на південному заході) — Перекоп (на південному сході)». Ця територія охоплює всі відомі на сьогодні факти існування сліпака піщаного.

Сліпак піщаний є одним з найпримітніших видів ссавців цієї території завдяки помітності його землерийної діяльності в місцях його присутності, а також завдяки його виразній шкодочинності в місцях поширення городництва. Окрім того, сліпак піщаний як ендемік незмінно привертає увагу дослідників і природоохоронців, і з початком війни на півдні України став одним із найбільш примітних видів, що потерпають не тільки від традиційних форм господарювання (фрагментація простору каналами, зрошення, розорювання, заліснення, знищення), але й від бойових дій (обстріли, пожежі) та спровокованих війною наслідків техногенних катастроф, включно з руйнацією греблі Каховського водосховища¹.

Відомість цього виду сформувалася передусім через його малий ареал, який є найменшим серед усіх ссавців фауни України та напевно й усієї Європи. Такий ареал за оцінками на основі даних, наведених у Червоній книзі України (2009) (рис. 1), охоплює лише 3'000 км² [Korobchenko & Zagorodniuk 2009]². Явно в розріз із біологічними особливостями близьких видів сліпаків йде і його приуроченість до піщаних арен, проте ця особливість не є абсолютною, і його «піщана» назва більше пов'язана з тим, що інших придатних місць поза пісками й немає, поза пісками переважають солонцюваті ґрунти. На власне піщаних аренах цей вид відсутній, а через освоєння людиною степу він виявився затиснутим у вузьку смугу між поливними й розораними та засадженими сосною землями, з одного боку, та піщаними аренами, з іншого боку. Докладніше біотопи і мереживо ареалу проаналізовано далі.



Рис. 1. Загальні уявлення про поширення *Spalax arenarius* за МСОП (2008) та ЧКУ (2009).

Fig. 1. General view on the distribution of *Spalax arenarius* according to IUCN (2008) and RDB of Ukraine (2009).

¹ Недослідженою темою є контузії тварин, від яких потерпають і сліпаки [Zagorodniuk & Vyshnevsky 2022].

² Для порівняння, за тим самим джерелом, у *S. zemni* — 166 тис. км², у *S. microphthalmus* — 580 тис. км². За оцінками у цій роботі (дані з MapInfo), площа ареалу *S. arenarius* становить 4,44 тис. км².

Джерела даних. Основні типи даних щодо реєстрацій сліпака (див. рис. 2):

1) прямі спостереження — зустрічі самих тварин авторами й колегами-біологами, надто працівниками наукових і природоохоронних установ. Загалом, окрім авторів, у цьому дослідженні вдалося зібрати дані від 14 колег, що спостерігали сліпака або його порії в різних районах Придніпров'я, Причорномор'я та Приазов'я — на всьому проміжку від Дніпра до Молочної та від Запоріжжя до моря. Важливою була й інформація про відсутність сліпака в тих чи інших місцях, що дозволило уточнити межі його поширення;

2) опитування різних груп природокористувачів (фермери, пастухи, шукачі скарбів); окрім цільових обстежень та опитування колег (і запитів на пошук) використано також опитування активу інтернет-пабліків — форумів та груп у соцмережах (доволі успішно — копачів скарбів та повідомлення дачників і господарів приватних садиб, що ведуть постійну боротьбу зі сліпаками як шкідниками культурних рослин). Тут критерії верифікації — детальні описи, інтерв'ювання та фотоматеріали, важливим є встановлення довірливих контактів через небажаність спілкування з потенційними екоінспекторами, зоозахисниками абощо;

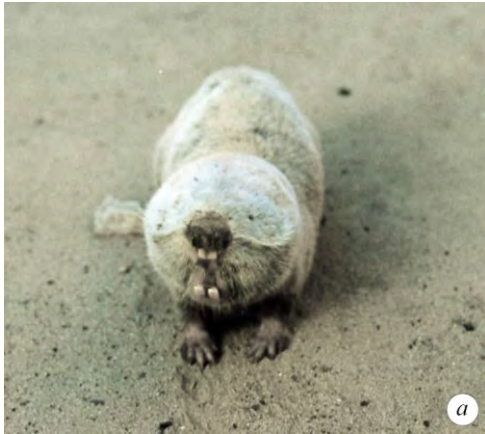
3) OSINT — аналіз інтернет-пабліків, насамперед соцмереж (в частині випадків вдавалися контакти з авторами фото і повідомлень), аналіз фотобанків, включно з Вікімедією (зокрема конкурси фото, на які присилають багато різних матеріалів), у згаданих вище закритих спільнотах копачів; у частині випадків відомості про сліпаків чи їх порії потрапляють у новини, як загального характеру (хроніки заповідної справи, місцевого життя та війни), так і спеціального (рятування сліпака: рис. 2g, зустрічі «диковинних» видів: рис. 2f);

4) природничі колекції — обсяги колекцій гризунів-землеріїв описано нами раніше [Korobchenko 2014], далі їх деталізовано щодо сліпака піщаного. У низці випадків важливими є зразки з робочих колекцій колег, які не були нам відомими, проте завдяки контактам зразки було отримано. Прикладами є робочі колекції колег із Чорноморського БЗ (зокрема, черепи, знайдені на лисячих норах: рис. 2h) і зразки з порівняльних колекцій палеонтологів (зокрема, в ННПМ, де виявлено унікальний північний зразок із Дніпрян Каховського району);

5) література — проаналізована вся доступна (але не вся тут цитована, бо чимало «сірої» і такої, що містить тільки згадки видових назв без будь-яких фактів); публікацій вкрай мало і всі вони або надто оглядові (на рівні огляду фауни країни або огляду родини), або точкові і пов'язані з конкретними територіями (насамперед з Чорноморським біосферним заповідником); попри це, в низці випадків важливою є інформація з давніх джерел, як-от щодо колишньої фауни Асканії-Нової.

Рис. 2. Приклади основних типів даних, з яких створено базу даних щодо реєстрацій сліпака піщаного: (a) сліпак, вилловлений на Кінбурні, 08.2001, фото Є. Романа (за wikipedia <https://shorturl.at/mrJPS>); (b) повідомлення природокористувачів про спостереження сліпаковин — зйомка з дрону лісопосадок в окол. Олешок (12 км на пд.сх.), 3.07.2018, Ігор Шейгас; (c) сліпак, здобутий дачниками, дачі в окол. с. Кринки, 12.09.2018, Ірина Гончаровська; (d) прямі обліки, проведені авторами та колегами — викиди сліпака на Солонозерній дачі (Чорноморський біосферний заповідник), фото М. Коробченко; (e) фото зустрінутої тварини, окол. Олешок, 1.06.2014, С. Гаврилюк (конкурс Вікімедіа); (f) порії біля Скадовська (Лазурне), кінець жовтня 2020, фейсбук, Максим Філін; (g) кадр з новинного репортажу «Рятування сліпака піщаного на трасі біля міста Олешки», 06.2017, вебсайт «Олешшя»; (h) — череп сліпака на норі лисиці, Івано-Рибальчанська ділянка (кв. 32) ЧБЗ, М. Ниточко, с/о Селюніна, 29.05.2018 (в колекції авторів).

Fig. 2. Examples of the main types of data used to create the database of *Spalax arenarius* records: (a) mole rat trapped in the Kinburn Peninsula, 08.2001, photo by E. Roman (wikipedia <https://shorturl.at/mrJPS>); (b) reports of nature users about sightings of molehills—drone survey of forest plantations in the vicinity of Oleshky (12 km to the south-east), 3.07.2018, Ihor Sheihas; (c) mole rat trapped by summer residents, dacha near the village of Krynky, 12.09.2018, Iryna Honcharovska; (d) direct surveys carried out by the authors and colleagues—excavated ground (molehills) of mole rat at Solonoozerna Dacha (Black Sea Biosphere Reserve), photo by Maryna Korobchenko; (e) photo of an animal encountered, near Oleshky, 1.06.2014, S. Havryliuk (Wikimedia contest); (f) burrows near Skadovsk (Lazurne), late October 2020, Facebook, Maksym Filin; (g) screenshot from the news report 'Rescue of the sandy mole rat on the road near the town of Oleshky', 06.2017, 'Oleshshia' website; (h) skull of a sandy mole rat at a fox burrow, Ivano-Rybalche area of BSBP, M. Nytochko, 29.05.2018 (authors' collection).



Огляд ключових публікацій

Спеціальних праць, присвячених цьому виду сліпаків, небагато. Більше є праць, де цей вид аналізують як складову родини Spalacidae або як складову локальних фаун. Однією з перших згадок є опис у «Каталозі» Й. Пачоського [Pachoskiy 1906: 13], який зазначав «*Spalax typhlus* Pall. ... Особенно обильно водятся слѣпцы въ пескахъ за Днѣпромъ».

Серед праць стосовно виду важливо згадати такі: статтю О. Гізенка про чисельність сліпака піщаного та кандибки в Україні (по суті в Чорноморському заповіднику) [Gizenko 1985], огляд відомостей про вид, підготовлений Н. Філіпчук для збірника про рідкісних видів ссавців СРСР [Filipchuk 1990], серія публікацій для різних оглядів раритетної фауни, зокрема для Червоної книги України, ссавців під охороною Бернської конвенції тощо) [Selyunina 1994, 2009] та огляду ссавців під охороною Бернської конвенції [Kondratenko & Zagorodniuk 1999] (вид тільки запропоновано включити до Додатку 3), а слідом і до переліку вразливих видів за критеріями МСОП [Tsytulina & Zagorodniuk 2008] (з перевиданням 2012 р.).

Важливим циклом досліджень стали праці З. Селюніної з обліку цього виду в Чорноморському біосферному заповіднику (ЧБЗ), в якому і в околицях якого зосереджена значна частина популяції. Такі результати представлено в низці публікацій у різного роду збірниках з екології тварин і заповідної справи [Selyunina 1990; Selyunina & Tlуста 2001; Selyunina 2003; Selyunina & Umanets 2017] та в збірниках кадастрових матеріалів [Selyunina 2008]. Вид регулярно фігурує в оглядах фауни ЧБЗ та його раритетної складової [Selyunina 2005; etc.].

Цей вид від часу його опису у 1939 р. (як підвиду у складі сліпака подільського, докладніше далі) став об'єктом уваги в різного роду таксономічних та комплексних таксономічно-біогеографічних дослідженнях, починаючи з праць Є. Решетник [Reshetnyk 1939, 1941] і до ревізій С. Огньова, В. Топачевського і авторів [Ognev 1940, 1947; Topachevsky 1969; Korobchenko & Zagorodniuk 2009]. Важливим об'єктом цей вид став у дослідженнях ролі річок у поширенні степової фауни [Tsemsh 1941; Zagorodniuk 1999]. Як представник групи еволюційно близьких видів цей сліпак став важливим об'єктом у вивченні процесів ранньої диференціації таксонів [Korobchenko 2012; Zagorodniuk 2019a]. Врешті, цей вид став важливим об'єктом музеологічних й історичних розвідок, включно з оглядами колекцій і колекторів, зокрема й Є. Решетник [Korobchenko 2014, 2016, 2022a; Zagorodniuk 2022].

Колекційні зразки *Spalax arenarius*

Загальний огляд даних

Найповніший на сьогодні огляд даних представлено у нашій праці 2014 року [Korobchenko 2014], що містить відомості про колекційні серії та окремі зразки у шести зібраннях (музеях), разом 48 зразків. Серед них — 3 екз. в ЗМД (Львів), 1 в ЗМНДУ (Ніжин), 1 в ЛЕТБ (Луганськ, нині у авторів), 13 в ННПМ-з (у т.ч. 2 на експозиції), 30 в ННПМ-р, 4 в ХОКМ³ (Херсон, у т.ч. 1 на експозиції) [Korobchenko 2014]. Ключовим зібранням є ННПМ, включно з двома колекціями — основною колекцією ссавців у відділі зоології (ННПМ-з) та остеологічними зразками у порівняльній колекції відділу палеонтології (ННПМ-р).

Для колекцій ННПМ-р нумерація зразків була змінена при останній інвентаризації 2020–2022 рр. (інвентаризація проведена З. Баркасі), тому важливо пам'ятати, що на черепах (і в усіх попередніх публікаціях) щодо ННПМ вказано старі номери.

Скорочення назв природничих музеїв прийнято за каталогом їх акронімів [Zagorodniuk & Shydlovskyy 2014]. Окрім того, прийнято такі скорочення: ЧБЗ — Чорноморський біосферний заповідник НАН України, БД — база даних (мова передусім про ННПМ-з); ПКК — Північно-кримський канал. Малими літерами позначено типи зразків (за абеткою): нщ — нижня щелепа, оп — опудало, ск — скелет, т — тушки, чр — черепи, шк — шкірки.

³ В електронній БД цього музею (ХОКМ) записано 5 екз., в т.ч. один без номера з датою надходження «1962» та приміткою на списання (публікація БД: [Podgaynyu 2015]); тут наведено дані для всіх цих зразків.

Таблиця 1. Обсяг колекційних зразків *Spalax arenarius* у досліджених колекціях природничих музеїв України
 Table 1. The number of *Spalax arenarius* specimens in the studied collections of natural history museums of Ukraine

Колекція	Кількість*	Колектор, роки	Місцезнаходження
ННПМ	1шк, 1чр + 1нщ	Зубко, 1935; Решетник, 1937	Голопристанський р-н, ЧБЗ, Солонозерна ділянка, Івано-Рибальчанська ділянка
ЗМД	3т	Ємельянова, 1967	там само
ЗМКУ	1шк+чр	Дрогачинський, 1967	там само
ЛЕТБ**	4чр + 1т	Загороднюк, 1987; Ниточко, 2018; Селюніна, 2019	там само
ННПМ	9чр, 1чр+т; 4шк, 2чр+ск, 6ск	Зубко, 1936, Решетник, 1937, 1938	Голопристанський р-н, с. Кардашинка, с. Буркути, м. Гола Пристань
ННПМ	(30 чр)***	Великанів, [1934–1936]	(без етикеток, з підписом Великанова)
ННПМ	1чр	Решетник, 1937	Олешківський р-н, м. Олешки
ХОКМ	3оп + 1шк	Воїнов, 1902	м. Олешки
ХОКМ	1т	Іздебський, 1960	с. Геройське, ЧБЗ, Солонозерна ділянка
ЗМНДУ	1шк+чр	Шешурак, 1999	Гола Пристань

* В ННПМ-з відомо 13 зразків [Shevchenko & Zolotukhina 2005], у т.ч. два — на експозиції; ** ЛЕТБ (Лабораторія екології тварин та біогеографії) — назва дослідницької групи, в якій працювали автори до 2014 р. в Луганську (до війни), що фігурує в огляді 2014 р.; тут цю назву колекції збережено, проте тепер всі зразки — в ННПМ у відділі музеології; *** кількість зразків в ННПМ-р зі зборів Вс. Великанова через обмеження доступу до цієї колекції перевірити не можна, обсяг серії прийнято за: [Korobchenko 2014], на сьогодні виявлено тільки 7 зразків (№ 1092, 3223–3225, 3254–3256 з авт. № 76, 1321, 1322, 1339, 1335, 1343, 1351; авторські номери не відповідають записам в давніх журналах обліку колекцій ННПМ).

Помилкові вказівки і перевизначення

Існує декілька публікацій з помилковими даними щодо *S. arenarius*.

Так, три екз. цього виду в каталозі ЗМД [Zatushevskyy *et al.* 2016] наведені як «*S. leucodon*» (про це ми писали раніше: [Korobchenko 2014]); ці зразки вже за географічним критерієм мають бути віднесені до *Spalax arenarius*, і далі їх описано саме так.



Рис. 3. Остеологічні зразки *Spalax arenarius*, що мають значення у вивченні поширення і мінливості сліпака: (a) череп «*Spalax zemni*», № 1156, Каховський р-н, Дніпряни, 29.02.1929, leg. М. Щербина; NMNH-р; (b) череп № 1322 з підписом В. Великанова, loc. ?, ~1935 р., NMNH-р; (c) череп № 2906, ♀, 25.08.1937, leg. Є. Решетник, Олешківський район («Цюрупинський р-н», «Одеська обл.»).

Fig. 3. Osteological specimens of *Spalax arenarius* important in the study of distribution and variability of the mole rat: (a) skull of '*Spalax zemni*' No. 1156, Kakhovka Raion, Dnipriany, 29.02.1929, leg. M. Shcherbyna; NMNH-р [Korobchenko 2014]; (b) skull No. 1322 signed by V. Velykaniv, loc. ?, ca. 1935, NMNH-р; (c) skull No. 2906, ♀, 25.08.1937, leg. E. Reshetnyk, Oleshky Raion (former 'Tsiurupinsk Raion', 'Odesa Oblast').

У колекції ННПМ-р є череп № 641 (нов. № 1335) з ідентичними вихідними даними і позначенням «*S. podolicus*» (= *zemni*), тобто це ще раз засвідчує, що мова має йти про *S. zemni*, а не *S. arenarius*. Як «*S. microphthalmus*» в БД ННПМ-з (не в каталозі 2005 р.) значиться череп № 1751, 10.06.1936 (Голопристанський р-н), який є *arenarius* і напевно ідентичний до № 2998 з Кардашинки (leg. Я. Зубко) в ННПМ-з, тобто чр № 1751 «*microphthalmus*» = шк № 2998 *arenarius*). Про череп «*Spalax podolicus*» (= *arenarius*) з Асканії-Нової (1929 р.), що є унікальною знахідкою в цілому для *Spalax* з України, написано в розділі «Межі поширення» в окремому огляді асканійських матеріалів.

Докладні відомості про колекційні зразки

Описи зразків наведено за єдиною схемою: loc., leg., col., sample, №, date [cit.] (тобто місцезнаходження, збирач, колекція, тип зразка, номер, дата, цитування).

1) Кінбурн 1 (Івано-Рибальчанська ділянка ЧБЗ та окол.): • ЧБЗ, Івано-Рибальчанська ділянка, leg. Є. Решетник, ННПМ-з, 1ч № 4948 (paralectotype), 3.07.1937 [Shevchenko & Zolotukhina 2005]; • Голопристанський р-н, ур. Івано-Рибальче, leg. Є. Решетник, ННПМ-р, 1шк № 1125, 1937; • ЧБЗ, Івано-Рибальчанська ділянка, leg. І. Ємельянова, ЗМД, 2т № 1402, 27.05.1967, як «*S. leucodon*» [Zatushevskyy et al. 2016]; • ЧБЗ, Івано-Рибальче, leg. І. Дрогичинський, ЗМКУ, 1чр+т № 2934, 1.10.1967 (як *microphthalmus*, перевизн.: [Korobchenko et al. 2018]); • Голопристанський р-н, між с. Рибальче та Виноградне, ЛЕТБ, 1чр+т № 1330, 15.11.2019 (загиблий на дорозі), leg. Г. Гонтак-Онищук (с/о З. Селюніна); • ЧБЗ, Івано-Рибальчанська діл., кв. 32 (знайдено на вигребі з нори лисиці), leg. М. Ниточко, ЛЕТБ, 2чр № 1318–1319, 29.05.2018.

2) Кінбурн 2 (Солоноозерна ділянка ЧБЗ та окол.): • ЧБЗ, Солоноозерна ділянка, leg. І. Ємельянова, ЗМД, 2т № 1401, 1403, 27.05.1967, як «*S. leucodon*» [Zatushevskyy et al. 2016]; • ЧБЗ, Солоноозерна ділянка, leg. Я. Зубко, ННПМ-з, 1шк № 2987, 28.06.1935 [Shevchenko & Zolotukhina 2005]; • ЧБЗ, без дет., leg. Є. Решетник, ННПМ-з, 5шк № 2988–2992 (paralectotype), 22–27.05.1937 [Shevchenko & Zolotukhina 2005]; • ЧБЗ, Солоноозерна ділянка, окол. с. Геройське, leg. В. Іздебський, ХОКМ, 1т № з-мл-154 (фонди), 10.06.1960 [Podgaynyy 2015]; • ЧБЗ, Солоноозерна діл., leg. І. Загороднюк, ЛЕТБ, 1чр № 1287, 09.1987 [фото в: Korobchenko & Zagorodniuk 2009].

3) Гола Пристань та окол.: • Голопристанський р-н, [Кардашинка (відповідно до № 2998)], leg. [Я. Зубко (відповідно до № 2998)], ННПМ-з, 1чр № 1751, 10.06.1936, як «*S. microphthalmus*» [БД, проте немає в каталозі; найімовірніше чр № 1751 = шк № 2998]; • loc. Кардашинка, leg. Я. Зубко, ННПМ-з, 1т № 2998, 10.06.1936 [Shevchenko & Zolotukhina 2005]; • с. Кардашинка, leg. Є. Решетник, ННПМ-з, 2шк № 2995–2996 (paralectotype), 31.05.1937 [Shevchenko & Zolotukhina 2005]; • с. Мала Кардашинка, leg. Є. Решетник, ННПМ-р, 1чр № 1097, 1937; • м. Гола Пристань, leg. Є. Решетник, ННПМ-з, 1шк № 2994 (paralectotype), 28.05.1937 [Shevchenko & Zolotukhina 2005]; • м. Гола Пристань, leg. Є. Решетник, ННПМ-р, 11 екз. (6чр + 6ск) № 1098–1101, 1104–1105, 1107–1108, 1112, 1114, 1124, 1937; • м. Гола Пристань, leg. Є. Решетник, ННПМ-р, чр № 5, 21.05. 1937 [Korobchenko 2014]; • там само, leg. Є. Решетник, ННПМ-р, 1чр № 1134, 1938; Гола Пристань, лука, leg. П. Шешурак, ЗМНДУ, 1 шк+чр № Ма304, 19.08.1996; • [Гола Пристань], leg. В. Великанів, ННПМ-р, 7 [30?] чр., бл. 1935–1936 (деталі в табл. 1, орієнтовна дата за: [Zagorodniuk 2013]).

4) Буркути, Скадовськ: • Голопристанський р-н, с. Буркути, leg. Є. Решетник, ННПМ-з, 1шк № 2997, 2.06.1937 [Shevchenko & Zolotukhina 2005]; • с. Буркути, leg. Є. Решетник, ННПМ-р, 2чр+1ск № 1095, 1110, 1937; Скадовськ, пн. окол., leg. С. Шостенко, 04.2019, ЛЕТБ, 1т № 1301.

5) Олешки, Каховка: • м. Олешки, leg. Є. Решетник, ННПМ-р, 1чр № 1094, 1937; • м. Олешки, leg. Н. Воїнов, ХОКМ, 2оп № з-мл-90 (експоз.) та 91, 25.05.1902, 06.06.1902 (= № 47–48 в каталозі Пачоського) [Podgaynyy 2015]; • [ймовірно звідти же], leg. ?, ХОКМ, 1шк № з-мл-198, без дати [Podgaynyy 2015]; • [ймовірно звідти же], leg. Зелінський, ХОКМ, 1оп без №, 07.12.1962 (дата надходження) [Podgaynyy 2015]; • Основа (нині р-н Каховки), leg. З. Голов'яно, ННПМ-р, 1чр № 1335 (641, 313), ННПМ-з⁴, 1шк № 2993, як «*podolicus*», 28.07.1925.

⁴ В ННПМ-з є *S. arenarius* № 2993 (шк) з с. Основа «Одеської обл.» (leg. З. Голов'яно, 28.07.1925), яке в каталозі віднесено до Березівського р-ну Одещини [Shevchenko & Zolotukhina 2005]; цю шкірку за географічним критерієм перевизначено як *S. zemni* [Zagorodniuk et al. 2017]; тепер очевидна тотожність шк+чр.

Типові зразки

Наявність типових матеріалів є вкрай важливою через напевно велику динаміку видових ареалів сліпаків у минулому і через те, що ключовими для діагностики є остеологічні матеріали, передусім черепи. При ревізії колекцій типових зразків в ННПМ виявлено 9 лектотипів [Zagorodniuk & Shevchenko 2001]. У супровідному коментарі до них зазначено: «При описі таксону *Spalax polonicus arenarius* Є. Решетник [Reshetnyk 1939] у текстовій частині не вказує на типові зразки. Водночас авторкою наведено фотографії черепів двох особин нового таксону — № 5 ♀ і № 14 ♂. Остання обставина, згідно зі статтею 72.5.6 МКЗН, є прийнятною в якості назвоносних типів і дозволяє вважати їх синтипамі.

Пізніше С. Огнев [Ognev 1947] вказав, що екз. № 14 є «типом» (с. 615), що згідно зі статтею 74 МКЗН може бути інтерпретоване як позначенням цього зразка лектотипом, а решти — паралектотипами. Проте, зразок № 14, виявлений нами в NMNH, представлений лише шкіркою, ознаки якої не є значимими відповідно до переліку ознак, що є діагностичними для видів цієї групи гризунів [Topachevsky 1967; Korobchenko 2012]. Одночасно, зразок № 5, що не був відомий у колекціях, виявлено нами в ННПМ-р [Korobchenko 2014]. На ньому є авторський напис «тип», і його, як і № 4, виявлено там само (рис. 4). Обидва зразки є на фото в статті Є. Решетник з описом «*Spalax polonicus arenarius*» [Reshetnyk 1939]. Тому перелік типових зразків має бути доповнений цими двома черепами і зразок № 5 ми вважаємо типом.

- *typus*: № 5, ♀, чр, написи «*Spalax zemni arenarius* subsp. nova» і «тип», Гола Пристань, 21.05.1937, leg. Решетник (уточн. за: [Korobchenko 2014]);
- *paralectotypi*: № 2990 (14), ♂, шк, loc.: Голопристанський р-н, [комуна] 12-ти річчя Жовтня, 25.05.1937, leg. Решетник (у каталозі [Zagorodniuk & Shevchenko 2001] позначено як «лектотип»); № 2988, о, шк, loc.: Гола Пристань, leg. Решетник (без ориг. етик.); № 2989, ♂, шк, loc.: Голопристанський р-н, 25.05.1937, leg. Решетник (без ориг. етик.); № 2991 (8), ♀, шк, loc.: Гола Пристань, leg. Решетник; № 2992 (15), ♂, шк, loc.: Гола Пристань, 19.05.1937, leg. Решетник; № 2994 (17), ♂, шк, loc.: Гола Пристань, 28.05.1937, leg. Решетник; 2995 (20), ♀, шк, loc.: Голопристанський р-н, с. Кардашинка [в електронній БД типових серій ННПМ невіправданно як «Кардашовка»], leg. Решетник; № 2996 (21), ♂, шк, loc.: Голопристанський р-н, с. Кардашинка, 31.05.1937, leg. Решетник; № 4948 (27), ♂, чр, loc.: [там само], Івано-Рибальче, 1937, leg. [Решетник]; № 5847 ♂ № 5848, авт. № 4, 19.05.1938, leg. [Решетник].

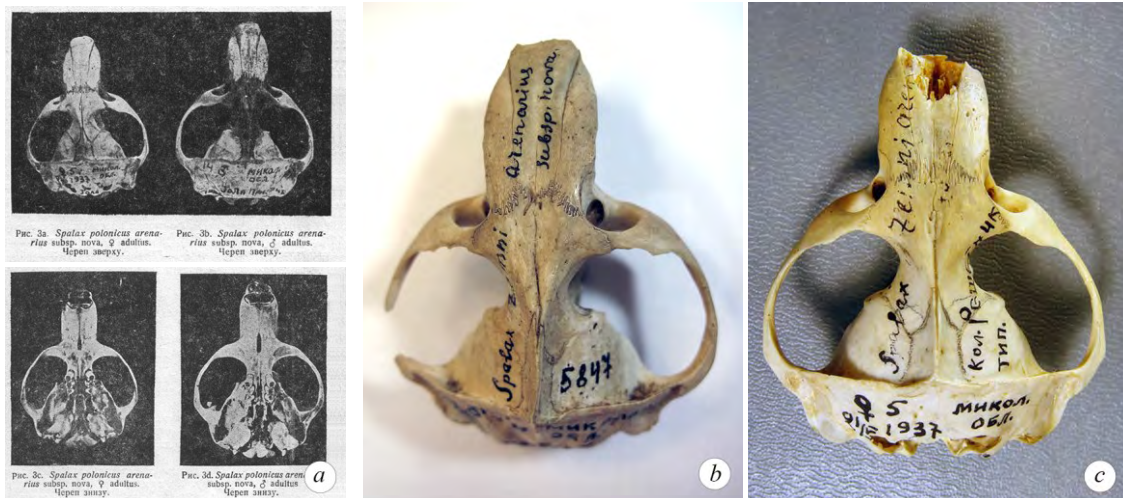


Рис. 4. Типові зразки *Spalax arenarius* згідно з первинним описом і аналізом колекцій NMNH-р: (a) фото черепів типових зразків за працею Решетник 1939 р. (зразки № 5 та 14); (b) синтип «*Spalax zemni arenarius*» ♂ № 5848, авт. № 4, 19.05.1938; (c) синтип *Spalax zemni arenarius*, ♀, авт. № 5 та напис «тип», Гола Пристань, 21.05.1937, leg. Є. Решетник [after: Korobchenko 2014].

Fig. 4. Type specimens of *Spalax arenarius* according to the initial description and analysis of the collections of NMNH-р: (a) photos of skulls of type specimens from Reshetnik's 1939 work (specimens No. 5 and 14); (b) syntype of '*Spalax zemni arenarius*' ♂ No. 5848 with author's No. 4, 19.05.1938; (c) syntype of *S. z. arenarius*, ♀ author's No. 5 with mark 'typus', Hola Prystan, 21.05.1937, leg. E. Reshetnyk [after: Korobchenko 2014].

Ареал сліпака піщаного: загальний опис

Загальна характеристика ареалу

Всі види *Spalax* поширені відокремлено один від одного та уникають симпатрії. Не виняток і *Spalax arenarius*, який поширений ізольовано від інших видів, оскільки відокремлений від більш західного *S. zemni* річищем Дніпра, а від більш східного *S. microphthalmus* — зоною півпустель та смугою територій, на яких немає жодного землерія — від Каховки та Великого Лугу до Сивашів та Генічеська. Сліпаки далі на схід з'являються аж біля Мелітополя (в районі Молочного лиману) і на півночі — на схід від Токмака та Василівки. В Криму і на островах Сиваша сліпаків немає, вони не переходять Перекоп, хоча в історичні часи (близько 70–100 тис. років тому) *Spalax* в Криму були (як '*microphthalmus*') [Markova 2005].

По суті ареал *S. arenarius* лежить в межах колишнього Дніпровського повіту, за недавнім поділом — в межах адміністративних районів Скадовського, Олешківського і Голопристанського, а за сучасними адміністративними поділами — в межах Скадовського і лівобережної частини Херсонського районів. Ще одним сегментом є найзахідніша частина Кінбурну, яка відноситься до Миколаївської області і на якій розташовано НПП «Білобережжя Святослава».

Позначати ареал вузькою смугою уздовж Дніпра, як це роблять у «червоних книгах» (див. рис. 1), не правильно. Так само неправильно пов'язувати ареал з Нижньодніпровськими пісками як найпримітнішим ландшафтним утворенням регіону. Важливо розуміти, що піщані ареали — це не лише піщана пустеля, але й сухостепові ландшафти з псамофітно-дерновою рослинністю, а також водно-болотні й лучні комплекси [Uliganets & Shynkarenko 2022]. І саме тому ареал виду помітно ширший і заходить вглиб степу. Понад те, вид однозначно був поширений і далі на схід, щонайменше до Асканії-Нової, про що буде далі.

Базуючись в Голій Пристані, Євдокія Решетник збрала понад 30 екз. сліпаків на території піщаних арен біля Каховки, Олешок, Голої Пристані, Буркутів, Кардашинки, Івано-Рибальчої та Солонозерної дач тощо. Спираючись на переважний тип ландшафту, дослідниця позначила новий підвид як *Spalax polonicus arenarius* (*arenarius* = пісковик, піщаний), підкресливши тим самим і приуроченість цих сліпаків до піщаних арен [Reshetnyk 1939, 1941]. Відтоді «піщаність» стала невід'ємною характеристикою цих сліпаків, хоча це суперечить біотопним характеристикам роду (див. рис. 4). Так, в місцях, де мешкають одночасно сліпаки і сліпачки, зокрема в зоні піщаних арен уздовж лівобережжя Сіверського Дінця, піски заселяють не *Spalax*, а *Ellobius* [Zagorodniuk & Korobchenko 2008].



Рис. 5. Серія різних фотодокументів зі знахідками сліпака піщаного (*Spalax arenarius*) у природних умовах: (a) сліпак, зустрінутий на польових роботах у Солонці (кол. Олешківський район), 3.03.2017, фото С. Бабича; (b) викиди сліпака в околицях с. Чулаківка (Скадовський район), 2019, фото Є. Романа; (c) сліпак в окол. Скадовська (Лазурне), leg. М. Філін, 2020 (фейсбук).

Fig. 5. A series of different photo documents with finds of the sandy mole rat (*Spalax arenarius*) in natural habitats: (a) mole rat encountered during fieldwork in Solontsi (former Oleshky Raion), 3.03.2017, photo by S. Babych; (b) mole rat burrows near the village of Chulakivka (Skadovsk Raion), 2019, photo by E. Roman; (c) mole rat in the vicinity of Skadovsk (Lazurne), leg. M. Filin, 2020 (Facebook).

Звісно, *Spalax arenarius* обирає не так ґрунти, як відповідний тип рослинності, яка становить його кормовий раціон. Найбільша його концентрація відмічена по понижених ділянках піщаних арен, зарослих лучно-степовою рослинністю та між піщаними аренами. На лісостепових ділянках ЧБЗ щільність їх поселень складає 0,3–0,5 ос./га [Selyunina & Umanets 2017]. Вид уникає ділянок з твердими глинистими і солонцюватими ґрунтами, що відмічала й Є. Решетник, яка вказувала на його відсутність на території Ягорлицького кута, Потіївки та біля Скадовська [Reshetnyk 1939, 1941] (в останньому пункті вид тепер є). Вид не уникає лісовкритих площ (див. рис. 2b), і його багато як в Олешківському бору, який «у значній мірі поритий сліпаком», так і в районі Кринок (І. Шейгас, І. Гончаровська, особ. повід.).

Через строкатість ландшафту і уникнення видом відкритих пісків, заплави і солонців його просторова ніша виявляється вузькою, а поширення — мереживним. Його поселення часто приурочені до периметру піщаних арен, межі піщаних масивів і різного типу господарських земель. Найчастіше сліпак населяє ділянки з лучно-степовою рослинністю на пісках, і тому асоціювати вид треба не з пісками, а з біотопами по периферії піщаних арен. За оцінками у «Червоній книзі України», загальна чисельність виду на 2009 р. становила близько 100 тис. особин, у т. ч. у ЧБЗ — 7–9 тис. особин [Selyunina 2009]. Це при площі ареалу 4435 км² (ЕОО, Extent of occurrence) відповідає середній відстані між двома тваринами у 173 м.

Кадастр знахідок

Більшість відомих на початок підготовки цього огляду точок виявлення виду (включно з колекціями, публікаціями, літературою та первинним досвідом авторів) була асоційована з піщаними аренами уздовж лівого берега Дніпра. Проте найціннішими виявилися відомості про більш віддалені місця. Такі дані отримано завдяки повідомленням колег (Г. Євтушенко, П. Панченко, К. Редінов, З. Селюніна, С. Шостенко) та OSINT-пошуку, включно з участю у різних локальних форумах і групах в соцмережах, зокрема й спільнотами садоводів, мисливців та шукачів скарбів. Наводити й озвучувати всі знахідки тут немає потреби, вони внесені до бази даних і візуалізовані інструментами MapInfo (рис. 6).

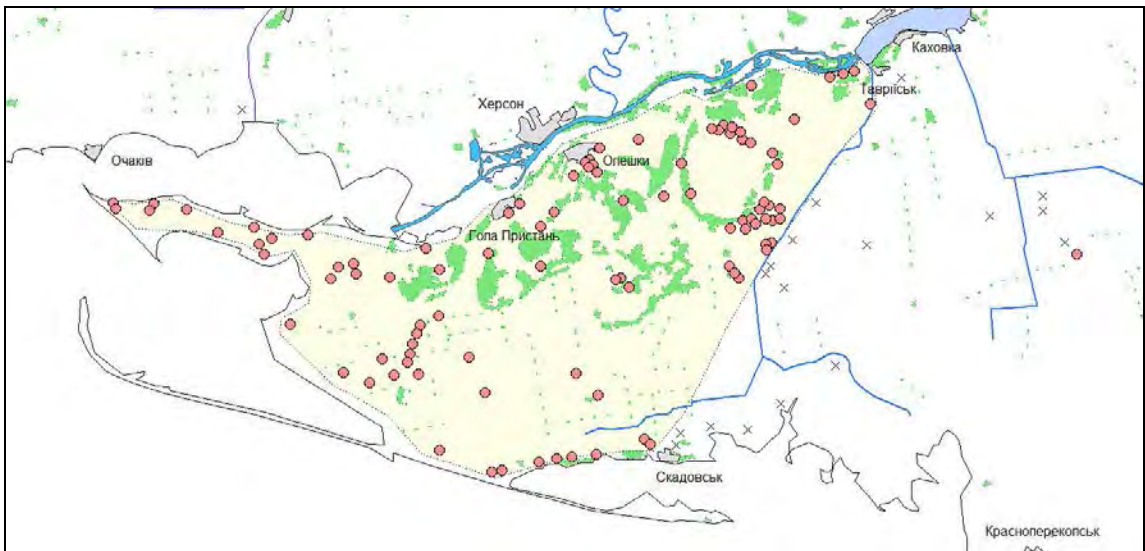


Рис. 6. Ареал *Spalax arenarius*: фактичні знахідки за сумою всіх даних (○) та місця, для яких підтверджено відсутність виду (+); лінія між цими групами точок — Північнокримський магістральний канал (ПКК). Сучасний ареал виду обмежений з усіх боків водами: Дніпром — із заходу, ПКК — зі сходу, морем — з півдня. На Тендрі (західна коса) і Джарилгачі (східна коса) виду немає.

Fig. 6. Distribution range of *Spalax arenarius*: actual records based on the sum of all data (○) and locations for which the species was confirmed to be absent (+); the line between these groups of points is the North Crimean Canal (NCC). The species' current range is limited on all sides by waters: the Dnipro River to the west, NCC to the east, and the sea to the south. The species is not found on Tendra (western spit) and Dzharylgach (eastern spit).

Огляд фактичних знахідок

Відомості про поширення *Spalax arenarius* є доволі повними. Як це часто буває при аналізі локально поширених видів, деталізація даних про їхні ареали стає надвеликою порівняно з широко поширеними видами. Тому деякі райони (напр. окол. Голої Пристані) ми «точкували» на мапі вибірково, оскільки згадок було багато. Також у стосунку до заповідних ділянок (напр. «Івано-Рибальчанська ділянка ЧБЗ») дані наводяться без уточнень координат. Точнішими є повідомлення від колег та природокористувачів. Тут наводяться дані, які не повторюють, проте доповнюють знахідки, підкріплені колекційними зразками.

Акроніми для повідомлень колег: GE — Галина Євтушенко, IP — Ігор Поліщук, IS — Ігор Шейгас, KR — Костянтин Редінов, SS — Сергій Шостенко, ZS — Зоя Селюніна.

Кінбурнський півострів (Очаківський р-н, Миколаївська обл. та Голопристанський р-н Херсонської обл.). Найзахідніша частина географічного ареалу цього виду. Звідси його часто відмічають дослідники природи Кінбурну загалом і НПП «Білобережжя Святослава» та РЛП «Кінбурнська коса», зокрема, а також відділення ЧБЗ «Воложин Ліс». Сюди ж відносяться і розташовані в основі Кінбурну ділянки ЧБЗ Солонозерна та Івано-Рибальчанська, звідси є чимало колекційних зразків (див. вище).

• Кінбурн, 08.2001, фото Є. Романа (за wikipedia <https://shorturl.at/mrJPS>), сліпак, вилонений на Кінбурні, випущений під Олешками (Є. Роман, уточн., фото на рис. 2a); • Кінбурн, піщаний бугор, 46.507778N 31.652278E, 5–8.07.2008, викиди [Mishta 2022]; • Кінбурнський півострів, між сс. Василівка та Геройське, 46.503278N 31.849528E, 5–8.07.2008, викиди [ibid.]; • там само, 46.505778N 31.844222E, 5–8.07.2008, викиди [ibid.]; • ЧБЗ, Солонозерна дача, обліки пориїв на маршруті (фото авторів, рис. 2d); • ЧБЗ, Івано-Рибальчанська ділянка (кв. 32), череп сліпака на норі лисиці, 29.05.2018 (leg. М. Ниточко [s/o ZS], у колекції авторів, фото на рис. 2h).

Придніпров'я — Гола Пристань, Олешки, Каховка (Голопристанський та Каховський райони). З Олешок відомо чи не найбільше знахідок для всієї північно-східної частини ареалу. Тут вид неодноразово відмічали колеги і шукачі скарбів, останні час від часу фіксували не тільки порії, але й самих тварин (сліпаки не раз їм вигрібали на поверхню цінні артефакти). Особливо багато знахідок широким півколом навколо всіх піщаних арен, зокрема на північному сході ареалу — в районі Старої Маячки. Чимало сліпаків і навколо самих Олешок (IS), де їх часто відмічали при аерофотозйомці посадок (рис. 2b).

• с. Збур'ївка, 12.2017 [KR]; • с. Кринки, дачі, 12.09.2018, чисельний по дачному селищу, шкодить різним культурам, зокрема висадкам тюльпанів; є фото здобутого сліпака (leg. І. Гончаровська, рис. 2e) [Korobchenko 2022b]; • Каховка [«Кахівка», «Миколаївська обл.»], 19.08. 1935, 1 екз. в колекції, як «*podolicus*» [Mygulin 1938: 344]; • Каховський р-н, окол. с. Обривка (1,7 км від села), межа Каховського та Олешківського районів, узбіччя автотраси, серія пориїв 1 звіра на полі, 02.2019 [KR]; • Каховка, пд.сх., поворот уздовж каналу на Чорнянку, понад 20 поселень уздовж дороги (західніше ПКК), 04.2010 [KR]; • Олешківські піски, фото тварини, 1.06.2014 (leg. С. Гаврилюк, Вікімедіа, рис. 2e); • окол. м. Олешки (12 км на пд.пд.сх.), ланцюги сліпаковин, зйомка лісопосадок з дрону, 3.07.2018 (І. Шейгас, особ. повід. рис. 2b); • окол. м. Олешки, автотраса, сліпак на дорозі, фотофакт, 06.2017 (телеканал «Олешшя», рис. 2g); • перетин двох трас між Чорнянкою і Таврійськом, західніше ПКК, часті поселення, 04.2010 [KR]; • с. Стара Маячка (західніше ПКК), 2019 і раніше, сліпак є, повід. егеря [IS]; там само, «журганчиків сліпака валом» [IS, 30.03.2021].

Середня смуга ареалу. Ділянка між придніпровськими і приморськими групами місцезнаходжень навколо Тендрівської затоки, ігнорована в більшості оглядів, як і наступна група місцезнаходжень. На відміну від попередньої зони піщаних кучугур, ця смуга — від с. Очаківського до Бехтери і Долматівки — цілком освоєна людиною під орні землі.

• Ягорлицька затока, с. Очаківське, 12.2017 [KR]; • с. Олексіївка, 12.2017 [KR]; • Зеленотропинське (піски), 03.2013 [KR]; • Бехтери, Голопристанського р-ну, без дати (до 1938), 1 екз. в колекції, як «*podolicus*» [Мигулін 1938: 344]; • між с. Бехтери і с. Чулаківка, на полях вздовж траси, 12.2017 [KR]; • с. Бехтери, оз. Аул, 12.2017 [KR]; • с. Долматівка, 03.2013 [KR].

Південно-східна група знахідок (Скадовський район). Найвіддаленіша від Дніпра і, відповідно, від зони піщаних арен частина ареалу *Spalax arenarius*, яку по суті ігнорують в описах виду (див. рис. 1). Примітно, що між Бехтерами (попередня група знахідок) та Круглоозеркою (східніше дороги на Залізний Порт) є топонім «Сліпушинське» — у верхів'ях правого відгалуження Північнокримського каналу (ПКК).

- с. Облої, 02.2016 [KR]; • с. Круглоозерка, на півдні озера, сотні викидів, 05.2011, 2017 [KR]; • Лазурне (З. Селоніна); • Скадовськ [GE]; • Скадовський район, між Новомиколаївка та Михайлівка (посередні), узбіччя автотраси, 1 група пориїв на полі, 02.2019 [KR]; • Новомиколаївка, Скадовський район, узбіччя автотраси, пориїв на полі, багато, 02.2019 [KR]; • Степне (окол.), Скадовський район (на трасі Скадовськ–Гола Пристань), біля перетину траси з каналом, пориїв на полі, 02.2019 [KR]; • окол. Скадовська, Лазурне, пориїв, 10.2020 (фото, М. Філін, фейсбук, рис. 2f, 5c).

Межі поширення

Визначення східної межі. Сучасне поширення сліпака піщаного обмежене, проте його межі не є природними. В усіх випадках межами є водойми й водотоки. Зокрема, сліпака немає східніше розподільного каналу Р-2 і південніше Каховського магістрального каналу. Про це свідчать неодноразові пошуки виду, проведені як авторами (переважно шляхом інтерв'ювання), так і нашими колегами (І. Поліщук, І. Шейгас, С. Шостенко, особ. повід.). Хоча за поріями звичайно неможливо визначати види сліпаків, очевидно, що в регіоні існує значний розрив у поширенні сліпаків піщаного й східного, обмежений:

- на заході — лінією «Каховка–Скадовськ» (східна межа *S. arenarius*),
- на сході — лінією «Запоріжжя–Мелітополь» (західна межа *S. microphthalmus*).

У доповнення до факту такого розриву відмітимо три його особливості: 1) опитування колег засвідчують повну відсутність навіть давніх сліпаковин на проміжку між цими лініями (див. рис. 6); 2) фактичною східною межею поширення *S. arenarius* є ПКК, а по суті давнє русло Дніпра з різними для його лівого і правого берегів типами ґрунтів (на схід поширені переважно каштанові ґрунти, яких сліпак уникає, зокрема це стосується і Криму⁵); 3) на схід від каналу ця зона, можливо, є вторинною, на якій сліпаки могли бути обмежено поширені й раніше, через переважання тут каштанових ґрунтів та південних чорноземів.

Щодо знахідок сліпаків на схід від ПКК. Важливими є пошук та ідентифікація не тільки виду, але й давніх колекційних зразків з цих місць. Наявні зразки описано нижче, всі вони давні, а сучасну відсутність виду можна пояснювати низкою несприятливих факторів — мало придатними ґрунтами і типами рослинних угруповань, фрагментацією простору численними відгалуженнями каналів і рільництвом, тобто тими небажаними для виду умовами, які відсутні в зоні піщаних арен. Примітно, що ці самі фактори значно менше вплинули на іншого землерія — *Ellobius talpinus*, відомого і в Приазов'ї, і в Криму [Korobchenko et al. 2014].

Зони відсутності (точки перевірки можливого поширення позначено на рис. 6 хрестиками).

- Ділянка на схід від магістрального каналу — села Брилівка, Ювілейне, Щасливе — там про сліпака не чули, 2019 і раніше (повід. егеря та його друзів-мисливців, що мешкають по селах за каналом [IS])⁶; • за Північнокримським каналом (на схід від Олешок) викидів сліпака (навіть старих) не виявлено, спостереження місцевого егеря на полюваннях 2020 р. [IS, 09.03.2020]; • «за каналом, у районі Ювілейного сліпак не рис, полювали у минулому (2020–2021) сезоні» [IS, 30.03.2021]; • на схід від Скадовська (там Краснознам'янський канал) сліпака немає, 2020 [SS]; • не виявлено біля сіл Антонівка і Дарівка Скадовського р-ну та м. Каланчак [KR, 16.12.2018]; • Про відсутність сліпака на схід від ПКК повідомили і учасники форуму копачів [Viktor62]; • «Східніше розподільного каналу Р-2 і південніше Каховського магістрального каналу сліпака немає⁷; в районі Асканії-Нової (північніше її) детально обстежено околиці сіл Коробки, Новонаталівка, Тавричанка, Солідарне і, звісно, самої Асканії; пориїв сліпаків там немає» [IP].

⁵ Мапа з шаром «каштанові ґрунти» є на сервісі <https://superagronom.com/karty/karta-gruntiv-ukrainy>.

⁶ Згодом від того ж колеги [IS] надійшло повідомлення «За даними моїх знайомих мисливців, бачили їх купки на схід від каналу. 13.07.2019». Проте чи стосувалося це сліпаків чи, напр., *Mus spicilegus* — не ясно.

⁷ Каховський магістральний канал має довжину 130 км, його споруджено у 1979 р.



Рис. 7. Північні *Spalax arenarius*: (a) зразок «*Spalax zemni*» з Основи (Каховка), № 1335 (1925 р.); (b–c) зразок «*Spalax polonicus*» з Асканії-Нової та його етикетка, № 658 (1929 р.); у обох зразків добре виразний виличний кут; (d–e) задня лапка «*Spalax microphthalmus*» з Василівки (d, експозиція ЗМ ЗНУ) порівняно з лапкою *Spalax arenarius* з Буркутів (e, № 2997 NNPM-z). Фото авторів.

Fig. 7. Northern *Spalax arenarius*: (a) specimen of «*Spalax zemni*» from Osona (Kakhovka), No. 1335 (1925); (b–c) specimen of «*Spalax polonicus*» from Askania-Nova and its original label, No. 658 (1929); in both specimens there are well-distinct zygomatic angle; (d–e) hind foot of «*Spalax microphthalmus*» from Vasylivka (d, ZM_ZNU exhibition) compared to the foot of *Spalax arenarius* from Burkuty (e, No. 2997 NNPM-z). Photos by the authors.

Маргінальні знахідки (північний схід). Найпівнічнішими колекційними зразками, які збереглися і маркують ареал виду, є зразки з Дніпрян (біля Каховки) та Асканії-Нової, а також із Василівки і Мелітополя. Зразок із Дніпрян як найпівнічніший із відомих і найдавніший із північних несе явні ознаки *Spalax arenarius* (зберігається в ННПМ-р як «*S. zemni*», № 1156, leg. М. Щербина, 29.02.1929). [До 1946 року селище мало назву «Британи», проте зберігається (позначено на етикетці) як «Дніпряни», що може означати втрату первинної етикетки]. Його згадано тут раніше (рис. 3), і деякі важливі його ознаки можна бачити на фото, зокрема вигнуту виразним «виличним кутом» передню частину виличної дуги; так само у нього є прямий (не гострий) кут між швами на місці сходження лускатої кістки з тім'яною і міжтім'яною, відомий як *заорбітальний шов* [Korobchenko 2012].

Зразок із Василівки (колекція ЗМ Запорізького університету, № 11111292, 2013 р.) є єдиним відомим екземпляром сліпаків з цього окремишнього місця, далекого від каховських (*arenarius*) і ближчого до запорізьких (*microphthalmus*) знахідок сліпаків. Osteологічні ознаки цього сліпака недоступні (череп в опудалі), а з екстер'єрних звертають на себе увагу темний (до чорного) ринарій та великі темні плями на ступнях задніх лап, значно більші (ширші), ніж у типових *microphthalmus* (рис. 7d–e)⁸. Попередньо його визначено як *S. microphthalmus* [Zagorodniuk et al. 2020], що звужує область пошуків колишнього напевно більшого поширення *S. arenarius*. Те саме варто сказати про досліджені зразки з Мелітополя (проте матеріали з району Молочного лиману заслуговують на окреме дослідження).

Окремої уваги заслуговує інформація про сліпаків з Асканії-Нової і, зокрема, череп одного зразка звідти, виявлений у фондах ННПМ-р [Korobchenko 2014]. Його зібрано як «*Spalax polonicus*» (= *zemni*) у 1920-х рр. (рис. 7c). Зразок з Асканії представлений черепом та фрагментом скелета; запис про нього у супровідних записках: «Чаплі (Асканія-Нова), Дніпропетр. обл., 1929. В. П. Кавалерідзе, з кол. І. Г. Підоплічки»⁹. За набором osteологічних ознак цей

⁸ Аналогічні широкі темні плями (смуги) з внутрішнього краю ступні задньої лапки є у зразків *S. arenarius* з Івано-Рибальчанської та Солоноозерної ділянок ЧБЗ, колекція ЗМД (фото від І. Шидловського).

⁹ В. П. Кавалерідзе — відомий ґрунтознавець, що згодом (1932 р.) працював разом із зоологом І. Сахном і ботаніком Я. К. Кика в комуні ім. Комінтерну (с. Чорнянка біля Каховки), що з'ясовано при дослідженні

зразок відповідає *S. arenarius*, зокрема за виразним виличним кутом і гострим заорбітальним швом, що свідчить про поширення цього виду в минулому на схід до Асканії-Нової.

Сліпака для Асканії вперше відзначено С. Огньовим, який згадав у тексті зразок *Spalax typhlus* з маєтку Фальц-Фейна в Асканії, а в таблиці навів три зразки, у т.ч. один з «Асканії (чабайський степ)»¹⁰ [Ognev 1915: 95–97]. Всі три наведені з посиланням на колекцію Сімферопольського музею, два інші походять з Дніпровського повіту, тобто лівобережної Херсонщини, що відповідає ареалу *S. arenarius*. Примітно, що С. Огньов протиставляв цих трьох *Spalax typhlus* більш східним сліпакам, яких він позначав «*S. microphthalmus*».

Браунер в огляді хребетних степу відмічав «У степу безліч гризунів, причому вони переважно риучі. ... На чолі цих риучих треба поставити сліпака *Spalax typhlus*» [Brauner 1916]. Проте в огляді ссавців Асканії 1928 р. він вказав на відсутність сліпаків в асканійському степу, але відмітив їх для Каховки та Основи (нині мікрорайон Нової Каховки) — «на пісках біля Основи виднілися всюди накидані ними горбки». У 1934 р. кротовини сліпака відмічено для Асканії П. Крижовим [Kryzhov 1936: 60]. Ще один факт повідомив І. Поліщук: «Є запис у журналі асканійського зоомузею про надходження у 1947 р. двох особин [сліпака] без вказівки місця лову. Черепів цих тварин мною не знайдено»¹¹. Згодом у літературі згадано про знахідки решток сліпака в районі Асканії в серії пізньоголоценових кісток [Dinesman 1977], що майже напевно повертає нас до знахідки В. Кавалеридзе. Цим історії про асканійських сліпаків завершуються, залишаючи відчуття неоднозначності по кожному з наведених тут фактів (про Асканію й околиці див. також вище розділ «Зони відсутності»)¹².

Зміни ареалу

Нуль-гіпотезою, прийнятою нами за основу, є та, що сформована на основі таксономії (деталі далі) — *Spalax arenarius* є дериватом більш східного *S. giganteus*, близьким до *S. zemni* і віддаленим від географічно суміжного *S. microphthalmus*. Відповідно, модель просторових взаємин включає перші два види, з якими можлива така система стосунків:

[захід] — *Spalax zemni* ← *Spalax arenarius* ← *Spalax giganteus* — [схід].

Євдокія Решетник [Reshetnyk 1939] слідом за Огньовим [Ognev 1916] визнавала *Spalax arenarius* дериватом *S. zemni* (тобто *zemni* → *arenarius*), позаяк морфологія вказує на належність *S. arenarius* до групи «*giganteus*» (тобто *giganteus* → *arenarius*) [Topachevsky 1969; Korobchenko & Zagorodniuk 2009]. У першому випадку ніякої динаміки ареалу не припускається, і можна прийняти гіпотезу переходу виду через Пороги або появу його на лівобережжі внаслідок відрізання Дніпром шматка правобережжя разом із його фауною, після зміщення русла Нижнього Дніпра з Молочної та (або) долини нинішнього ПКК у Бузький лиман.

У другому випадку маємо припустити колишнє широке розселення правиду «*giganteus* + *arenarius*» на просторі від Дніпра до Каспію та наступну фрагментацію їхніх ареалів. Такий процес, якщо мав місце, стосувався би всього Приазов'я, і в такому разі ми маємо припустити недавнє скорочення їхнього поширення у Приазов'ї на фоні розселення тут *S. microphthalmus*. Це наша основна гіпотеза, і на її користь чого говорить низка важливих фактів.

біографії І. Сахна [Zagorodniuk 2011], завдяки спогадам С. Медведєва [Medvedev 2008 (1933)]. Про участь В. Кавалеридзе у вивченні вимерлих степових тварин є у І. Підоплічки [Pidoplitshka 1932].

¹⁰ Доступні джерела дають номен «чабайський» тільки для елітних угорських ковбас; мова могла йти про «чалбаський степ», де «Чалбаси» — давніша назва с. Виноградове (до 1946), що на північ від Скадовська, тобто це майже центр ареалу *S. arenarius*. Нині «Чалбаська арена» входить до НПП «Олешківські піски» як її відділення «Буркутське» [Moysiienko et al. 2020]. В ті часи (1920-ті роки) ділянка «Буркути» входила до заповідника «Чаплі» (нині «Асканія-Нова») і була об'єктом уваги асканійців [Fortunatov 1931].

¹¹ Пізніше (2019 р.) І. Поліщук повідомив нам про один наявний в лабораторії зразок: «На черепі написано "Сліпун Провал. стень 17.06.1931"». Визначення зразка за серією фото показало, що це молодий *S. microphthalmus* (можливо, це збори Г. Висоцького, який вивчав цей вид на сході України [Vysotsky 1921]).

¹² Натомість, з Асканії-Нової достеменно відомі субфосильні сліпачки (*Ellobius talpinus*), відомості про які (і фото) передані нам І. Поліщуком [Zagorodniuk et al. 2015]; саме тому сліпаковини в Асканійському степу, відмічені давнішими дослідниками, насправді могли стосуватися сліпачків.

Про вимірання у східному сегменті

Обговорюючи виявлення кісток пізньоголоценових *Spalax* в Асканії, де вид тепер відсутній, Л. Динесман припускає глибоке проникнення сліпака (мова напевно про *microphthalmus*) на південь у часи більшого весняного зволоження степу [Dinesman 1977]. Динаміка ареалів напевно була властива для цих гризунів завжди, враховуючи їх різноманіття в минулому [Topachevsky 1969]. Проте важливо говорити не тільки про зникнення сліпаків в Асканійському степу, але й про те, що в районі Асканії-Новій був саме *S. arenarius* (див. вище). Проте, оскільки зволоження могло бути позитивом (як це припускає Динесман), то чому тоді меліорація степу мала знищити сліпаків? Напевно, маємо говорити про те, що вони в зоні каштанових ґрунтів ніколи не були звичайними і, можливо, бути тут лише транзитними.

Впливи каналів були множинними: розорювання, полив, зволоження, зміна рослинності, фрагментація простору. Напевно, ключовими були два останні. Аналіз доступних даних показує, що вид «тане» в усіх зонах, прилеглих до каналів. Північнокримський канал став умовно природною межею поширення виду, причиною чого напевно стала різниця в умовах існування на ліво- і правобережжі ПКК. Звісно, важливим фактором існування стали й обмеження переміщень у просторі, фрагментованому каналами¹³. Фактично ми не виявили ознак виду на схід від каналу (рис. 6), хоча очевидних відмінностей у біотопах з обох берегів немає. Проте є відмінності у ґрунтах і меліорації (рис. 8). Зокрема, на мапі добре видна мережа поливних земель на схід від лінії «Нова Каховка–Чаплинка–Армянськ», а також біля самого ПКК в районі Ювілейного, Брилівки, Каланчака. Такі ділянки пізнаються за великими колами поливних полів і густою сіткою зрошувальних каналів. Тому при вихідній напевно малій заселеності сліпаками цього району не дивно, що вид тут наразі зовсім відсутній.



Рис. 8. Регіон поширення *Spalax arenarius*. Ламана рожева лінія від Каховки до Скадовська і Каланчака — траса магістрального водогінного каналу, який становить перешкоду у поширенні наземних тварин. На схід від каналу землі фрагментовані його відгалуженнями, розорані та під поливом (добре видні зелені кільця поливних ділянок). Навколо піщаних арен землі також освоєні. На врізці (справа вгорі) показано зону поширення бурих ґрунтів, яких сліпак уникає (<https://superagronom.com/karty/karta-gruntiv-ukrainy>).

Fig. 8. Region of *Spalax arenarius* distribution. Pink polygonal chain from Kakhovka to Skadovsk and Kalanchak is the route of the main water canal, which is an obstacle for the distribution of terrestrial animals. East of the canal, the land is not only fragmented by the canal branches, ploughed and irrigated (the green rings of irrigated areas are clearly visible). The lands around the sand arenas have also been developed. The inset (top right) shows the area of brown soils that the mole rat avoids (<https://superagronom.com/karty/karta-gruntiv-ukrainy>).

¹³ З огляду на часті потреби сліпаків у наземних переміщеннях [Korobchenko 2009] навіть важно уявити, скільки сліпаків могло гинути при спробах перетнути ложе каналів.

Наявність виразних географічних змін рясноти виду вказує на вектори згасання — чисельність (щільність локальних популяцій) явно низька на сході (з боку каналів) і півдні (з боку моря). На основі такого розподілу маємо припустити, що в зонах нинішньої відсутності сліпак зник не одразу, а згасав поступово. Як відомо, для сліпаків важливі постійний рух і переміщення у просторі [Korobchenko 2009], що забезпечують і пошук нових кормових та придатних для риття ділянок, і захист від інбридингу. У фрагментованому просторі, тобто на схід від ПКК, вид, якщо й був хоча б спорадично поширений, вимер. Проте ясно, що трапилося це не внаслідок меліорації, що почалася у 1960-х роках, а значно раніше, у т.ч. і в Асканії-Новій, тому причинами були не лише антропогенний фактор, але й зміна біоценозів. Такі зміни не раз відмічали й асканійські колеги [напр. Polishchuk 2008], які підкреслювали, що степовий комплекс поступово згасає, і цей процес незмінний останні 100–150 років.

Незначні локальні популяції в приморських районах, зокрема й на приморському березі Краснознам'янського каналу (зокрема біля Лазурного, в основі коси Джарилгача) — свідчення того ж процесу і на таких самих несприятливих ґрунтах, проте вони збереглися напевно за рахунок притоку особин із заходу, з боку Залізного Порту та Круглоозерки (див. кадастр). Ці крайові популяції є свідченням важливості збереження міграційних потоків і небезпечності фрагментації простору, яка відбулася навколо каналу і на схід від нього. Важливо, що вид не виказує ознак згасання з боку Дніпра, хоча це також край ареалу. Подібні просторові тренди демонструють й усі інші види гризунів зі складу степового комплексу (див. далі): всі вони так само більш звичайні в зоні піщаних арен, і всі вони згасають з боку каналів.

До історичної динаміки ареалу

Перша модель (гіпотеза), на яку пристають більшість дослідників, — трактування сліпака піщаного як деривату подільського (*S. zemni*), поширеного на правобережжі Дніпра. Тобто визнання того, що вид (якщо вид) мав бути вселенцем з заходу. На користь такого говорить морфологічна подібність сліпака піщаного до подільського, на якій наполягала Є. Решетник [Reshetnyk 1939, 1941], біогеографічна «логічність», започаткована І. Цемшем [Tsemsh 1941], схожість видів цієї пари між собою за генетичними маркерами аж до невизнання їх видами [Mezhzherin & Lashkova 2013]. До сліпака подільського (як *podolicus*) відносив нижньодніпровських сліпаків й О. Мигулін [Mygulyn 1938: 344]. Понад те, саме зі сліпаком подільським об'єднували сліпака піщаного всі згадані в цьому абзаці автори, що започаткував ранній Огньов [Ognev 1915]. Попри це, існують і діаметрально протилежні трактування.

Отже, все це було би прийнятно, якби не п'ять «але»: 1) ми не знаємо таких біогеографічних аналогів, позаяк протилежних прикладів багато, включаючи DEG (див. далі), 2) ми не враховуємо значний рівень морфологічних відмінностей *S. arenarius* від *S. zemni*, підтверджений всіма, хто досліджував їхню морфологію (див. далі), 3) ми приймаємо такі моделі тільки коли не знаємо про групу «*giganteus*» з відповідними морфологічними ознаками, які доволі близькі до *S. arenarius*. Врешті, ми маємо враховувати динаміку фауни, і не лише факт наявності видового комплексу DEG, але й те, що 4) всі вони є дериватами східніших форм (переважно як окремі підвиди), 5) вони є закономірно найдрібнішими формами відповідних видів (надвидів), що викликано їхнім маргінальним (по суті острівним) статусом. Власне, тому автори розвивають другу — «східну» — гіпотезу. Тепер детальніше.

Таксономічний статус. Окремішність від *S. zemni* достатньо добре обґрунтована С. Огньовим [Ognev 1947] і В. Топачевським [Topachevsky 1969]. Понад те, опис «*arenarius*» як нового таксону також оснований на аналізі морфологічних особливостей, і саме завдяки виразним і стійким краніологічним ознакам та морфології *os penis* Є. Решетник і описала «*Spalax polonicus arenarius*» [Reshetnyk 1939], що, власне, надалі тільки підтвердили згадані науковці. Щоправда, сама Решетник зазначала: «Можливо, що нову форму *Spalax polonicus arenarius* слід виділити в окремий вид, беручи до уваги наведені вище ознаки.» (с. 14). Власне, ця окремішність від *S. zemni* має і зворотний бік — приймаючи морфологічну подібність за родинність, маємо визнати близьку родинність *S. arenarius* зі сліпаком прикаспійським, *S. giganteus* [Topachevsky 1969; Koronchenko 2012; Zagorodniuk 2019a].

1939. *Spalax polonicus arenarius* [Reshetnyk 1939: 11]. Херсонська обл., окол. с. Гола Пристань. Подальші позначення: *Spalax arenarius* Resh. [Ognev 1940: 31; Ognev 1947] (та всі подальші автори); *Spalax zemni arenarius* Resh. [Reshetnyk 1941]; *Spalax arenarius* ex gr. 'giganteus' [Topachevsky 1969; Korobchenko & Zagorodniuk 2009]. Тип: череп № 5 в ННПМ-р [Korobchenko 2014; ця робота: рис. 4] (опис типової серії: [Zagorodniuk & Shevchenko 2001]; позначений раніше «типом» (лектотипом) зразок № 14 з ІЗАН [Ognev 1947; Zagorodniuk 1992]) наразі в колекції ННПМ-з, проте він без черепа).

Отже, в міру поглиблення наших знань про таксономію сліпаків (фактично всіх їх груп) відбувалося їх подрібнення з визнанням низки географічних рас видами. Це повною мірою стосувалося і сліпака піщаного, якого в «дорешетниківський» період відносили і до *microphthalmus* (s. lato), і до *zemni* (*polonicus*, *podolicus*) (s. lato) [напр. Charlemagne 1920; Mygulin 1938] (за М. Шарлеманем взагалі видами було те, що тепер визнають родами, — *S. hungaricus* [= *Nannospalax*] та *S. microphthalmus* [= *Spalax*]). І хоча подальші дослідники, визнаючи відмінності правобережних *typhlus/zemni/polonicus/podolicus* від лівобережних *microphthalmus*, стали відносити таврійських *Spalax* до першої групи [Ognev 1915; Mygulin 1938; Tsemsh 1941, etc.], ніхто до Є. Решетник не вказував на відмінності. Відмінності й видовий ранг підкреслив С. Огньов [Ognev 1947], проте він відмітив перехідний статус цього виду між *S. zemni* та *S. microphthalmus*, а його наступники віднесли *S. arenarius* до *S. microphthalmus* [Vinogradov & Gromov 1952; Gromov et al. 1963; Gizenko 1985]. І лише після ревізії таксономії сліпаків, проведеної В. Топачевським, ситуація стабілізувалася [Topachevsky 1969]. Останнім часом отримано свідчення близької родинності *S. arenarius* до *S. zemni* на підставі аналізу *cyt-b* [Németh et al. 2013], на основі чого виникли спроби запереченням окремішності *S. arenarius* [Mezhzherin & Lashkova 2013]. Ключовим моментом стало виявлення подібності *S. arenarius* до *S. giganteus*, з чого слідує, що *S. arenarius* може бути його дериватом, а, отже, справедливою є викладена вище гіпотеза *giganteus* → *arenarius* → *zemni*.

Морфологія. Відмічені автором опису *S. arenarius* ознаки [Reshetnyk 1939] є не повним набором особливостей, які диференціюють цей вид. Ознак таких більше, і автори знають принаймні 10 краніальних особливостей, за якими цей вид відрізняється як від *zemni*, так і від *microphthalmus*. За четвіркою провідних краніальних ознак (рис. 9) вид добре пізнається поміж зразків зазначених двох видів і одночасно виразно тяжіє до *S. giganteus*, що відмічено В. Топачевським й авторами [Topachevsky 1969; Korobchenko 2012; Zagorodniuk 2019a]. У таблиці 2 наведено морфотипи, за якими *S. arenarius* має збіги з іншими видами *Spalax*; з цього очевидно є його морфологічна подібність до *S. giganteus*. Те саме підтверджують і окремі його морфологічні ознаки, важливі для діагностики *S. arenarius* поміж географічно суміжних видів — *zemni* та *microphthalmus*. Вони ж є спільними з *S. giganteus*. Власне, все це й підтримує гіпотезу вселення *S. arenarius* зі сходу, тобто тлумачення сліпака піщаного як деривату більш східного *S. giganteus*, який є й більш архаїчним за морфологією [Topachevsky 1969]. Тому повернення до гіпотези про видову тотожність *S. arenarius* та *S. zemni* не може бути прийнято з морфологічної точки зору, як і з біогеографічної.

Таблиця 2. Узагальнені дані щодо розподілу морфотипів краніальних ознак, за якими *S. arenarius* має збіги з іншими видами роду *Spalax* [за: Korobchenko 2012, зі скороченнями]

Table 2. Generalised data on the distribution of morphotypes of cranial characters by which *S. arenarius* has similarities with other species of the genus *Spalax* [after Korobchenko 2012, with abbreviations]

Ознака та її варіант	Спільні з <i>S. arenarius</i> види
Ширина носових кісток. Передня ШНК перевищує задню у 1,6–1,9 р.	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i> , <i>S. graecus</i>
Довжина носових кісток відносно черепа. ДНК < L [frontale + parietale]	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i>
Форма і ширина роструму. Лопатовида, ширина у сер. частині ≈ задньої	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i>
Задні краї носових кісток. Нероздвоєні, не виступають за приноскові шви	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i>
Форма приноскових швів. У вигляді дуги з вершиною вперед	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i> , <i>S. zemni</i>
Кут на входженні лобної кістки між тім'яною і міжтім'яною, явно < 90°	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i>
Виличний кут. Виразний, ≥ 45°, передні краї вилиць різко опущені вниз	<i>S. arenarius</i> , <i>S. giganteus</i>

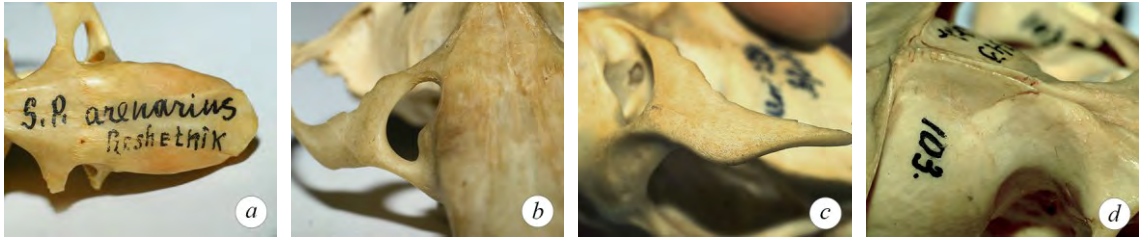


Рис. 9. Ключові краніальні особливості *Spalax arenarius* (за [Zagorodniuk 2019a]¹⁴): (a) форма рострального відділу та носолобового шва — рострум розширений завдяки здуттю міжщелепних кісток; носо-лобовий шов вигнутий вперед; (b) форма підчочномкового отвору (infraorbitale foramen) — отвір виразно вигнутий назовні від роструму; (c) форма виличного вигину (zygomatic angulus) — є «виличний кут» — виразний згин у передній третині дуги; (d) форма заорбітального шва (postorbital sutura) — V-подібний шов між лобовою,тім'яною та скроневою кістками формує гострий кут.

Fig. 9. Key cranial characters of *Spalax arenarius* (after [Zagorodniuk 2019a]): (a) shape of the rostral part and nasofrontal suture (rostrum is extended due to widened intermaxillary bones; naso-frontal suture is convex forward); (b) shape of the infraorbital foramen (this opening is distinctly convex outside from the rostrum); (c) shape of zygomatic angle (there is a significant flexion ('zygomatic angle') in the fore-third of the arch); (d) shape of postorbital suture (postorbital sutura), the V-shaped suture between the frontal, parietal and temporal bones forms a sharp angle.

Біогеографічні кореляти. Нижній Дніпро — особливий біогеографічний вузол, який ставав не раз предметом спеціального аналізу [Tsemsh 1941; Zagorodniuk 1999]. Його особливістю є те, що Нижній Дніпро став західною межею у поширенні низки видів ссавців, які в багатьох місцях поширені до самого річища [Zagorodniuk 1999]. Всі ці види — степовики, що представляють широкий спектр таксонів — кожний з іншої родини, включно з такими типово степовими видами, як *Stylodipus telum*, *Microtus socialis* та *Sylvaemus witherbyi*. Ще декілька видів змогли прорватися на правий берег в районі Порогів, зокрема *Allactaga major* та *Ellobius talpinus*. Із заходу Дніпро обмежує лише два види — *Spalax zemni* та *Spermophilus odessanus*. Особливості двох останніх — вкрай незначні ареали (фактично лише Поділля) і надто близькі (родинні) їхні стосунки із поширеними на схід від Дніпра сестринськими видами — *Spalax arenarius* та *Spermophilus suslicus/planicola*.

Дніпрові пороги лежать вище зони поширення DEG, що може свідчити про опускання меж природних зон на південь після розселення частини видів через пороги (про подібне писав Л. Дінесман, див. вище). З іншого боку, види групи DEG, включно зі *S. arenarius*, «вперлися» в Дніпро і обмежено поширені у Приазов'ї (рис. 10), що може свідчити про 1) недавнє їх вселення в регіон, 2) ймовірне скорочення їхніх ареалів із півночі й сходу.

В доповнення до асканійських розвідок, які дозволяють припустити більш широке поширення *Spalax arenarius* на схід у недавньому минулому, є й факти, що дозволяють припустити ближчі від вже відомих знахідки *S. giganteus* у Передкавказзі. Цей факт ми стисло оприлюднили у статті 2009 р. [Korobchenko & Zagorodniuk 2009] і розгорнуто — в окремій публікації [Zagorodniuk 2023b]. Маємо тут навести деталі, оскільки вони важливі для пояснення можливих зв'язків ареалів *Spalax arenarius* та *S. giganteus*. Зокрема, при аналізі описів каріотипів у сліпаків з різних регіонів нами виявлено суттєву невідповідність — опис каріотипу з $2n = 62$ та $NF = 124$ від сліпаків зі Ставропілля (м. Железноводськ) та Кабардино-Балкарії (м. Прохладний) [Dzuev & Shogenov 2003]. Автори описали матеріал як «*microphthalmus*», невіправдано порівнювали цей каріотип з румунськими «*microphthalmus*» з $2n = 62$, які насправді є *S. graecus*, позаяк у *microphthalmus* $2n = 60$. Оскільки $2n = 62$ властиве всій групі *giganteus* + *arenarius* + *zemni* + *graecus*, а в Передкавказзі з них може бути поширений *S. giganteus*, єдиним поясненням цієї ситуації може бути тільки те, що цитовані автори досліджували *S. giganteus*. Цей останній має такий самий хромосомний набір з $2n = 62$ і $NF = 124$ [Lyapunova et al. 1974], як і описаний цитованими колегами каріотип сліпаків зі Ставропілля й Кабардино-Балкарії. На жаль, краніологічні матеріали звідти недоступні.

¹⁴ Щоби уникнути повторів, тут наведено фото інших зразків (всі з колекції ННПМ).

Фауністика. Комплекс DEG. Сліпак піщаний є представником доволі виразного регіонального фауністичного комплексу гризунів, що отримав назву DEG (Dnipro Endemic Group), визначеного в одній із наших попередніх праць [Zagorodniuk 2019b]. Всі види цього комплексу мають однозначні родинні стосунки на сході і представлені географічними популяціями у Передкавказзі й Прикаспії, а окремі з видів — навіть у Закавказзі й Туркменістані. Натомість, ми не маємо жодного біогеографічного чи таксономічного прикладу зв'язків таврійських чи приазовських звірів із правобережним степом, фауна якого загалом є лише збідненим варіантом більш східних степів [Zagorodniuk 1999].

Всі представники комплексу DEG формують подібну структуру просторової диференціації, напрямки зміни розмірів тіла, інтенсивності забарвлення, конфігурація ареалів. Приклади їхніх ареалів у регіоні наведено на рис. 10. В усіх випадках види у складі DEG представлені дрібними найбільш західними формами, що «уперлися» своїми ареалами у Нижній Дніпро та сформували тут ізоляти, деякі з них заселили й Степовий Крим.

Такими в регіоні Нижнього Дніпра, Приазов'я і Степового Криму є місцеві підвиди кандибки (*Stylodipus telum falzfeini* Brauner, 1913), ховраха сірого (*Spermophilus pygmaeus planicola* Satunin, 1908), полівки гуртової (*Microtus socialis nikolajevi* Ognev, 1950), мишака степового (*Sylvaemus witherbyi falzfeini* Mezh. et Zag., 1989). Поміж них чільне місце посідає й сліпак піщаний (*Spalax arenarius*), за яким визнано найвищий серед цих видів статус — видовий. Немає жодного зворотного прикладу, коли би правобережний вид сформував нижньодніпровський ізолят [Zagorodniuk 2019a: 22], і це єдиний в регіоні фауністичний комплекс, який має явно східне коріння. При тому відбулося це у часи, коли Дніпро остаточно змістив своє основне гирло з Каркінітської затоки у Бузький лиман [Makov 1938] і став наливати кучугури [].

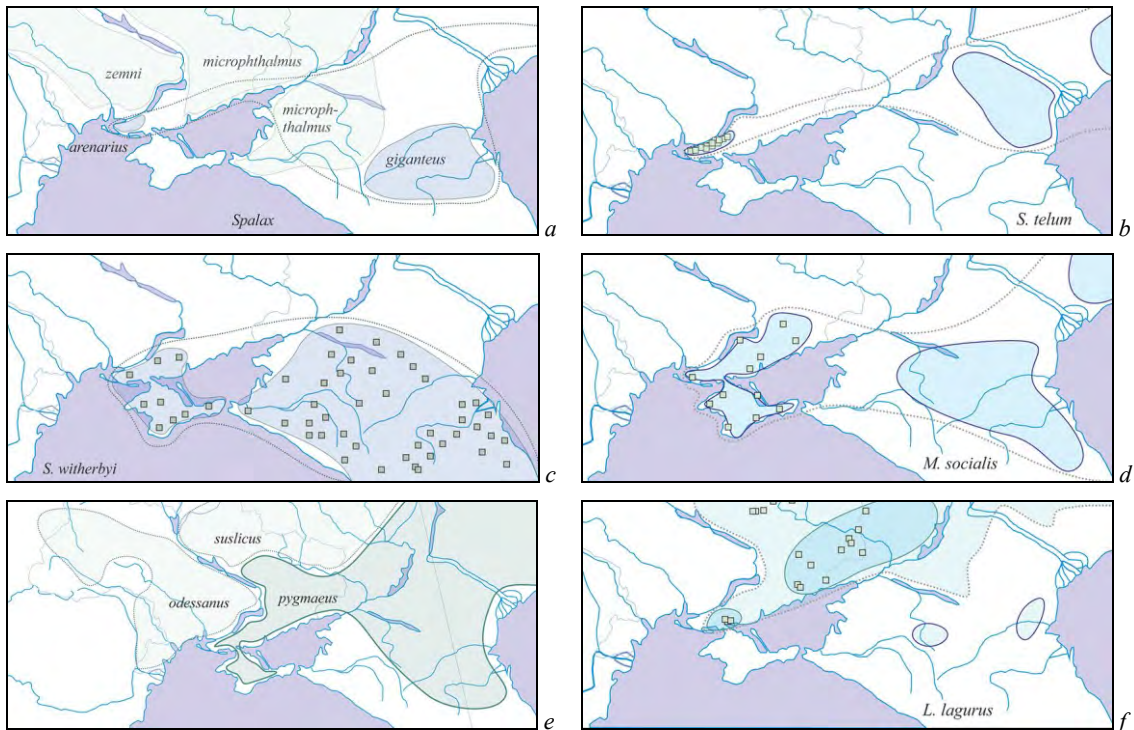


Рис. 10. Контури ареалів видів групи DEG та географічно близьких форм в регіоні Нижнього Дніпра і більш східних степів. Фрагменти карт з різних праць авторів 1993–2012 рр.

Fig. 10. Geographical range contours of species of the DEG group and geographically related taxa in the Lower Dnipro and easternmost steppes. Fragments of maps from various works by the authors 1993–2012.

(a) *Spalax arenarius* (ex gr. 'giganteus'), (b) *Stylodipus telum*, (c) *Sylvaemus witherbyi*, (d) *Microtus socialis*, (e) *Spermophilus pygmaeus*, (f) *Lagurus lagurus*.

Щодо формування ізолятів. Формування Дніпровської ендемічної групи могло відбуватися тільки одним шляхом — через стискання ареалів відповідних видів, тобто після фази значно більш широкого їх розповсюдження по всьому Приазов'ю (у широтному розрізі) та напевно з просунутою на північ північною межею таких угруповань.

Маємо кілька доказів цього: 1) недавні експансії степовиків зі сходу (напр. *Putorius evermanni*), 2) недавні зникнення «проміжних» популяцій степовиків у Приазов'ї (*Microtus socialis*); 3) комбіновані експансії зі зникненнями (*Lagurus lagurus*), 4) неповні фрагментації (*Sylvaemus witherbyi*), 5) явні глибокі диз'юнкції між DEG та Передкавказзям (*Stylodipus telum*). У цій колекції прикладів *S. arenarius* як представник DEG задовільно вкладається в модель суцільного колишнього поширення *arenarius* + *giganteus*. І в цій моделі *S. arenarius* за статусом може виявитися аловидом *S. giganteus*, який, до речі, також замешкує піски [Tsapko 2016]. Хромосомні числа (див. вище) підтверджують саме таку гіпотезу.

Власне, придніпровсько-передкавказькі зв'язки й вторинні диз'юнкції ареалів демонструють всі представники DEG. Зокрема, для частини їх є свідчення недавнього поширення у Північному Приазов'ї. Так, полівку гуртову (*Microtus socialis*) у передвоєнні роки (до 1941) реєстрували на Маріупольщині [Cherkashchenko 1949], у 1970–1980-х роках цей же вид був відомий на північ до Кам'янки-Дніпровської і на схід від Дніпра щонайменше до Мелітополя й Бирючого¹⁵. Мишак степовий (*Sylvaemus witherbyi*), відомий в Україні з ЧБЗ, Асканії й Степового Криму [Zagorodniuk et al. 1997], є й на Ростовщині [Zagorodniuk 1994; Stakheev & Bogdanov 2007] і його ідентифікували й у Кам'яних Могилах [Chernyi & Sirenko 1998] та Хомутовському степу [Zaika 2009] (останнє вимагає ревізії). Ситуація з кандибкою (*Stylodipus telum*) очевидна — Дніпра досяг сильно відмінний (дрібний) підвид — *Stylodipus telum falzfeini* Brauner, 1913 [Brauner 1913], основні його популяції поширені значно східніше. Широка експансія по степах України строкатки (*Lagurus lagurus*) на початку ХХ ст. завершилася її відкатом [Zagorodniuk 2012], і за 100 років цей вид в багатьох місцях зник, проте в Асканії-Новій, збереглася стабільна популяція [Polischuk 1999].

Напевно, скорочення приазовської частини ареалу *S. arenarius* відбувалося за тими самими сценаріями — внаслідок змін клімату і зміщення природної зональності на південь протягом голоцену, зі все більшим поширенням лучних степів, а з ними і *S. microphthalmus* [Dinesman 1977]. За аналогією до парапатричних пар *Sylvaemus witherbyi* vs *sylvaticus* та *Microtus socialis* vs *levis*, в яких перші з видів скорочували ареали, а другі — розширяли, те саме варто припустити для *Spalax arenarius* vs *microphthalmus*. Внаслідок цього *S. arenarius* мав шанс зберегтися лише на Нижньодніпровських пісках, а *S. microphthalmus* дійти до Азову.

Те, що вид *Spalax arenarius* мав би бути більш поширеним на північ, проте стиснувся до зони DEG, є найбільш ймовірною гіпотезою, і відбуватися це могло саме під тиском *S. microphthalmus*. Останній і наразі демонструє скорочення північно-західних частин ареалу [Zagorodniuk et al. 2018], що може свідчити про зміщення його ареалу на південь і схід, зокрема й у Приазов'я й на Передкавказзя. Отже, маємо ознаки динаміки ареалів, останньою фазою чого було суттєве стискання суто степових угруповань з формуванням DEG та випадінням проміжних популяцій у Приазов'ї. Можна припустити, що смуга поширення степової групи видів в минулому сягала на північ Придінців'я.

¹⁵ Це дані Відділу популяційної екології ІЗАН (база «Теремки»), в якому у 1982–2003 рр. працював один з авторів: в одному з кабінетів була карта України, на якій червоними і синіми прапорцями відмічали знахідки *Microtus socialis* і *M. levis* (останній «обтискав» ареал першого). На жаль, та карта не збереглася. Окрім того, про чисельну популяцію *M. socialis* у Кам'яних Могилах у 1970–1980-х роках нам повідомляла І. Рогатко (особ. повід.). Останнє не підтверджено колекціями, проте можна розглядати як продовження цитованих даних Черкашенка для Маріупольського лісництва [Cherkashchenko 1949]. Важливо додати, що дещо дивує в обох випадках відсутність *Microtus levis* ('arvalis' s. l.), проте згадана карта також засвідчувала, що ці два види були парапатричними, без жодних ознак симпатрії). Четвертим свідченням стало дослідження дісти вухатих сов на Донеччині, де колеги відмітили одночасну присутність *M. socialis*, *M. levis*, та *M. obscurus* [Kondratenko & Tovpynets 2001], хоча й зазначили, що мали у визначенні сумнів і тому подали виявлені морфотипи як варіанти мінливості *M. levis* (як 'rossiaemeridionalis'). Нам із тих місць (Кам'яні Могили, Хомутовський степ, Волноваха) відомі тільки *M. levis* [Zagorodniuk 2019b].

Зв'язки з Правобережжям. В координатах дніпровського біогеографічного вузла необхідно вказати на види, що поширені північніше Каховки, на рівні Дніпровських порогів. Вони по суті є лучними, не степовими, проте мають певний стосунок до видового комплексу DEG. Такими є ховрах подільський (*Spermophilus odessanus*) і сліпак подільський (*Spalax zemni*), а також три види «транспорогових» гризунів, основні ареали яких лежать у степовому лівобережжі — тушкан великий (*Allactaga major*), мишівка південна (*Sicista loriger*), сліпачок піщаний (*Ellobius talpinus*) [Korobchenko & Zagorodniuk 2016: Table 2].

Євдокія Решетник, розвиваючи ідеї С. Огньова [Ognev 1915, див. вище], відносила сліпаків із нижньодніпровських пісків до правобережного *S. polonicus* (= *zemni*) [Reshetnyk 1939, 1941]. Ту саму ідею розвивав І. Цемш [Tsemsh 1941], аналізуючи значення Дніпра як зоогеографічної межі: «Аналогічну картину ... [демонструє] *Spalax polonicus* Mehely. Цей сліпак, що населяє Правобережну Україну, переходить на лівий берег лише в низах Дніпра. Отже, ми бачимо, що зміна напрямку русла Дніпра вплинула на історію походження фауни лівобережного степу і що давнє його русло було важливою зоогеографічною межею...» (с. 308). Надалі нижньодніпровську («піщану») популяцію сліпаків відносили до виду *S. microphthalmus* і слідом — до надвиду *giganteus* (див. вище розділ щодо таксономії), тобто поступово відбулася зміна ймовірних зв'язків із північного заходу (*zemni*) на північний схід (*microphthalmus*) і схід (*giganteus*). Врешті, тут мова йде про протилежний до первинного вектор.

Проте тут мова має йти не так про родинність *Spalax zemni*+*arenarius* (яка очевидна), як про вектор родинності, який, на основі біогеографічних реконструкцій має бути змінений на 180° — із моделі '*zemni* → *arenarius*' на '*zemni* ← *arenarius* ← *giganteus*' (архаїчність *giganteus* показана раніше: [Topachevsky 1969]). Ключем для подальшої реконструкції є модель з «плямистими» ховраками, не раз дискутована нами раніше [Zagorodniuk & Fedorchenko 1995 та ін.]. При цьому первинна ідея щодо формування сестринської пари видів *Spermophilus odessanus* + *suslicus*, розділеної Дніпром, в якій *S. suslicus* за хромосомними числами виглядає похідним від *S. odessanus*, була видозмінена на припущення щодо незалежного їх походження від *S. pygmaeus* (s. l.)¹⁶ [Zagorodniuk 2019a, 2021]. Останнє впливає як з фактичної ідентичності каріотипів *S. odessanus* та *S. pygmaeus* (2n = 36, NF = 72) та загальної схеми поширення степових гризунів в районі запорізьких порогів, яка припускає перехід низки степових видів на правий берег (напр., *Sicista subtilis*, *Ellobius talpinus*, *Allactaga major*), що підтверджується серією відповідних публікацій, а також виявленням на дніпровому острові Хортиця правобережного *Spalax zemni* [Korobchenko & Zagorodniuk 2016].

З цих побудов випливає, що Пороги могли бути в минулому мостом суші для переходу степовиків з одного берега на інший [Pidoplichko 1936; Korobchenko et al. 2014], і ця модель прийнята врешті і для правобережного ховраха — *Spermophilus odessanus* [Zagorodniuk 2021]. Значною мірою на це вплинули дані палеонтологів [Popova 2007], а також виявлений значний (8 %) рівень відмінностей між ліво- і правобережними ховраками за мт-ДНК [Ermakov et al. 2011]. Оскільки біогеографічні тренди мають повторюваність або є близькими у видів з однакових фауністичних комплексів, як у випадку з DEG, можна говорити про аналогічність історії подільських ховрахів (*odessanus*) і сліпаків (*zemni*), тобто приймати їх походження від сестринських видів із лівобережного степу (рис. 11).

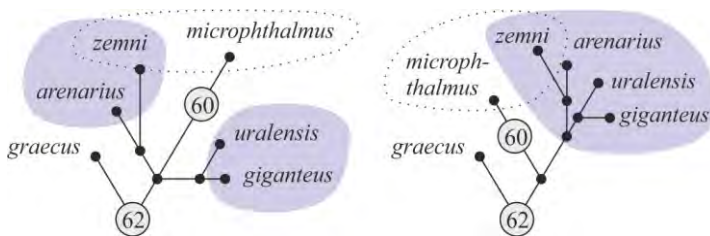


Рис. 11. Ймовірні родинні стосунки *Spalax arenarius*; цифри — числа хромосом, заливка — види групи '*giganteus*' (гіпотези гради і клади).

Fig. 11. Possible relationships of *S. arenarius*; numbers indicate 2n, fill indicates species of the '*giganteus*' group (grade and clade hypotheses).

¹⁶ При визнанні «малих» видів приазовська популяція «сірих» ховрахів (*S. pygmaeus* s. l.) отримує назву *Spermophilus planicola* [Zagorodniuk & Kharchuk 2020].

Історія зі затопленням як модель «водної корекції» меж ареалу

Spalax arenarius в останні два роки став об'єктом особливої уваги у зв'язку з масштабним водопіллям через знищення Каховської греблі і масштабними руйнуваннями природних комплексів внаслідок бойових дій, що тривають третій рік: обстрілів, військових маневрів, розбудови фортифікацій. Ці фактори стали нищівними для всієї біоти нижньодніпровських пісків, зокрема й для сліпака піщаного, надто після катастрофічної повені у червні 2023 р., спровокованої аварійним спуском води з Каховського водосховища.

Попри це, важливо відзначити, що вид віддавна існує в умовах 1) регулярних затоплень, які мали місце принаймні до будівництва греблі, 2) неперервних трансгресій і регресій рівня моря, що мали місце у тривалому геологічному часі. Фактично варто говорити про те, що вид не тільки існує, але й формувався в умовах регулярних затоплень, як із боку Дніпра (рис. 12a), так і з боку моря (рис. 12b). Відзначимо особливості таких водопіль.

1) Дніпровські водопілля — призаплавна і прилеглі зони є аренами регулярних водопіль, в умовах яких формувався і до який пристосований весь заплавний і суміжні комплекси. І в основі — не тільки «стандартні» щорічні весняні повені (надто у період до зарегулювання стоку), але й давні повені, включно з катастрофічними повенями кам'яної доби [Pazy-nych 2010]. Власне, це означає наявність низки адаптацій у популяції і особин до великої води, до розливів, змивів, промоїн і течій, до потреб переселення, наслідків фрагментації тощо, тобто види в зоні впливу паводків є адаптованими до різких змін водних режимів. Яскравими представниками серед землеріїв є кроти і полівки (щури водяні, лучні полівки тощо). Значно меншими є пристосування суходільних видів степового комплексу, у числі якого й сліпак піщаний. У кожному разі, вся смуга уздовж Дніпра (Дніпро-Бузького лиману)¹⁷, давні русла Дніпра та інші низини, в яких можуть формуватися водопільні водотоки, важливі для розуміння конфігурації зон розливу та низинного лучного степу.



Рис. 12. Зони природних та штучних катаклізмів в ареалі *Spalax arenarius* (пунктир): (a) очікуване затоплення внаслідок підриву Каховської ГЕС 6.06.23 (за вебсайтом New Voice <https://u.to/846ZIA>); (b) очікувана картина при таненні льодовиків (за вебсайтом RBC.ua https://u.to/GY_ZIA); (c) пожежі в природі 2022–2023 (за вебсайтом aregis.com).

Fig. 12. Zones of natural and artificial disasters within the range of *Spalax arenarius* (dashed lines): (a) expected flooding as a result of the explosion of the Kakhovka HPS on 6.06.2022 (website New Voice); (b) expected pattern of glacial melting (website RBC.ua); (c) fires in nature in 2022–2023 (website aregis.com).

¹⁷ Придніпровська частина має свою історичну назву — *Гілея* (від дав.-гр. *Υλαία* — «ліс»), лісна місцевість у заплаві Дніпра і Конки та на суміжній ділянці лівобережжя (Олешія) від Каховки до Кінбурну.

2) Морські трансгресії. Коливання рівня моря були неодноразовими навіть в історичні часи [Fedorov 1978; Schwebs 1988; Yanko *et al.* 2007; Dolukhanov *et al.* 2009; Antonyuk 2013]. Такі коливання досягали +10–20 та –40–60 м, і такі зміни рівня моря разом з виносами палеорічок суттєво змінювали берегову лінію [Inozemtcev *et al.* 2014] та обсяги доступних для наземної біоти територій, надто непересолених морем ґрунтів. Завдяки цьому сліпак піщаний обмежений не тільки водами у сучасному розумінні меж цього суходолу (вкл. з ПКК), але й обсягами придатних біотопів. Низинні ділянки з солонцями непридатні для сліпаків як за ризиками обводнення, так і кормністю. Тому цього виду немає на приморських ділянках (у т.ч. на Тендрі, біля залізного порту і Скадовська). Понад те, він затиснутий в зону пісків ще й через «тиск» моря і відповідної геохімії, яка визначає тип ґрунтів і рослинності. Тому очевидно, що в історичній ретроспекції ареал *S. arenarius* був утиснутий до Дніпра і що вид міг проникнути у нинішній ареал, найімовірніше, тільки уздовж Дніпра.

3) Наслідки повені 6.06.23. Мас-медіа повідомляли про масштабні заводнення регіону. За повідомленням колег, які перебували в регіоні, піщані ариени лівобережжя Дніпра не зазнали затоплення — як біля Олешок, так і біля Солонозерної та Івано-Рибальчанської ділянок ЧБЗ, а також Кінбурну (на захід від Геройського). Основні зони затоплень були уздовж Дніпра, вкл. з Кардашинкою, Голою Пристанню і далі до Геройського; можливо, вода дніпровська пройшла в Ягорлицьку затоку через Переволоку, східніше лінії Рибальче–Іванівка. Важливо зауважити, що поширена «олова» гіпотеза формування піщаних арен має поступитися місцем флювіальній їх природі [Pazynych 2010; Kryvulchenko 2023]. Це ще раз засвідчує те, що сліпак не раз витримував водопілля і, ймовірно, є тут недавнім вселенцем.

Оціночно можна говорити про можливу втрату популяції на близько 10 % ареалу, що не більше сезонних флуктуацій чисельності виду за нормальних умов. Проте, є й інше — значні порушення рослинного і ґрунтового покриву, викликані бойовими діями по всій території регіону. Як засвідчують доступні інтернет-джерела (напр.: «Моніторинг пожеж в результаті бойових дій» на сайті www.arcgis.com), ступінь порушеності природних комплексів у регіоні вогнем і вибухами є надзвичайним і значно більшим за водну стихію (рис. 12с). Від всіх цих лих одночасно цей вид потерпає на південно-західному куті свого поширення — на Кінбурні та прилеглих до Ягорлицької й Тендрівської заток ділянках суходолу.

Підсумки

Сучасний ареал *Spalax arenarius* є найменшим серед усіх сліпаків фауни України (і загалом ссавців) і може розглядатися як результат двох фаз скорочення ареалу правиду — внаслідок звуження області поширення всього комплексу типових степовидів (DEG) і внаслідок освоєння степу (перевипас, розорювання, меліорації). Обидва процеси поширювалися зі сходу, завдяки чому ареал сліпака стиснувся до нижньодніпровських піщаних арен.

Сліпак піщаний, будучи пов'язаним з піщаними аренами, самих пісків уникає і демонструє найбільшу приуроченість до лучно-степових угруповань, поширених у міждюнових і міжаренних пониженнях. Ця його особливість є спільною з іншими видами комплексу типових степовидів (DEG). Вид зберігає свою присутність і на засаджених сосною ділянках (Олешки), і на ділянках з активною садівничою активністю (Кринки, Гола Пристань тощо).

Вид вразливий до зволоження і фрагментації, його новою фактичною межею поширення стала система водогінних каналів, що зі сходу оточує зону пісків. Його сучасні межі поширення визначаються водними перешкодами — як природними (із заходу Дніпром і Дніпро-Бузьким лиманом, з півдня морем й морськими затоками), так і штучними (Північнокримським каналом зі сходу і Краснознам'янським з південного сходу).

Реконструкції дозволяють говорити про центральне місце *S. arenarius* в групі 'giganteus', з векторизацією стосунків як 'giganteus → arenarius → zemni, тобто визнаючи найпримітивнішим в цьому ряду *giganteus*, а похідним — *zemni*. Відповідно, можна прийняти саме таку філогеографічну послідовність формування видів та видових ареалів, і наявні морфологічні та біогеографічні дані підтримують саме таку гіпотезу філогеографії групи.

Зникнення цього виду (чи правиду, «уламком» якого є *Spalax arenarius*) на всьому проміжку від Нижньодніпровських пісків до пісків Ставропілля й Дагестану варто розглядати в контексті фрагментації всього фауністичного комплексу DEG, з поступовим зникненням цих видів у Північному Приазов'ї на фоні проникнення до цього регіону інших більш північних і менш ксерофільних видів, серед них і *Spalax microphthalmus*.

Отже, сліпак піщаний розглядається як дериват і середня ланка групи «*giganteus–zemni*», який сформувався внаслідок динаміки ареалу правиду з подальшим його скороченням і затишненням *S. arenarius* у Дніпровсько-Чорноморській кут, де він зберігся завдяки наявним тут ксероморфним угрупованням на пісках. Його таксономічний статус (вид) є найвищим для комплексу DEG, що може бути переглянуто, проте з урахуванням поточного періоду видо-подрібнення у поглядах на таксономію ссавців статус виду варто зберігати й надалі.

Визнання та подяки

Автор дякують всім колегам, що були дотичні до збору первинних даних, насамперед І. Гончаровській, Г. Євтушенко, І. Мерзлікіну, Ю. Москаленку, І. Наконечному, П. Панченку, К. Редінову, С. Роману, З. Селюніній, І. Шейгасу, С. Шостенку. Автори дякують рецензентам за цінні зауваження і редактору видання З. Баркасі за правки англійських частин рукопису. Дослідження проведено відповідно до планової теми ННПМ (державний реєстраційний номер теми 0121U100527) за розділом «Вивчення багаторічної динаміки фауни складу та часток окремих видів на прикладі модельних груп ссавців з колекцій природничих музеїв».

References

- Antonyuk, O. S. 2013. Basic features of oscillation of Black sea for historical time. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Geography*, 1: 30–34. [In Ukrainian]
- Barkasi, Z. 2016. Endemism in the mammalian fauna of the Carpathians. *Proceedings of the Theriological School*, 14: 3–15. CrossRef
- Brauner, A. A. 1913. Sistematiche und Zoogeographische Bemerkungen. Scirtopoda telum Falz-Feini, Murmeltier und Maulwurf. *Societi des naturalistes et des amis de la nature en Crimée*, 3: 1–17. [In Russian]
- Brauner, A. A. 1916. A brief review of the vertebrates of Southern Russia. *School Excursions and School Museum. Book 4–5*. Odessa, 1–6 (reprint). [In Russian]
- Brauner, A. 1928. Verzeichnis der Säugetiere von Ascania-Nova. *Reports of the National Steppe Reserve 'Chapli'*, 4: 10–23. [In Russian]
- Cherkashchenko, N. I. 1949. Economic importance of birds in field defence strips of Mariupol forestry. *Scientific notes of the Cherkassy Pedagogical Institute*, 2: 39–71. [In Russian]
- Chernyi, V. I., V. A. Sirenko. 1998. Feeding of the long-eared and the short-eared owls in the winter of 1985–1986 in the reserve 'Kamiani Mohyly'. *Proceedings of the branch of the Ukrainian Steppe Nature Reserve 'Kamiani Mohyly'. Issue 1*. Phytosociocentre, Kyiv, 86–88. [In Russian]
- Dinesman, L. G. 1977. *Biogeocenoses of Steppes in the Holocene*. Nauka, Moscow, 1–160. [In Russian]
- Dolukhanov, P., S. Kadurin, E. Larchenkov. 2009. Dynamics of the coastal North Black Sea area in Late Pleistocene and Holocene and early human dispersal. *Quaternary International*, 197 (1–2): 27–34. CrossRef
- Dzuev, R. I., A. L. Shogenov. 2003. Karyotypic description of *Spalax microphthalmus* from the Central Caucasus. In: *Theriofauna of Russia and Adjacent Territories* (VII Congress of the Theriological Society). Moskva, 112–113. [In Russian]
- Ermakov, O. A., V. L. Surin, S. V. Titov. 2011. Genetic diversity and differentiation of the speckled suslik inferred from sequencing of mtDNA control region. *Izvestia of the Penza Pedagogical University*, 25: 176–180. [In Russian]
- Evstafiev, I. 2021. Distribution limits of forest-dwelling small mammals (Eulipotyphla, Rodentia) in the Crimean Mountains. *Theriological Ukrainica*, 22: 80–93. CrossRef
- Fedorov, P. V. 1978. *Pleistocene of the Ponto-Caspian*. Nauka, Moscow, 1–163. [In Russian]
- Filipchuk, N. S. 1990. The sand mole rat. In: *Rare and Endangered Species of Mammals of the USSR. Collection of scientific papers*. Nauka, Moscow, 90–97. [In Russian]
- Fortunatov, B. 1931. Byrkuty. *Ukrainian Hunter and Fisherman*, No. 1: 9–13. [In Ukrainian]
- Gizenko, A. I. 1985. On the abundance of the sand mole rat and the thick-tailed three-toed jerboa in Ukraine. *Vestnik zoologii*, № 1: 84–85. [In Russian] <https://shorturl.at/tCGQ9>
- Gromov, I. M., A. A. Gureev, G. A. Novikov, I. I. Sokolov, P. P. Strelkov, K. K. Chapskij. 1963. *Mammals in the Fauna of the USSR, Volume 1*. Academia Nauk SSSR. Moskva, 1–639. [In Russian]
- Inozemtcev, Yu. I., L. V. Stupina, N. V. Tyuleneva, A. A. Paryshev, N. A. Maslakov, [et al.]. 2014. Paleogeography of the Northwestern Black Sea shelf during holocene. *Bulletin of Odesa University. Series: Geographical and geological sciences*, 19 (1): 46–52. [In Russian] CrossRef
- Kondratenko, O., I. Zagorodniuk. 1999. Steppe rodents as candidates to Bern Annexes. In: Zagorodniuk I. (ed.). *Mammals of Ukraine, Protected by the Bern Convention*. Kyiv, 185–191. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 2). [In Ukrainian] <https://shorturl.at/cnoOZ>
- Kondratenko, A. V., N. N. Tovpinets. 2001. Mammals in the diet of owls from the Donetsk-Don and Donetsk-Azov steppes. *Vestnik zoologii*, No 6: 80–83. [In Russian]
- Korobchenko, M. 2009. Over-ground activity of underground rodent *Spalax microphthalmus*. In: *Zoocenosis 2009: Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems*. Lira Press, Dnipropetrovsk, 329–331. [In Ukrainian] URL
- Korobchenko, M., I. Zagorodniuk. 2009. Taxonomy and levels of differentiation in mole-rats (Spalacidae) of the fauna of Ukraine and adjacent countries. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, 26: 13–26. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/bcHS4>
- Korobchenko, M. 2012. Variability and diagnostic value of cranial characters of *Spalax microphthalmus*: comparison with another Spalacidae species from Eastern Europe. *Proceedings of the Theriological School*, 11: 63–70. [In Ukrainian] CrossRef

- Korobchenko, M. 2014. Burrowing rodents (Rodentia, Spalacidae et Ellobiini) in zoological collections of Ukraine. *Collection of works of the Zoological Museum*, **45**: 70–78. [In Ukrainian]
- Korobchenko, M., I. Zagorodniuk, K. Redinov. 2014. Review of distribution and morphometric peculiarities of the northern mole vole *Ellobius talpinus* (Arvicolidae) in the Lower Dnipro river region (Ukraine). *Proceedings of the Theriological School*, **12**: 89–101. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Korobchenko, M. 2016. *Evdokia Reshetnyk* (1903–1996) — an outstanding figure in the history of academic zoology and ecology in Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **14**: 136–146. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Korobchenko, M., I. Zagorodniuk. 2016. Mole-rat from Khorhtysia in the light of morphological and geographical relations between *Spalax zemni* and *S. microphthalmus*. *Proceedings of the Theriological School*, **14**: 84–94. [CrossRef](#)
- Korobchenko, M., I. Zagorodniuk, Y. Illiukhin. 2018. Distribution of the greater mole rat (*Spalax microphthalmus*) in Ukraine based on materials of zoological collections. *Geo&Bio*, **16**: 63–75. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Korobchenko, M. 2022a. *Evdokia Reshetnyk*, an outstanding figure in the history of academic zoology and museology in Ukraine. *Novitates Theriologicae*, **14**: 267–270. [In Ukrainian]
- Korobchenko, M. 2022b. Dynamics of spatial distribution, burrowing activity, and foraging of the greater blind mole rat (*Spalax microphthalmus*). *Theriologia Ukrainica*, **23**: 110–129. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Kostiuchenko, A. 1931. On the biology of the mole rat. *Ukrainian Hunter and Fisherman*, No. 5–6: 9–10. [In Ukrainian]
- Kryvulchenko, A. S. 2023. Micromorphological and morphoscopic parameters of sand grains as interpretation indication of the genesis of Kinburnska arena. *Ukrainian Geographical Journal*, No. 2: 3–12. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Kryzhov, P. A. 1936. Geographical distribution of harmful rodents in the Ukrainian S.S.R. *Travaux du Musée Zoologique, Académie des Sciences d'Ukraine*, **16**: 33–91. [In Ukrainian]
- Lyapunova, E. A., N. N. Vorontsov, L. Y. Martynova. 1974. Cytogenetical differentiation of burrowing mammals in the Palearctic. In: *Symposium Theriologicum II (Proceedings of International Symposium)*. Academia, Praha, Brno, 203–215.
- Markova, A. K. 2005. Small mammals from the Palaeolithic site of Kabazi II, Western Crimea. In: V. Chabai, J. Richter, T. Uthmeier (eds). *Palaeolithic Sites of Crimea, Vol. 1: Kabazi II*. Institute of Archaeology NAS of Ukraine, University of Cologne, Simferopol, Cologne, 51–65.
- Medvedev, S. I. 2008. Chapli Reserve and its significance in the study of natural conditions of the steppe. *Biology and Valeology (Kharkiv)*, **10**: 74–91. [In Russian]
- Mezhzherin, S. V., O. I. Lashkova. 2013. *The Mammals of Ukraine*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–358. [In Ukrainian]
- Mishta, A. V. 2022. Records of *Stygodipus telum* and *Spalax arenarius* on the Kinburn Peninsula. In: *Records of Rare Species of Biota of Ukraine. Vol. 1*. Druk Art, Chernivtsi, 310–311. [In Ukrainian]
- Moysiienko, I. I., A. Y. Khodosovtsev, I. O. Pylypenko, [et al.]. 2020. *Perspective Nature Protected Objects of Kherson Region*. Helvetica, Kherson, 1–166.
- Mygulin, O. O. 1938. *Mammals of Ukrainian RSR (Materials to Fauna)*. Acad. Sci. Ukr. SSR, Kyiv, 1–426. [In Ukrainian]
- Németh, A., Z. G. Homonnay, V. Krizsik, M. Csorba, T. Pavlíček, [et al.]. 2013. Old views and new insights: taxonomic revision of the Bukovina blind mole rat, *Spalax graecus* (Rodentia: Spalacinae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **169** (4): 903–914. [CrossRef](#)
- Ognev, S. I. 1915. Mammals of the Taurian province, mainly of the Crimean peninsula. Part 1. Rodents. *Notes of the Crimean Society of Naturalists*, **5**: 51–111. [In Russian]
- Ognev, S. I. 1940. Systematic relations and the problem of the mutual relationship of various forms of mole rats. *Bulletin of MOIP*, **49** (2): 33–41. [In Russian]
- Ognev, S. I. 1947. Family Spalacidae—mole rats. In: Ognev, S. I. *Mammals of USSR and Adjacent Countries. Volume 5*. Acad. Sci. USSR Press, Moskva, 558–641. [In Russian]
- Pachoskiy, I. K. 1906. *Explanatory Catalogue of the Natural History Museum of the Kherson Provincial Zemstvo*. Typogr. O. D. Khodushina, Kherson, 1–204. [In Russian]
- Pazynych, V. G. 2010. The lacustrine stages in Dnipro-river quaternary history. *Kamiana Doba Ukrainy*, **13**: 86–94. [In Ukrainian] URL
- Pidoplitshka, I. G. 1932. Quartäres Murmeltier aus dem Löss des Reservats 'Tschapli'. *Die Quartärperiode. Lieferung 4*. Ukrainische Akademie Der Wissenschaften. Kyjiw, 115–118. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/hnsX7>
- Pidoplichko, I. G. 1936. New data against the theory about hindrance of the Dnipro river. In: Lepikash, L. A. (ed.). *Quaternary Period. Issue 11*. Kyiv, 75–83. [In Ukrainian]
- Podgaynyy, M. N. 2015. *Catalogue-cadastre of the zoological collection of the Kherson Regional Museum of Local Lore. 1. Mammals*. Ailant, Kherson, 1–36. [In Russian]
- Polishchuk, I. K. 2008. Historical changes in the population of amphibians, reptiles and small mammals of the Askania-Nova Biosphere Reserve. *News of the Askania-Nova Biosphere Reserve*, **10**: 90–102. [In Ukrainian]
- Popova, L. V. 2007. The evolution of the Pleistocene representatives of the *Spermophilus* nominative subgenus and the paleogeographical events. In: Gozhyk, P. F. (ed.). *Paleontological Studies in Ukraine*. Inst. Geol. Sci., NAS of Ukraine, Kyiv, 367–372. [In Ukrainian]
- Reshetnyk, E. G. 1939. To systematics and geographical distribution of mole-rats (Spalacidae) in Ukrainian SSR. *Collection of Works of the Zoological Museum*, **23**: 3–21. [In Ukrainian]
- Reshetnyk, E. G. 1941. Materials for the study of taxonomy, geographical distribution and ecology of mole rats (Spalacinae) in Ukrainian SSR. *Collection of Works of the Zoological Museum*, **24**: 23–95. [In Ukrainian]
- Schwebs, G. I. (ed.). 1988. *Liman and Estuarine Complexes of the Black Sea Coast*. Nauka, Leningrad, 1–303. [In Russian]
- Selyunina, Z. V. 1990. Population dynamics of the sand mole rat and the thick-tailed three-toed jerboa in Ukraine. In: *Ecology of Small Mammals in the Natural Reserves of Ukraine*. Institute of Zoology, AS Ukr. SSR, Kyiv, Preprint No. 90. 21: 30–36. [In Russian]
- Selyunina, Z. V. 1994. Sand mole rat. In: Scherbak, M. M. (ed.). *Red Data Book of Ukraine. Animal World*. Ukrainian Encyclopedia, Kyiv, 394. [In Ukrainian]
- Selyunina, Z. V., I. Tlusta. 2001. On the ecology of the sand mole rat (*Spalax arenarius*) in the Black Sea Biosphere Reserve. *Faltzfein Readings 2001*. Terra, Kherson, 165–166. [In Ukrainian]
- Selyunina, Z. V. 2003. Seasonal changes in the burrowing activity of the sand mole rat. In: *The Role of Protected Areas in Maintaining Biodiversity*. Kaniv Nature Reserve, Kaniv, 271–272. [In Russian] <https://shorturl.at/CLTY9>
- Selyunina, Z. V. 2005. Mammals of the Black Sea Biosphere Reserve region listed in the Red Data Book of Ukraine (as of 2004). *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Biology*, **17**: 86–88. [In Ukrainian] <https://shorturl.at/yBDQS>
- Selyunina, Z. V. 2008. The current abundance of the sand mole rat (*Spalax arenarius* Reshetnik). In: Fesenko, H. V. (ed.). *Registrations of Animals under the Red Data Book of Ukraine*. Inst. Zool. NASU, Kyiv, 338–340. [In Ukrainian]
- Selyunina, Z. V. 2009. Sand mole rat. *Spalax arenarius* Reshetnik, 1939. In: Akimov, I. A. (ed.). *Red Data Book of Ukraine. Animal World*. Globalconsulting, Kyiv, 522. [In Ukrainian] <https://redbook.land.kiev.ua/522.html>

- Selyunina, Z. V., O. Y. Umanets. 2017. The biocenotic role of the digging activity of the sandy mole rat (*Spalax arenarius* Reshetnik, 1939) on the sandy-steppe communities of the Lower Dnipro arenas. In: *Zoocenosis–2017*. The IX Intern. Conf. Dnipro University, Dnipro, 96–97. [In Russian]
- Shevchenko, L. S., S. I. Zolotukhina. 2005. *Catalogue of the Collections of the Zoological Museum. Mammals. Issue 2*. NMNH NAS of Ukraine, Kyiv, 1–238. [In Russian]
- Stakheev, V. V., A. S. Bogdanov. 2007. To the characteristics of the yellow-bellied mouse (*Sylvaemus fulvipectus* Ognev) of the North Caucasus. *Bulletin of the Southern Scientific Centre of the RAS*, 3 (3): 101–104. [In Russian] [CrossRef](#)
- Topachevsky, V. A. 1969. *Mole Rats (Spalacidae)*. Nauka, Leningrad, 1–248. (Series: Fauna of USSR; Vol. 3: Mammals; Is. 3). [In Russian]
- Tsapko, N. V. 2016. Giant blind mole rat (*Spalax giganteus*, Rodentia, Spalacidae) in Stavropol territory: distribution, number, and limiting factors. *Zoologicheskii zhurnal*, 95 (7): 860–868. [In Russian] [CrossRef](#)
- Tsemsh, I. O. 1941. To the question about significance of Dnipro river as zoogeographical border. *Acta Musei Zoologici. Kyiv State University*, 1: 307–311. [In Ukrainian]
- Tsytsulina, K., I. Zagorodniuk. 2008. *Spalax arenarius*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2008: e.T20428A9198777. [CrossRef](#)
- Uliganets, S. I., U. Y. Shynkarenko. 2022. Landscape and recreational potential of NPP ‘Oleshky Sands’ for tourism development. *Constructive Geography and Rational Use of Natural Resources*, 2 (1): 33–46. [In Ukrainian] [https://shorturl.at/HWY49](#)
- Vinogradov, B. S., I. M. Gromov. 1952. *Rodents of the USSR Fauna*. USSR Academy of Sciences Publishing House, Moscow, Leningrad, 1–298.
- Vysotsky, G. 1921. About mole rat (*Spalax* sp.) and molehills. *Ukrainian Zoological Journal*, 1: 16–19. [In Ukrainian]
- Yanko, V., A. S. Gilbert, P. Dolukhanov. 2007. Controversy over the great flood hypotheses in the Black Sea in light of geological, paleontological, and archaeological evidence. *Quaternary International*, 167 (5): 91–113. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. V. 1992. A review of the recent Muroidea (Mammalia) described from the territory of Ukraine (1777–1990). *Vestnik zoologii*, № 2: 39–48. [In Russian] [URL](#)
- Zagorodniuk, I. 1994. Rodent species new for the fauna of the European part of Russian Federation. *Vestnik zoologii*, 28 (6): 73. [In Russian] [https://shorturl.at/tNSVY](#)
- Zagorodniuk, I. V., O. O. Fedorchenko. 1995. Allopatric species among rodent group *Spermophilus suslicus* (Mammalia). *Vestnik zoologii*, 29 (5–6): 49–58. [In Russian] [https://shorturl.at/ksC67](#)
- Zagorodniuk, I. V., G. G. Boyeskorov, A. E. Zykov. 1997. Variation and taxonomic status of the steppe forms of genus *Sylvaemus*. *Vestnik zoologii*, 31 (5–6): 37–56. [In Russian] [https://shorturl.at/zU237](#)
- Zagorodniuk, I. V. 1998. Endemic mammal fauna of the Carpathians: taxonomic structure and biogeographic analysis. *Carpathian Region and Sustainable Development Issues. Vol. 2*. Carpathian Biosphere Reserve, Rakhiv, 218–222. [In Ukrainian] [https://shorturl.at/louE4](#)
- Zagorodniuk, I. V. 1999. Steppe fauna core of Eastern Europe: its structure and prospects of protection. *Reports NAS of Ukraine*, (5): 203–210. [In Ukrainian] [http://goo.gl/6sRelw](#)
- Zagorodniuk, I., L. S. Shevchenko. 2001. Mammals. In: Pysanets, E. M. (ed.). *A Catalogue of Type Specimens in Zoological Museum*. NMNH, NAS of Ukraine, Kyiv, 105–121. [In Ukrainian] [https://shorturl.at/kmuGL](#)
- Zagorodniuk, I. V. 2004. Mountain regions as a zone of the highest species riches of terrestrial vertebrates in Ukraine. *Uchenyye Zapiski of the Tavrichesky University. Series Biology, Chemistry*, 17 (56, pt. 2): 33–38. [In Ukrainian] [https://shorturl.at/chLR3](#)
- Zagorodniuk, I. V., M. A. Korobchenko. 2008. Mole vole, *Ellobius talpinus* (Pall.), in the Siversky Donets basin. In: Fesenko, H. V. (ed.). *Registrations of Animals under Red Data Book of Ukraine*. Inst. zool. NASU, Kyiv, 407–410. [In Ukrainian] [https://shorturl.at/lrz14](#)
- Zagorodniuk, I. V. 2011. Ivan Sakhno and development of zoology and museology in Luhansk region: historical investigations. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, 9: 69–89. [In Ukrainian] [https://shorturl.at/foxJ7](#)
- Zagorodniuk, I. 2013. Vsevolod Velykaniv as investigator of fauna of Ukraine in 1920–1930s: biography, collections, publications. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, 11: 115–134. [In Ukrainian] [https://bit.ly/3ItXRb3](#)
- Zagorodniuk, I., I. Shydlovskyy. 2014. Acronyms for zoological collections of Ukraine. In: Zagorodniuk I. (ed.). 2014. *Zoological Collections and Museums*. NMNH, NAS of Ukraine, Kyiv, 33–43. [In Ukrainian] [https://bit.ly/3AFpSXk](#)
- Zagorodniuk, I., M. Korobchenko, M. Pidhainy. 2015. The oldest collected samples of *Ellobius talpinus* s. l. (Rodentia) in natural history museums of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, 13: 101–110. [In Ukrainian] [https://bit.ly/3km0jZp](#)
- Zagorodniuk, I., M. Korobchenko, V. Kirichenko. 2017. Mole-rats *Nannospalax leucodon* and *Spalax zemni* in Ukraine: identification criteria and border between their ranges. *Proceedings of the Theriological School*, 15: 97–104. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., M. Korobchenko, V. Parkhomenko, Z. Barkaszi. 2018. Steppe rodents at the edge of their range: a case study on *Spalax microphthalmus* in the north of Ukraine. *Biosystems Diversity*, 26 (3): 188–200. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2019a. Close non-murid rodent species in the fauna of Ukraine: differences, biogeography, and ecomorphology. *Theriologia Ukrainica*, 17: 8–27. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2019b. Range dynamics in sibling species: facts and reconstructions for the mammal fauna of Eastern Europe. *Theriologia Ukrainica*, 18: 20–39. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., N. Lebedieva, Z. Barkaszi, O. Korotya. 2020. Mammals in the collection of the Zoological Museum of Zaporizhia University: overview and unique specimens. *Visnyk of Lviv University. Series Biology*, 82: 136–149. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., S. Kharchuk. 2020. List of mammals of Ukraine 2020: additions and clarifications. *Theriologia Ukrainica*, 20: 10–28. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2021. Transitive taxonomic systems (TTS) and speciation during range dynamics. *Geo&Bio*, 21: 153–184. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. V. 2023a. Priorities in nature conservation in times of war: the situation with the Great Meadow and the Great Steppe. *Visnyk NAS of Ukraine*, No. 9: 12–23. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., D. Vyshnevsky. 2022. Biodiversity losses and changes in the zones of prolonged hostilities in Ukraine: theriological component (2014–2022). *Visnyk NAS of Ukraine*, No. 11: 60–78. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2023b. Identification of North-Caucasian mole rats (*Spalax*) based on their karyotype description. *Novitates Theriologicae*, 16: 94–98.
- Zaika, S. 2009. Small mammals’ community in the South-East of Ukraine: analysis of long-eared owl (*Asio otus* L.) pellets. In: *Zoocenosis 2009: Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems*. Proceedings of the V International Conference. Dnipro. Univ. Press, Dnipropetrovsk, 332–334.
- Zatushevskyy, A., I. Shydlovskyy, I. Tymkiv. 2016. Representativeness of the mammalian collection of the Zoological Museum of Lviv University. *Proceedings of the Theriological School*, 14: 41–48. [CrossRef](#)