

УДК 594.3(477)

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ ПО МЕЛОВОЙ СТЕПИ И ПРИЛЕГАЮЩИМ ФИТОЦЕНОЗАМ ДОЛИНЫ Р. ОСКОЛ В НАЦИОНАЛЬНОМ ПРИРОДНОМ ПАРКЕ “ДВУРЕЧАНСКИЙ” (УКРАИНА)

© 2015 г. И. А. Балашёв*, М. В. Кривохижая**

*Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины
01601 Украина, Киев, ул. Б. Хмельницкого, 15
e-mail: igor_balashov@ukr.net

**Национальный природный парк “Двуречанский”
62701 Украина, Харьковская обл., п.г.т. Двуречная, ул. Привокзальная, 51
e-mail: krivohigaya_marina@email.ua

Поступила в редакцию 11.02.2014 г.

На исследованной территории обнаружены 39 видов наземных моллюсков, включая такие редкие, как *Helicopsis striata*, *Pupilla triplicata*, *Truncatellina costulata*, *Vertigo angustior*, *Vallonia enniensis*, *Vitrea crystallina* и др. Обсуждается распределение моллюсков по различным степным, лесным и пойменным фитоценозам долины р. Оскол. Наибольший интерес представляют не описанные ранее закономерности распределения моллюсков по мозаичному ландшафту меловой степи, включая обнажения пород, кустарниковые и древесно-кустарниковые заросли.

Ключевые слова: наземные моллюски, распределение, степь, меловые обнажения, Двуречанский, Украина.

DOI: 10.7868/S0367059715040022

Национальный природный парк (далее в тексте – НПП) “Двуречанский” расположен на юге Среднерусской возвышенности на границе лесостепной и степной зон. Этот природоохранный объект был создан в 2009 г. в Двуречанском районе Харьковской области на территории, прилегающей к Белгородской области России. Площадь НПП – 31,3 км², она занимает целостный участок долины р. Оскол. Ландшафт этой территории довольно разнообразен. На широком дне долины представлены различные пойменные леса и луга. На правом склоне долины размещено несколько небольших дубрав и производных от них кленово-ясеневых лесов в балках, которые окружает более обширная разнообразная меловая степь. Антропогенное воздействие на НПП было относительно умеренным, благодаря чему многие сообщества хорошо сохранились. К территории парка прилегают только три небольших села, а в его пределах находится несколько заброшенных хуторов. На лугах и отчасти на подножиях степных склонов проводится выпас скота. Некоторые луговые участки выкашиваются. В лесах, особенно дубовых, ранее проводилась лесохозяйствен-

ная деятельность, потому их возраст не превышает 100 лет. В целом в наиболее сохранном состоянии на территории НПП пребывают степные сообщества на вершинах меловых холмов, хотя некоторые из них были уничтожены путем террасирования и высаживания на их месте культур сосны. Именно для охраны своеобразных сообществ на меловых обнажениях, где произрастает ряд редких реликтовых видов растений, и был в первую очередь создан НПП “Двуречанский” (Саїдахмедова та ін., 2012). Наземные моллюски этой территории до настоящего времени не изучались, имеются только данные по отдельным территориям на юге Среднерусской возвышенности (Николаев, 1974; Балашёв и др., 2009; Гураль-Сверлова и др., 2012; и др.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в мае, июне и июле 2013 г. на правом берегу р. Оскол между селами Каменка и Красное Первое, а также на левом берегу р. Оскол в пойме между селами Пески и Петровка (Двуречанский р-н, Харьковская обл., Украина). В по-

следнем случае часть материала была собрана в заказнике “Озерный”, который с трех сторон окружает НПП, и в не охраняемых ольшаниках и сосняках, прилегающих к границе НПП.

Обследованные сообщества были разделены на 18 групп (координаты установлены впоследствии посредством сервиса Google Earth): 1 — дубрава в крупной балке (49°58'10" с.ш., 37°47'10" в.д.); 2 — небольшой выдел разреженного леса на возвышенном ровном участке, образованный дубом обыкновенным (*Quercus robur* L.) возрастом до ок. 100 лет и ясенем обыкновенным (*Fraxinus excelsior* L.), с преобладанием во втором ярусе клена полевого (*Acer campestre* L.), клена остролистного (*Acer platanoides* L.) и липы сердцелистной (*Tilia cordata* Mill.) (49°57'28" с.ш., 37°45'50" в.д.); 3 — байрачный лес среди степи, образованный ясенем обыкновенным, кленом полевым, кленом остролистным (49°58'0" с.ш., 37°49'1" в.д.); 4 — молодая пойменная дубрава (*Q. robur*) с примесью ольхи клейкой (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), тополей белого (*Populus alba* L.) и черного (*P. nigra* L.) в левой части поймы р. Оскол на берегу старицы (оз. Караван) в заказнике “Озерный” (49°58'29" с.ш., 37°52'25" в.д.); 5 — ольшаники из ольхи клейкой, полосы ольхового леса на левом краю поймы р. Оскол между пойменными лугами и сосновыми лесопосадками, прилегают к границе НПП, но не входят в его состав (49°58'10" с.ш., 37°51'52" в.д. и 49°57'30" с.ш., 37°50'17" в.д.); 6 — ивняки из ивы белой (*Salix alba* L.) и тополевики из тополей белого и черного на левом берегу р. Оскол в заказнике “Озерный” (49°58'33" с.ш., 37°52'21" в.д.) и на правом берегу вдоль реки (49°58'13" с.ш., 37°49'36" в.д., 49°57'22" с.ш., 37°48'19" в.д. и др.), включая речные наносы после половодья; 7 — пойменные луга на обоих берегах р. Оскол (49°58'21" с.ш., 37°52'18" в.д., 49°57'26" с.ш., 37°48'18" в.д. и др.); 8 — сосновые культуры на песчаных почвах, примыкающие к ольшанику на границе поймы и боровой террасы, вне НПП (49°57'29" с.ш., 37°50'26" в.д.); 9 — задернованные участки с травянистой растительностью среди меловых обнажений, основной материал собран на двух близлежащих сходных участках в средней части склона (см. более подробное описание в разделе “Результаты” (49°56'50" с.ш., 37°47'30" в.д.); 10 — разнотравно-злаковая степь с доминированием видов ковылей (*Stipa* spp.), овсяницы валисской (*Festuca valesiaca* Gaudin), костра безостого (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub) и др., у подножия склона и в его верхней части (основные точки: 49°57'40" с.ш., 37°48'44" в.д., 49°57'31" с.ш., 37°48'14" в.д., 49°56'48" с.ш., 37°47'39" в.д.); 11 — сплошные заросли из караганы кустарниковой (*Caragana frutex* (L.) K. Koch) среди травянистой растительности в верхней части склона (49°57'26" с.ш.,

37°47'52" в.д.); 12 — разрозненные кустарники ракитника австрийского (*Chamaecytisus austriacus* (L.) Link) среди травянистой растительности и меловых обнажений в средней части склона (49°57'58" с.ш., 37°49'9" в.д.); 13 — кустарниковые заросли из вишни степной (*Cerasus fruticosa* Pall.) среди травянистой растительности и меловых обнажений в верхней части склона (49°56'55" с.ш., 37°47'34" в.д.); 14 — кустарниковые заросли из терна степного (*Prunus stepposa* Kotov) среди травянистой растительности в верхней части склона (49°57'49" с.ш., 37°48'38" в.д.); 15 — кустарниковые заросли из терна колючего (*Prunus spinosa* L.) среди травянистой растительности в верхней части склона (49°57'7" с.ш., 37°47'40" в.д.); 16 — древесно-кустарниковые заросли из клена американского (*Acer negundo* L.), ясеня обыкновенного, вяза малого (*Ulmus minor* Mill.) и жостера слабительного (*Rhamnus cathartica* L.) среди травянистой степной растительности (49°57'33" с.ш., 37°48'18" в.д.); 17 — древесно-кустарниковые заросли, образованные вязом малым, ясенем обыкновенным, кленом татарским (*Acer tataricum* L.), грушей обыкновенной (*Pyrus communis* L.), видами шиповника (*Rosa* spp.) и др., на опушке в устье небольшой балки с кленово-ясеневым лесом (сообщество № 3, см. выше) на границе с меловой степью и пастбищем в пойме (49°58'0" с.ш., 37°49'13" в.д.); 18 — лесополоса из сосны между полем и меловой степью, высаженная на месте степи (49°57'26" с.ш., 37°47'44" в.д.). Все собранные материалы хранятся в Коллекции наземных моллюсков Института зоологии НАН Украины (Киев): единицы хранения № 3720–3878, 3913–3982.

В табл. 1, 2 приведены абсолютные количества собранных экземпляров моллюсков в соответствующих фитоценозах (включая пустые раковины). Хотя и не ставилась задача провести количественные учеты моллюсков, все фитоценозы были изучены сопоставимо в полевых условиях и во всех из них собирали сопоставимый объем подстилки или дерна (значительно больше только в байрачной дубраве и настоящей степи), который впоследствии тщательно разбирали в лабораторных условиях. Эти значения приведены только для того, чтобы читатель имел возможность самостоятельно оценить, насколько репрезентативны данные, а также какие виды встречаются единично, а какие сравнительно многочисленны в изученных сообществах.

Дендрограмма строилась в статистическом программном пакете PAST 1.79 посредством парного сравнения (paired group) по индексу Чекановского-Сёренсена (Dice) с проведением Bootstrap анализа при 10000 перестановках.

Таблица 1. Распределение моллюсков по лесным и луговым фитоценозам долины р. Оскол в НПП “Двуречанский” и его окрестностях (в скобках – номера сообществ)

Вид	Байрачная дубрава (№ 1)	Плакорная дубрава (№ 2)	Кленово-ясеневый байрачный лес (№ 3)	Пойменная дубрава (№ 4)	Ольшаники (№ 5)	Ивняки и тополевики (№ 6)	Пойменные луга (№ 7)	Сосновые посадки на песчаных почвах (№ 8)
<i>Carychium minimum</i> Müller, 1774	–	–	–	13	2	51	–	–
<i>Carychium tridentatum</i> (Risso, 1826)	102	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cochlicopa nitens</i> (Gallenstein, 1848)	–	–	–	24	5	112	3	–
<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller, 1774)	–	–	–	106	35	550	24	–
<i>Cochlicopa lubricella</i> (Porro, 1838)	45	14	23	–	27	1	–	2
<i>Vallonia pulchella</i> (Müller, 1774)	–	–	–	–	–	–	65	–
<i>Vallonia enniensis</i> (Gredler, 1856)	–	–	–	72	31	128	–	–
<i>Vallonia costata</i> (Müller, 1774)	52	19	13	17	50	2	5	–
<i>Vertigo pusilla</i> Müller, 1774	10	2	–	–	14	–	–	–
<i>Vertigo antivertigo</i> (Draparnaud, 1801)	–	–	–	1	1	–	–	–
<i>Vertigo pygmaea</i> (Draparnaud, 1801)	–	–	–	–	–	–	2	–
<i>Vertigo angustior</i> Jeffreys, 1830	2	–	–	–	–	–	–	–
<i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)	5	–	–	–	–	–	–	–
<i>Truncatellina cylindrica</i> (Férussac, 1807)	–	–	–	–	–	–	1	–
<i>Truncatellina costulata</i> (Nilsson, 1822)	–	11	10	–	–	–	–	–
<i>Chondrula tridens</i> (Müller, 1774)	–	–	–	–	–	11*	3	–
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu, 1803)	12	3	–	–	–	–	–	–
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)	18	6	6	–	–	–	–	–
<i>Discus rudersatus</i> (Férussac, 1821)	11	–	–	–	–	–	–	–
<i>Euconulus fulvus</i> (Müller, 1774)	5	1	1	2	2	5	–	7
<i>Zonitoides nitidus</i> (Müller, 1774)	–	–	–	35	8	274	6	–
<i>Vitrea crystallina</i> (Müller, 1774)	–	–	–	36	3	146	–	–
<i>Aegopinella minor</i> (Stabile, 1864)	74	8	2	–	–	–	–	–
<i>Perpolita hammonis</i> (Ström, 1765)	38	5	1	–	54	5	2	6
<i>Perpolita petronella</i> (Pfeiffer, 1853)	–	–	–	–	7	–	–	–
<i>Vitrina pellucida</i> (Müller, 1774)	31	4	3	9	12	1	1	3
<i>Deroceras laeve</i> (Müller, 1774)	–	–	–	–	6	3	28	–
<i>Arion subfuscus</i> (Draparnaud, 1805)	10	–	–	–	–	–	–	3
<i>Fruticicola fruticum</i> (Müller, 1774)	3	–	–	49	18	57	3	–
<i>Pseudotrichia rubiginosa</i> (Schmidt, 1853)	–	–	–	62	9	1021	15	–
<i>Euomphalia strigella</i> (Draparnaud, 1801)	1	3	5	–	–	–	–	–
<i>Succinea putris</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	11	2	16	8	–
<i>Oxyloma sarsii</i> (Esmark, 1886)	–	–	–	1	–	66	5	–
<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud, 1801)	3	2	–	–	12	10	17	6
Число видов	17	12	9	14	19	17	16	6

* Только в речных выносах; вероятно, раковины были смыты с лугов, случаи обитания этого степного вида в пойменных лесах не известны.

Таблица 2. Распределение моллюсков по фитоценозам меловой степи в НПП “Двуречанский” (в скобках номера сообществ)

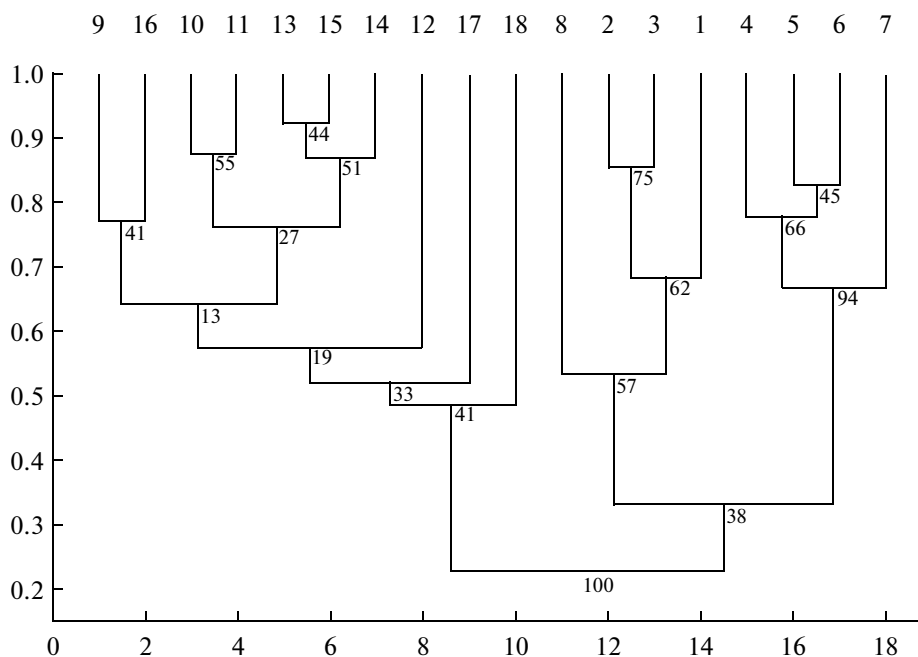
Вид	Задернованные участки меловых обнажений (№ 9)	Разнотравно-злаковая степь (№ 10)	Кустарниковые заросли из <i>Caregana frutex</i> (№ 11)	Кустарники <i>Chamaecytisus austriacus</i> (№ 12)	Кустарниковые заросли из <i>Cerasus fruticosa</i> (№ 13)	Кустарниковые заросли из <i>Prunus stepposa</i> (№ 14)	Кустарниковые заросли из <i>Prunus spinosa</i> (№ 15)	Древесно-кустарниковые заросли среди степи (№ 16)	Древесно-кустарниковые заросли на опушке (№ 17)	Сосновые посадки на месте меловой степи (№ 18)
<i>Cochlicopa lubricella</i> (Porro, 1838)	2	1	–	–	3	–	22	–	–	4
<i>Vallonia excentrica</i> Sterki, 1893	7	–	–	–	–	–	9	4	–	–
<i>Vallonia pulchella</i> (Müller, 1774)	141	6	79	–	13	34	46	133	14	51
<i>Vallonia costata</i> (Müller, 1774)	621	19	127	–	2	61	29	480	98	18
<i>Pupilla muscorum</i> (Linnaeus, 1758)	24	87	1	–	–	–	–	2	–	–
<i>Pupilla triplicata</i> (Studer, 1820)	393	–	–	–	–	–	–	407	22	–
<i>Truncatellina cylindrica</i> (Férussac, 1807)	461	17	329	14	24	45	19	10	–	3
<i>Truncatellina costulata</i> (Nilsson, 1822)	–	–	–	–	–	–	–	43	34	–
<i>Chondrula tridens</i> (Müller, 1774)	116	131	15	9	49	38	23	1	9	–
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)	–	–	–	–	–	–	–	–	4	1
<i>Euconulus fulvus</i> (Müller, 1774)	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Aegopinella minor</i> (Stabile, 1864)	–	–	–	–	–	–	–	–	22	–
<i>Perpolita hammonis</i> (Strøm, 1765)	19	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Vitrina pellucida</i> (Müller, 1774)	9	–	–	–	–	–	–	41	11	3
<i>Cepaea vindobonensis</i> (Férussac, 1821)	8	8	1	1	–	–	–	2	9	–
<i>Helicopsis striata</i> (Müller, 1774)	214	896	2	6	52	41	3	3	1	–
<i>Pseudotrachia rubiginosa</i> (Schmidt, 1853)	–	–	–	–	–	–	–	–	3	–
<i>Euomphalia strigella</i> (Draparnaud, 1801)	–	1	–	1	–	–	–	23	17	–
<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud, 1801)	–	–	–	–	–	–	–	7	–	–
Число видов	13	9	7	5	6	5	6	13	12	6

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованной части долины р. Оскол обнаружены 39 видов наземных моллюсков (см. табл. 1, 2). Шесть из них внесены в Красную книгу Харьковской области и охраняются: *C. nitens*, *V. enniensis*, *P. petronella*, *T. costulata*, *V. antivertigo* и *V. angustior* (Червона..., 2013). Последний вид также включен во многие другие охраняемые списки, включая Приложение II “Директивы местообитаний” Европейского союза и “Европейский красный список” (категория “Vulnerable”). Еще три редких вида впервые обнаружены в области и также нужда-

ются в занесении в региональную красную книгу: *H. striata*, *P. triplicata* и *V. crystallina*. Первые два из них внесены в Красную книгу соседней Белгородской области.

Сравнение выявленного видового состава в 18 исследованных группах фитоценозов посредством кластерного анализа (см. рисунок) показало, что они наиболее четко разделяются на степные (9–18) и нестепные (1–8). Последние сообщества в свою очередь разделяются на пойменные (4–7) и внепойменные лесные (1–3 и 8). Выделение этих трех групп вполне закономерно и соответствует



Сравнение видового состава наземных моллюсков в изученных фитоценозах долины р. Оскол с помощью кластерного анализа. По оси абсцисс — сообщества; по оси ординат — значения индекса Чекановского-Сёренсена (Дайса); в узлах — значения Bootstrap анализа при 10000 перестановок.

основным экологическим группам наземных моллюсков в регионе — степным, лесным и околоводным, составляющим ядра видового состава моллюсков в соответствующих группах фитоценозов.

Характерными видами для пойменных фитоценозов являются палеарктические околоводные *C. minimum*, *C. nitens*, *V. antiverigo*, *Z. nitidus*, *P. petronella*, *D. laeve*, *P. rubiginosa*, *S. putris* и *O. sarsii*. В пойме возможно быстрое расселение наземных моллюсков с водой, поэтому они распределены здесь относительно равномерно как в лесах, так и на лугах. Однако ядра видового разнообразия составляют ольшаники по краям поймы, где встречается наибольшее число видов, но плотность моллюсков при этом относительно невелика. Также на участках, где регулярно проводятся выпас скота или сенокосение, видовой состав моллюсков обеднен и представлен только отдельными фоновыми видами. Все редкие виды в пойменных сообществах выявлены только на левом берегу р. Оскол, где антропогенная нагрузка несколько меньше.

Видовой состав моллюсков изученных посадок сосны, примыкающих к ольшанику на границе поймы, преимущественно производный от этого ольшаника. Моллюсков удалось выявить лишь у границы этих фитоценозов, тогда как в глубине лесопосадок они не обнаружены. Однако здесь встречается не характерный для пойменных фитоценозов лесной слизень *A. subfuscus*.

Для широколиственных внепойменных лесов, дубовых и производных от них кленово-ясеневых характерны европейские лесные виды *A. minor*, *C. laminata*, *A. subfuscus*, *C. tridentatum* и *V. pusilla*, а также голарктические лесные *C. edentula*, *D. rudertatus* и *P. rugmaeum*. При этом все перечисленные виды встречались только в байрачной дубраве, тогда как в кленово-ясеневом лесу и плакорной дубраве лишь часть из них. Это объясняется в первую очередь благоприятностью для лесных моллюсков таких форм рельефа, как балки (Балашёв, Байдашников, 2010, 2012; и др.).

Перечисленные лесные виды обычны и довольно многочисленны в большинстве крупных внепойменных дубовых лесов лесостепной зоны на Восточно-Европейской равнине (Николаев, 1974; Балашёв и др., 2009, 2013; Балашёв, Байдашников, 2010, 2012; и др.). В то же время эти виды намного реже встречаются в степной зоне, а такие виды, как *C. tridentatum* и *C. edentula*, пока не обнаружены здесь (Гураль-Сверлова и др., 2012; Balashov, Gural-Sverlova, 2012; и др.). Потому присутствие перечисленных лесных видов в байрачной дубраве среди степного ландшафта на территории, относимой разными исследователями к степной или лесостепной зонам, все же нельзя считать тривиальным.

Степной ландшафт весьма разнообразен на изученной территории, что обусловлено расчлененным рельефом правого склона долины р. Оскол,

выходами меловых пород, мозаично расположенными кустарниковыми и древесно-кустарниковыми зарослями среди открытой степи, а также наличием экотонов с другими сообществами. В целом описанный ландшафт может быть охарактеризован как меловая степь. Ей свойственны такие европейские и европейско-сибирские степные виды моллюсков, как *C. tridens*, *T. cylindrica*, *C. vindobonensis*, *H. striata* и *P. triplicata*, а также голарктические ксерофильные *V. excentrica* и *P. muscorum*.

Литературные данные, включающие систематичный анализ закономерностей распределения моллюсков внутри степного ландшафта, отсутствуют. При анализе биотопической приуроченности моллюсков степные сообщества рассматривались всегда только как одна категория, часто “сухие открытые участки”. Кустарниковые и древесно-кустарниковые заросли, не считая пойменных сообществ, также никогда не рассматривались отдельно. Это обусловлено преимущественно тем, что особенно ясно такие закономерности могут проявиться только на хорошо сохранившихся обширных участках степи, которых осталось крайне мало. Степные участки, подвергающиеся антропогенному воздействию, часто имеют довольно однородную растительность, и соответственно моллюски также распределены там довольно однородно.

Распределение моллюсков по степному ландшафту в НПП “Двуречанский” крайне неравномерно и мозаично. На большинстве обследованных участков разнотравно-злаковой степи и задернованных участков среди меловых обнажений обнаружены только *H. striata* и *C. tridens* либо моллюски совсем не выявлены. В дерне разнотравно-злаковой степи местами также довольно многочислен *P. muscorum*, тогда как остальные выявленные виды встречаются тут спорадично и в малом количестве (см. табл. 2). Значительно большая плотность некоторых из тех же видов характерна для зарослей различных кустарников, расположенных среди открытой меловой степи, но при этом *P. muscorum* в таких зарослях практически не встречается. Во всех изученных крупных кустарниковых зарослях в отличие от окружающей их открытой меловой степи видовой состав моллюсков довольно однообразен (см. табл. 2 и рисунок, 11–15).

Наиболее богатыми как по количеству видов, одновременному присутствию всех характерных степных моллюсков, так и по их плотности оказались два близлежащих сходных участка частично задернованных меловых обнажений. Оба участка размещены в средней части склона долины на правых склонах северо-восточной экспозиции двух небольших соседствующих балок. Днища

этих балок задернованы, а верхние части их склонов являются открытыми меловыми осыпями. Участки в средней части склонов мозаично покрыты дерном и сплошной травянистой растительностью, среди которой и был собран основной материал. В этом сообществе встречаются отдельные кусты караганы кустарниковой (*C. frutex*) и шиповника (*Rosa* sp.), в травяном ярусе — пион тонколистный (*Paeonia tenuifolia* L.), барвинок травянистый (*Vinca herbacea* Waldst. et Kit.), виды ковыля (*Stipa* spp.), истод меловой (*Polygala cretaea* Kotov), астрагал белостебельный (*Astragalus albicaulis* DC.), ломонос цельнолистный (*Clematis integrifolia* L.), венечник ветвистый (*Anthericum ramosum* L.), ластовень лекарственный (*Vincetoxicum hirundinaria* Medik.), дрок донской (*Genista tanaitica* P.A. Smirn.), шалфей поникающий (*Salvia nutans* L.) и др. Из обследованных открытых участков только здесь был обнаружен редкий моллюск *P. triplicata*. Также тщательно были обследованы окружающие участки разнотравно-злаковой степи, в верхней части склона над осыпями и у подножия склона перед переходом степи в луга. На этих участках регулярно встречаются *H. striata*, *C. tridens* и *P. muscorum*, также обнаружены *T. cylindrica* и *C. lubricella*, но другие виды не выявлены. Следовательно, участки среди меловых обнажений, где наблюдается особое обилие улиток (см. табл. 2), в некоторой мере изолированы и являются островными ядрами видовой разнообразия моллюсков в меловой степи.

На двух участках древесно-кустарниковых зарослей выявленный видовой состав моллюсков оказался сходным с описанным выше для открытых меловых обнажений. Один из этих участков расположен среди открытой степи в понижении рельефа, а другой является опушкой кленово-ясеневоего леса в балке. В фитоценозах преобладают ясень, вяз и интродуцированный американский клен ясенелистый. В этих зарослях, как и на меловых обнажениях, в большом количестве встречаются *P. triplicata* и другие степные виды (см. табл. 2). Такие виды, как *T. costulata* и *E. strigella*, оказались в наибольшей степени характерными именно для этих двух участков древесно-кустарниковых зарослей (см. табл. 1, 2). Обычно указанные виды рассматриваются как лесные и характерные для сухих широколиственных лесов, в особенности в случае с редким *T. costulata* (Балашёв и др., 2009, 2012; Балашёв, Байдашников, 2010, 2012; и др.). Однако эти моллюски распространены в центральной и юго-восточной Европе и их ареалы значительно более сходны с таковыми у степных, а не у лесных европейских видов моллюсков. Все это позволяет предположить, что формирование данных видов в значительной степени было связано с опушками лесов между сте-

пью и широколиственными лесами, а также со сходными фитоценозами в понижениях среди открытой степи. Видимо, ранее недооценивалась роль таких древесно-кустарниковых зарослей в формировании ареалов ряда степных видов и даже некоторых моллюсков, считающихся преимущественно лесными.

На участке древесно-кустарниковых зарослей (сообщество № 17), являющихся опушкой кленово-ясеневое леса, присутствует два лесных вида — *A. minor* и *P. rugosum*, а также околоводный *P. rubiginosa*. Таким образом, это сообщество в некоторой степени можно рассматривать как экотон не только между широколиственным лесом и степью, но также одновременно еще и поймой. Данный участок действительно находится всего в нескольких метрах от края пастбища в пойме.

В сосновых посадках на месте меловой степи выявлен крайне обедненный видовой состав моллюсков, представленный преимущественно эврибионтными голарктическими видами. Большинство степных видов, включая *H. striata* и *S. tridens*, встречающиеся в изобилии на большинстве степных участков, в сосновых посадках отсутствуют. Это свидетельствует о разрушительном воздействии лесоразведения на степное биоразнообразие, что является одной из основных проблем охраны степей в Украине (Parnikoza, Vasiluk, 2011).

Описанная сложная мозаичная структура фитоценозов и населяющих их популяций моллюсков меловой степи напоминает другое реликтовое сообщество на обнажениях пород — редколесья можжевельника высокого в Крымских горах (Балашёв, Байдашников, 2013), где моллюски также распределены очень неравномерно и мозаично. В этих фитоценозах на некоторых осыпях и в скоплениях растительных остатков встречаются лишь наиболее крупные и обычные виды моллюсков, тогда как наибольшее число видов наблюдается в скоплениях дерна и подстилки среди обнажений пород. Максимальная плотность моллюсков наблюдалась на участках, где скапливался опад дуба, депрессивные формы которого спорадично присутствуют в этом фитоценозе.

Не исключено, что такая фитоценотическая сложность и мозаичность структуры были первично характерны для многих сообществ на обнажениях пород. Но сложность структуры также обуславливает значительную уязвимость для антропогенных изменений. Возможно, большинство таких сообществ обеднено вторично под влиянием антропогенных факторов.

Богатство видовой состава моллюсков в НПП “Двуречанский” в значительной мере обусловлено одновременным присутствием на относительно небольшой территории разнообразных, хоро-

шо сохранившихся фитоценозов, включая экотоны между ними и сложную мозаичную структуру обширной меловой степи. Если пагубному воздействию подвергаются только отдельные типы сообществ и редкие виды в них исчезают, а благоприятные условия со временем вторично восстанавливаются, то популяции имеют шансы восстановиться путем повторного заселения из других окружающих сообществ, если те сохранились. Например, на изученной территории редкий моллюск *P. triplicata* обитает на удаленных участках меловых обнажений и древесно-кустарниковых зарослей (см. табл. 2). Но в целом эти популяции, вероятно, являются целостной метапопуляцией, в пределах которой иногда может происходить обмен особями при случайных переносах. В таких условиях, согласно теории динамики метапопуляций (Hanski, 1998), состояние популяций этого вида в НПП более стабильно, и у *P. triplicata* больше шансов для длительного выживания здесь, чем если бы вид обитал на данной территории только в одном из сообществ. Это особенно актуально для наземных моллюсков, большинство из которых не имеет достаточно хороших возможностей как для активной, так и для пассивной дисперсии, а соответственно и для быстрого дальнего расселения (не считая околоводных видов, расселяющихся с водой).

Таким образом, приоритетными для охраны должны быть территории, включающие одновременно наибольшее количество различных сообществ в разнообразных условиях рельефа на максимально целостных и больших участках. Также должно уделяться внимание именно комплексной охране сообществ, а не только наиболее ценных из них.

Комплексная охрана в пределах одного целостного участка многих разнообразных сообществ делает НПП “Двуречанский” особо ценным и эталонным природоохранным объектом, который может служить образцом для создания охраняемых территорий на равнине.

Работа выполнена частично при поддержке гранта от The Rufford Small Grants Foundation (Великобритания).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашёв И.А., Байдашников А.А. Наземные моллюски (Gastropoda) лесостепного Приднестровья и их фитоценотическая приуроченность // Вестн. зоол. 2010. Т. 44. № 4. С. 309–316.
- Балашёв И.А., Байдашников А.А. Наземные моллюски (Gastropoda) Винницкой области и их биотопическая приуроченность // Вестн. зоол. 2012. Т. 46. № 1. С. 19–28.
- Балашёв И.А., Байдашников А.А. Наземные моллюски редколесий можжевельника высокого в Крымских горах // Зоол. журн. 2013. Т. 92. № 3. С. 257–263.

- Балашёв И.А., Байдашников А.А., Романов Г.А., Гураль-Сверлова Н.В.* Наземные моллюски Хмельницкой области (Подольская возвышенность, Украина) // Зоол. журн. 2013. Т. 92. № 2. С. 154–166.
- Балашёв И.А., Биатов А.П., Василюк А.В.* Видовой состав и фитоценоотическая приуроченность наземных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) Национального природного парка “Гомольшанские леса” (Украина, Харьковская обл.) // Вестн. зоол. 2009. Т. 43. № 4. С. 355–360.
- Гураль-Сверлова Н.В., Мартынов В.В., Мартынов А.В.* Наземные моллюски (Gastropoda, Pulmonata) Донецкой возвышенности и прилегающих территорий // Вестн. зоол. 2012. Т. 46. № 4. С. 319–326.
- Николаев В.А.* Наземные моллюски Среднерусской возвышенности // Охрана природы центрально-черноземной полосы. 1974. Вып. 7. С. 190–199.
- Саїдахмедова Н.Б., Банік М.В., Громакова А.Б., Кривохижа М.В.* НПП Дворічанський // Фіторизноманіття заповідників і національних природних парків. Частина 2. Київ: Фітосоціоцентр, 2012. С. 191–205.
- Червона книга Харківської області. Тваринний світ / За заг. ред. Токарського В.А. Харків: ХНУ ім. В.Н. Каразіна, 2013. 482 с.
- Balashov I., Gural-Sverlova N.* An annotated checklist of the terrestrial molluscs of Ukraine // J. Conchology. 2012. V. 41 (1). P. 91–109.
- Hanski I.* Metapopulation dynamics // Nature. 1998. V. 396. P. 41–49.
- Parnikoza I., Vasiluk A.* Ukrainian steppes: current state and perspectives for protection // Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska. Sectio C. 2011. V. 66(1). P. 23–37.