

Авторский перевод статьи: Гураль-Сверлова Н. В. Просторова диференція наземної малакофауни на рівнинних територіях України / Наукові записки Державного природознавчого музею. – Львів, 2020. – Вип. 36. – С. 69-81.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ НАЗЕМНОЙ МАЛАКОФАУНЫ НА РАВНИННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ УКРАИНЫ

Используя собственные данные, обработанные фондовые материалы Государственного природоведческого музея НАН Украины в г. Львове, а также многочисленные литературные источники, проанализирован таксономический и экологический состав автохтонной наземной малакофауны в разных частях равнинной Украины. Если не учитывать представителей рода *Helicopsis*, систематика и видовой состав которых на территории Украины еще нуждаются в уточнении, и степной части Крымского полуострова, в 4-х ландшафтных зонах Украины к настоящему времени можно считать достоверно зарегистрированными, в целом, 109 видов наземных моллюсков, автохтонных хотя бы для какой-либо части проанализированной территории. Максимальное видовое разнообразие (103 вида и 2 представителя рода *Helicopsis*) отмечено в зоне широколиственных лесов, далее идет прилегающая к ней правобережная часть лесостепной зоны. Наименьшее количество автохтонных видов наземных моллюсков отмечено для правобережной части степной зоны.

В пределах Украинского Полесья и лесостепной зоны Украины таксономическое разнообразие наземных моллюсков уменьшается в направлении с запада на восток. При этом количество зарегистрированных автохтонных видов уменьшается, соответственно, в 1,5 и 1,7 раза, а родовое разнообразие – в 1,3 и 1,5 раза. В степной зоне главным центром видового разнообразия является расположенная на востоке страны Донецкая возвышенность. По таксономическому и экологическому составу наземные малакокомплексы правобережной части лесостепной зоны ближе к зоне широколиственных лесов, ее левобережной части – к левобережной степи. В целом пространственная дифференциация наземной малакофауны на равнинных территориях Украины больше связана не с границами ландшафтных зон, а с расположением этих территорий относительно русла Днепра и с отдельными возвышенностями, где концентрируется видовое разнообразие наземных моллюсков зоны широколиственных лесов и лесостепи (Подольская) и степной зоны (Донецкая).

Ключевые слова: наземные моллюски, хорология, Украина.

В конце XX – начале XXI в. активизировались фаунистические исследования наземных моллюсков в разных регионах Украины, в частности, на территориях, длительное время оставшихся почти сплошными «белыми пятнами» в этом отношении. Это позволило не только существенно уточнить таксономический состав, но и выявить общие особенности пространственного распределения наземных моллюсков в разных ландшафтных зонах: смешанных лесов [1], лесостепи [3] и континентальной части степной зоны [15]. Также недавно были обобщены данные о наземной малакофауне равнинных и предгорных территорий запада Украины [16], целенаправленные исследования которой продолжаются, с некоторыми перерывами, еще со второй половины XIX в. Накопленные данные позволяют проанализировать пространственную дифференциацию автохтонной наземной малакофауны на равнинных территориях Украины, что является важным для понимания возможных путей ее формирования и мониторинга дальнейших антропогенных изменений в составе региональных малакокомплексов.

При составлении аннотированного видового списка наземных моллюсков Украины [29] ее территория была разделена на 7 частей: 1) Украинские Карпаты с Прикарпатьем и Закарпатской низменностью; 2) Подольская возвышенность и окрестности; 3) Волынское Полесье; 4) центральная часть Украины (Приднепровская возвышенность, Приднепровская низменность и прилегающие к ней южные отроги Среднерусской возвышенности); 5) Донецкая возвышенность и окрестности; 6) Причерноморская низменность; 7) Крымский полуостров. Эта предварительная схема пространственного распределения наземной малакофауны Украины была несколько детализирована в монографии [4], а количество выделенных участков доведено до 12. При этом начали отдельно рассматривать малакокомплексы горного и степного Крыма, а также отдельные возвышенности и низменности в пределах 4-й и 5-й из перечисленных выше территорий. Однако проведенный позже анализ таксономического состава и пространственного распределения наземных моллюсков на равнинных и предгорных территориях запада Украины [16] показал, что реальная пространственная дифференциация наземной малакофауны не всегда совпадает с предложенной схемой. Это еще больше подтверждают результаты, описанные ниже.

Материал и методика исследований

В работе использованы данные собственных обобщающих публикаций относительно видового состава и пространственного распределения наземных моллюсков степной зоны [15] и равнинных территорий западного региона Украины [16], а также ряд литературных источников, характеризующих наземную малакофауну разных частей Украинского Полесья [1; 10; 28; 30 и др.] и лесостепной зоны Украины [2; 5-9 и др.].

На основании критического анализа собственных данных, фондовых материалов Государственного природоохранного музея НАН Украины [19] и литературных источников составлены отдельные видовые списки для 7 участков (таблица), выделенных на равнинной части Украины:

- 1) правобережной (относительно русла Днепра) части зоны смешанных лесов (МЛ-п);
- 2) левобережной части этой зоны (МЛ-л);
- 3) зоны широколиственных лесов (ШЛ);
- 4) правобережной части лесостепной зоны (ЛС-п);
- 5) левобережной части лесостепной зоны (ЛС-л);
- 6) правобережной части степной зоны (С-п);
- 7) левобережной части степной зоны (С-л).

Как и в предыдущей публикации [15], при анализе наземной малакофауны степной зоны Украины не была учтена степная часть Крымского полуострова, автохтонная малакофауна которой включает некоторые виды, отсутствующие в таблице.

Чтобы максимально нивелировать влияние антропохории [20; 26] на результаты проведенного анализа, в видовые списки были включены лишь те виды, автохтонность которых хотя бы для части того или иного участка не вызывает сомнений.

Учитывая противоречивые взгляды разных исследователей на таксономический состав наземных моллюсков рода *Helicopsis* Fitzinger, 1833, распространенных на территории Украины [4; 12; 13; 18] и их значительную конхологическую изменчивость, в проведенном анализе фиксировали только присутствие представителей рода на том или ином участке (таблица).

Для анализа экологической структуры региональных малакокомплексов было использовано разделение наземных моллюсков на 9 экологических групп, предложенное В. Ложеком и детально описанное в работе С.В. Александровича [27]:

- 1) типично лесные виды, которые очень редко поселяются в других биотопах;
- 2) виды, обитающие преимущественно в лесах, но обычные также в парках, садах и других биотопах с довольно сильной затененностью;
- 3) виды лесные и тенелюбивые, типичные для очень влажных, иногда даже заболоченных стаций;
- 4) степные виды;
- 5) виды открытой среды, связанные с биотопами разной увлажненности, от сухих до довольно влажных;
- 6) виды, типичные для ксеротермных биотопов;
- 7) эврибионтные виды, населяющие открытые или затененные биотопы со средней степенью увлажнения;
- 8) виды, характерные для влажных, но не заболоченных стаций с разной степенью затененности;
- 9) виды очень влажных, заболоченных стаций.

Принадлежность некоторых видов наземных моллюсков к определенной экологической группе была откорректирована таким образом, чтобы максимально учитывались особенности их биотопического распределения как в целом, так и на территории Украины [25]. Распределение по экологическим группам безраковинных наземных моллюсков (слизней), очень поверхностное и не доведенное до уровня видов в палеонтологических публикациях [27], выполнено самостоятельно.

Результаты

Не учитывая представителей рода *Helicopsis* и наземную малакофауну степного Крыма (см. методику), в пределах 4-х ландшафтных зон Украины в настоящее время достоверно зарегистрировано, в целом, 109 видов наземных моллюсков, автохтонность которых хотя бы для какой-либо части проанализированной территории не вызывает сомнений. Максимальное видовое разнообразие сконцентрировано в зоне широколиственных лесов (103 вида и два представителя рода *Helicopsis*), далее идет прилегающая к этой территории правобережная часть лесостепной зоны (таблица). Наименьшее количество автохтонных видов наземных моллюсков отмечено для правобережной части степной зоны.

Таблица

Состав автохтонной наземной малакофауны в разных частях Украины

Види моллюсків	ЭГ	МШ-п	МШ-л	ШЛ	ЛС-п	ЛС-л	С-п	С-л
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Acicula polita</i> (Hartmann, 1840)	1	+	+	+	+	-	-	-
<i>A. parcelineata</i> (Clessin, 1911)	1	-	-	+	-	-	-	-
<i>Carychium minimum</i> O.F.Müller, 1774	9	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. tridentatum</i> (Risso, 1826)	8	+	+	+	+	+	-	-
<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud, 1801)	7	+	+	+	+	+	+	+
<i>Succinea putris</i> (Linnaeus, 1758)	9	+	+	+	+	+	+	+
<i>Oxyloma elegans</i> (Risso, 1826)	9	+	-	+	-	+	+	+
<i>O. sarsii</i> (Esmark, 1886)	9	+	-	+	+	+	-	+
<i>Cochlicopa lubrica</i> (O.F.Müller, 1774)	7	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. lubricella</i> (Porro, 1838)	6	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. nitens</i> (Gallenstein, 1848)	9	+	+	+	+	+	-	+
<i>Acanthinula aculeata</i> (O.F.Müller, 1774)	1	+	+	+	+	+	-	-
<i>Vallonia costata</i> (O.F.Müller, 1774)	5	+	+	+	+	+	+	+
<i>V. pulchella</i> (O.F.Müller, 1774)	5	+	+	+	+	+	+	+
<i>V. excentrica</i> Sterki, 1892	4	-	-	+	+	+	-	+
<i>V. enniensis</i> (Gredler, 1856)	9	-	-	+	+	+	-	+
<i>Pupilla muscorum</i> (Linnaeus, 1758)	5	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. bigranata</i> (Rossmässler, 1839)	4	-	-	+	+	-	+	+
<i>P. triplicata</i> (Studer, 1820)	4	-	-	+	-	-	-	+
<i>P. sterri</i> (Voith, 1838)	4	-	-	+	-	-	-	-
<i>P. pratensis</i> (Clessin, 1871)	9	-	-	+	-	-	-	-
<i>Vertigo antivertigo</i> (Draparnaud, 1801)	9	+	-	+	+	+	+	+
<i>V. pusilla</i> O.F.Müller, 1774	2	+	+	+	+	+	-	+
<i>V. substriata</i> (Jeffreys, 1833)	8	+	+	+	-	+	-	-
<i>V. pygmaea</i> (Draparnaud, 1801)	5	+	+	+	+	+	+	+
<i>V. geyeri</i> Lindholm, 1925	9	+	-	+	-	-	-	-
<i>V. alpestris</i> Alder, 1838	7	-	-	+	-	-	-	-
<i>V. moulinsiana</i> (Dupuy, 1849)	9	+	-	-	-	-	-	-
<i>Vertilla angustior</i> (Jeffreys, 1830)	8	+	-	+	+	+	+	+
<i>Truncatellina costulata</i> (Nilsson, 1822)	4	+	-	+	+	+		+
<i>T. cylindrica</i> (Férussac, 1807)	4	+	+	+	+	+	+	+
<i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)	8	+	+	+	+	+	-	-
<i>Sphyradium doliolum</i> (Bruguière, 1792)	1	-	-	+	+	-	-	-
<i>Granaria frumentum</i> (Draparnaud, 1801)	4	-	-	+	+	-	-	-
<i>Chondrina clienta</i> (Westerlund, 1883)	4	-	-	+	-	-	-	-
<i>Pyramidula pusilla</i> (Vallot, 1801)	4	-	-	+	-	-	-	-
<i>Merdigera obscura</i> (O.F.Müller, 1774)	1	+	+	+	+	-	-	-

Продовжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Ena montana</i> (Draparnaud, 1801)	1	-	-	+	-	-	-	-
<i>Chondrula tridens</i> (O.F.Müller, 1774)	4	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu, 1803)	1	+	+	+	+	+	-	+
<i>C. orthostoma</i> (Menke, 1830)	1	+	+	+	+	-	-	-
<i>Elia novorossica</i> (Retowki, 1888)	1	-	-	-	-	-	-	+
<i>Ruthenica filograna</i> (Rossmässler, 1836)	1	+	-	+	+	+	-	-
<i>Clausilia dubia</i> Draparnaud, 1805	7	-	-	+	+	-	-	-
<i>C. pumila</i> C.Pfeiffer, 1828	3	-	-	+	+	-	-	-
<i>C. cruciata</i> (Studer, 1820)	1	+	-	-	-	-	-	-
<i>Macrogastra ventricosa</i> (Draparnaud, 1801)	3	+	-	-	-	-	-	-
<i>M. latestriata</i> (A.Schmidt, 1857)	1	+	-	+	+	-	-	-
<i>M. tumida</i> (Rossmässler, 1836)	3	-	-	+	+	-	-	-
<i>M. plicatula</i> (Draparnaud, 1801)	1	+	-	+	-	-	-	-
<i>Laciniaria plicata</i> (Draparnaud, 1801)	7	+	+	+	+	+	+	-
<i>Bulgarica cana</i> (Held, 1836)	1	+	+	+	+	-	-	-
<i>Alinda stabilis</i> (L.Pfeiffer, 1847)	1	-	-	+	+	-	-	-
<i>A. fallax</i> (Rossmässler, 1836)	1	-	-	+	-	-	-	-
<i>Vestia turgida</i> (Rossmässler, 1836)	3	-	-	+	+	-	-	-
<i>V. gulo</i> (E.Bielz, 1859)	3	-	-	+	+	-	-	-
<i>V. elata</i> (Rossmässler, 1836)	1	-	-	+	+	-	-	-
<i>Cecilioides acicula</i> (O.F.Müller, 1774)	6	-	-	+	-	-	-	-
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)	7	+	+	+	+	+	-	+
<i>Discus ruderatus</i> (Férussac, 1821)	1	+	+	+	+	+	-	+
<i>D. rotundatus</i> (O.F.Müller, 1774)	2	+	-	+	+	-	-	-
<i>D. perspectivus</i> (Megerle von Mühlfeld, 1816)	1	-	-	+	+	-	-	-
<i>Arion fuscus</i> (O.F.Müller, 1774)	7	+	+	+	+	+	-	+
<i>A. circumscriptus</i> Johnston, 1828	1	+	-	+	+	-	-	+
<i>A. silvaticus</i> Lohmander, 1937	3	-	-	+	+	-	-	-
<i>Vitrina pellucida</i> (O.F.Müller, 1774)	7	+	+	+	+	+	+	+
<i>Eucobresia nivalis</i> (Dumont et Mortillet, 1852)	1	-	-	+	-	-	-	-
<i>Vitrea diaphana</i> (Studer, 1820)	1	+	-	+	+	-	-	-
<i>V. crystallina</i> (O.F.Müller, 1774)	2	+	-	+	+	+	+	+
<i>V. contracta</i> (Westerlund, 1871)	7	+	+	+	+	+	-	-
<i>Aegopinella pura</i> (Alder, 1830)	1	+	+	+	+	+	-	-
<i>Ae. minor</i> (Stabile, 1864)	6	+	+	+	+	+	-	+
<i>Ae. nitens</i> (Michaud, 1831)	1	-	-	+	-	-	-	-
<i>Perpolita hammonis</i> (Ström, 1765)	7	+	+	+	+	+	-	+
<i>P. petronella</i> (L.Pfeiffer, 1853)	8	+	+	+	+	+	-	+
<i>Morlina glabra</i> (Rossmässler, 1835)	2	+	-	+	+	-	-	-
<i>Cellariopsis orientalis</i> (Clessin, 1887)	1	-	-	+	-	-	-	-

Продовжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Oxychilus inopinatus</i> (Uličný, 1887)	4	–	–	+	+	–	+	–
<i>Zonitoides nitidus</i> (O.F.Müller, 1774)	9	+	+	+	+	+	+	+
<i>Euconulus fulvus</i> (O.F.Müller, 1774)	7	+	+	+	+	+	+	+
<i>Daudebardia rufa</i> (Draparnaud, 1805)	1	–	–	+	–	–	–	–
<i>D. brevipes</i> (Draparnaud, 1805)	1	–	–	+	–	–	–	–
<i>Carpatica calophana</i> (Westerlund, 1881)	1	–	–	+	–	–	–	–
<i>L. cinereoniger</i> Wolf, 1803	1	+	+	+	+	+	–	–
<i>Malacolimax tenellus</i> (O.F.Müller, 1774)	1	+	+	+	+	–	–	–
<i>Lehmannia marginata</i> (O.F.Müller, 1774)	1	+	+	+	+	+	–	–
<i>Bielzia coeruleans</i> (M.Bielz, 1851)	1	–	–	+	+	–	–	–
<i>Deroceras laeve</i> (O.F.Müller, 1774)	9	+	–	+	+	+	+	+
<i>D. agreste</i> (Linnaeus, 1758)	5	+	+	+	+	–	+	+
<i>D. turcicum</i> (Simroth, 1894)	1	–	–	+	+	–	–	–
<i>D. rodnae</i> Grossu et Lupu, 1965	3	–	–	+	–	–	–	–
<i>D. subagreste</i> (Simroth, 1892)	2	–	–	–	–	–	–	+
<i>Fruticicola fruticum</i> (O.F.Müller, 1774)	2	+	+	+	+	+	+	+
<i>Plicuteria lubomirskii</i> (Slósarski, 1881)	7	–	–	+	–	–	–	–
<i>Trochulus hispidus</i> (Linnaeus, 1758)	7	+	–	+	+	+	–	+
<i>Helicopsis</i> spp.*	4	+	+	+	+	+	+	+
<i>Xerolenta obvia</i> (Menke, 1828)	4	+	–	+	–	–	–	–
<i>Perforatella bidentata</i> (Gmelin, 1788)	3	+	+	+	+	–	–	–
<i>P. dibothrion</i> (Kamakowicz, 1884)	1	–	–	+	+	–	–	–
<i>Monachoides vicina</i> (Rossmässler, 1842)	1	+	–	+	+	–	–	–
<i>M. incarnata</i> (O.F.Müller, 1774)	1	–	–	+	–	–	–	–
<i>Pseudotrichia rubiginosa</i> (A.Schmidt, 1853)	9	+	+	+	+	+	+	+
<i>Euomphalia strigella</i> (Draparnaud, 1801)	7	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. carthusiana</i> (O.F.Müller, 1774)	4	–	–	–	–	–	+	+
<i>Faustina faustina</i> (Rossmässler, 1835)	1	–	–	+	+	–	–	–
<i>Arianta arbustorum</i> (Linnaeus, 1758)	2	–	–	+	+	–	–	–
<i>Isognomostomum isognomostomum</i> (Schröter, 1784)	1	–	–	+	+	–	–	–
<i>C. vindobonensis</i> (Férussac, 1821)	4	+	+	+	+	+	+	+
<i>H. lutescens</i> Rossmässler, 1837	4	+	–	+	+	–	+	–
<i>Helix albescens</i> Rossmässler, 1839	4	–	–	–	–	–	+	+
<i>H. pomatia</i> Linnaeus, 1758	2	+	–	+	+	–	+	–
Общее количество видов*		67	44	104	80	48	32	46
Количество родов		45	35	63	53	34	25	31

Примечания: ЭГ – экологическая группа; л – левобережная часть (по отношению к руслу Днепра); ЛС – лесостепная зона; МЛ – зона смешанных лесов; п – правобережная часть; С – степная зона (без степного Крыма); ШЛ – зона широколиственных лесов; * – без учета видового разнообразия представителей рода *Helicopsis* (см. методику).

К сожалению, территориальная ограниченность палеонтологических данных, касающихся плейстоценовой малакофауны Украины [22], высокая вероятность ошибочных определений, сделанных на плохо сохранившихся ископаемых раковинах или их фрагментах, особенно для конхологически похожих видов в пределах одного и даже разных родов, не позволяют сделать однозначные выводы об автохтонности или адвентивности отдельных видов раковинных наземных моллюсков в определенных регионах Украины. Еще сложнее ситуация с безраковинными наземными моллюсками (слизнями).

До недавнего времени среди малакологов господствовало мнение, что антропохорные виды наземных моллюсков не могут заселять природные биотопы, даже вторичные [23], а присутствие того или иного «спорного» вида в природном биотопе, особенно лесном, использовали как аргумент в пользу его автохтонности. Однако наблюдения над отдельными видами, лишь относительно недавно вселившимися в некоторые регионы Восточной Европы, вынуждают сомневаться в абсолютной надежности такого подхода, что было детальнее проанализировано в одной из наших предыдущих публикаций [14].

Чтобы максимально избежать влияния возможных последствий антропохории (не только относительно недавней, зафиксированной малакологическими исследованиями, но и более удаленной во времени) на анализ пространственной дифференциации автохтонной наземной малакофауны равнинной Украины, из составленных видовых списков (таблица) были сознательно исключены все виды, автохтонность которых для определенного региона или Украины в целом вызывает хотя бы какие-то сомнения. В частности, это касалось 3-х видов слизней, склонных к синантропизации, точные границы природных ареалов которых до сих пор остаются неопределенными: *Deroceras sturanyi* (Simroth, 1894), *D. reticulatum* (O.F.Müller, 1774), *Arion fasciatus* (Nilsson, 1823) [31]. Возможной частью природного ареала виноградной улитки *Helix pomatia* при проведении этого анализа традиционно считали западную часть Украины [24], допуская, что отдельные природные маргинальные популяции этого вида могли сохраниться также на территории Северо-Западного Причерноморья [21].

В пределах как Украинского Полесья, так и лесостепной зоны Украины наблюдается снижение уровня таксономического разнообразия наземных моллюсков по направлению с запада на восток. Количество зарегистрированных автохтонных видов уменьшается при этом, соответственно, в 1,5 и 1,7 раза (таблица). В левобережной лесостепи родовое разнообразие снижается в 1,5 раза по сравнению с правобережной лесостепью, из состава наземных малакокомплексов исчезают представители семейств Aciculidae (*Acicula polita*), Orculidae (*Sphyradium doliolum*), Chondrinidae (занесенный в Красную книгу Украины вид *Granaria frumentum*). В левобережной части Украинского Полесья родовое разнообразие наземных моллюсков уменьшается в 1,3 раза, при одинаковом количестве семейств.

Еще заметнее обеднение таксономического разнообразия на уровне отдельных семейств. В частности, семейство Clausiliidae в правобережной части лесостепной зоны представлено 8 родами и 13 видами, современные ареалы 5-и из них (*Macrogastra tumida*, *Alinda stabilis*, *Vestia turgida*, *V. gulo*, *V. elata*) связаны преимущественно с Карпатами [31]. В левобережной части лесостепной зоны зарегистрированы только 3 вида, более или менее широко распространенных на

территории Украины: *Cochlodina laminata*, *Laciniaria plicata*, *Ruthenica filigrana*. Аналогично из 9 видов и 5 родов Clausiliidae, отмеченных в правобережной части Украинского Полесья, в его левобережной части остаются лишь *Cochlodina orthostoma*, *C. laminata*, *Laciniaria plicata* и *Bulgarica cana*.

Из общей картины выпадает степная зона, главным центром видového разнообразия наземных моллюсков в которой является Донецкая возвышенность и прилегающие к ней территории на востоке Украины [15]. Даже без учета описанных из восточной части степной зоны представителей рода *Helicopsis* [12] количество зарегистрированных автохтонных видов в левобережной степи оказалось в 1,4 раза выше, чем в правобережной.

По составу автохтонных видов наземных моллюсков на проанализированной территории можно выделить 4 основных участка (рис. 1). При этом наземные малакокомплексы правобережной части лесостепной зоны демонстрируют большее сходство с зоной широколиственных лесов, а левобережной лесостепи – с левобережной степью (рис. 1). В целом, пространственная дифференциация наземной малакофауны на равнинных территориях Украины оказалась больше связанной не с границами ландшафтных зон, а с расположением относительно русла Днепра. Исключением является только Украинское Полесье. Ранее похожие закономерности наблюдались на уровне аллозимной изменчивости двух широко распространенных видов пресноводных легочных моллюсков [11] и ареалов двух подвидов степного наземного моллюска *Chondrula tridens* [17]. Допускают, что они могут быть связаны, в частности, с фрагментацией видовых ареалов во время Днепровского оледенения [11]. Полученное разделение равнинных территорий Украины по характеру их наземных малакокомплексов (рис. 1) существенно отличается от предыдущей попытки подобного разделения [29]. Общей чертой является только сходство видového состава наземных моллюсков лесной и лесостепной частей Подольской возвышенности.

Не исключено, что границы 4-х участков, выделенных по видovому составу автохтонной малакофауны (рис. 1), еще нуждаются в некотором уточнении. В частности, наземные малакокомплексы Малого Полесья и Волынской возвышенности, находящиеся в зоне широколиственных лесов, демонстрируют большее сходство с малакофауной Волынского Полесья [16]. Подобные расхождения могут наблюдаться и в других ландшафтных зонах.

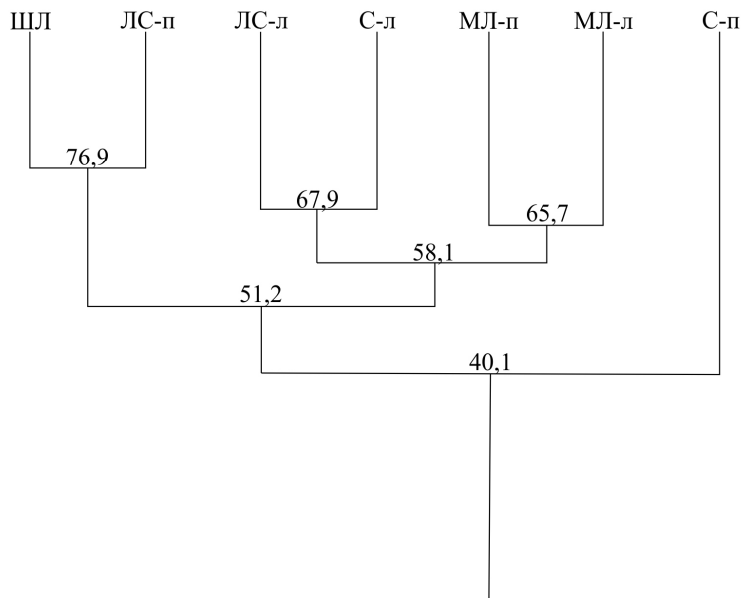


Рис. 1. Сходство видового состава региональных малакокомплексов равнинных территорий Украины (без учета антропохорных видов и видового состава рода *Helicopsis*), вычисленное по коэффициенту Жаккара, в процентах. Условные обозначения – аналогично таблице.

Отличия между право- и левобережными частями разных ландшафтных зон хорошо прослеживаются также при сравнении экологических спектров региональных малакокомплексов (рис. 2). Только в пределах зоны смешанных лесов они остаются относительно однотипными. В то же время в левобережной части лесостепной зоны, кроме общего таксономического обеднения наземных малакокомплексов по сравнению с правобережной лесостепью (см. выше), наблюдаются также заметные изменения структуры их экологических спектров (рис. 2). Общее количество лесных видов (экологические группы 1-3) сокращается в 3,8, лесных стенобионтов (экологические группы 1 и 3) – в 4,4, степных видов (экологическая группа 4) – в 1,7 раза. При этом количество представителей остальных экологических групп (с 5 по 9) остается почти неизменным. Таким образом, обеднение видового состава наземных моллюсков левобережной лесостепи происходит преимущественно за счет лесных, в меньшей степени – степных видов. Это приводит к уменьшению доли лесных видов в 2,3 раза, лесных стенобионтов – в 2,6 раза. Несмотря на это, лесные моллюски продолжают образовывать основу наземных малакокомплексов левобережной лесостепи, вместе с эврибионтными (экологическая группа 7) и гигрофильными (экологическая группа 9) видами, доли которых увеличиваются, соответственно, в 1,5 и 1,8 раза (рис. 2).

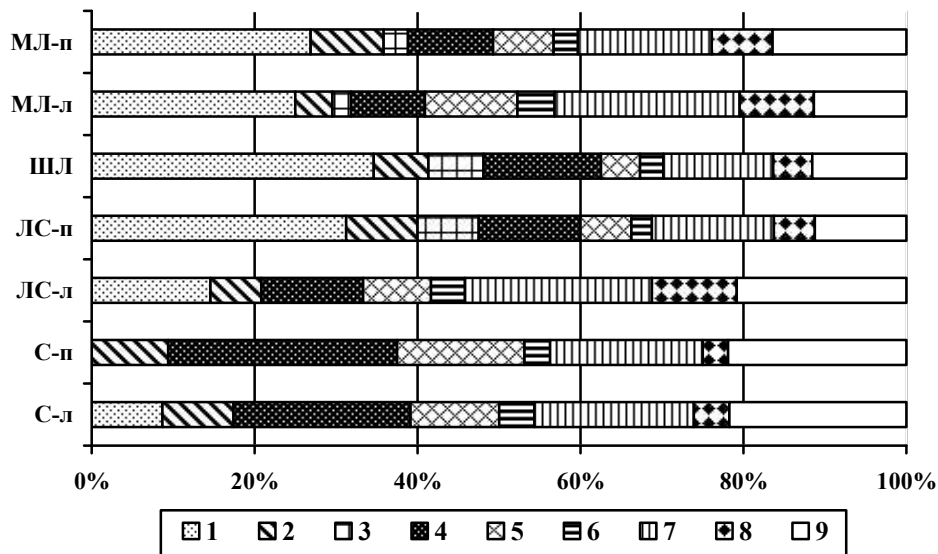


Рис. 2. Экологические спектры региональных малакокомплексов равнинных территорий Украины (без учета антропохорных видов и видового состава рода *Helicopsis*). Цифрами обозначены экологические группы, описанные в методике. Условные обозначения участков – аналогично таблице.

Лесные моллюски играют наибольшую роль в формировании таксономического состава наземных малакокомплексов в зоне широколиственных лесов и в правобережной лесостепи, где их доля составляет, соответственно, 48,1% и 47,5%, а степные – в правобережной лесостепи – 28,1% от общего количества зарегистрированных автохтонных видов (рис. 2). Доля эврибионтных видов колеблется от 13,5% в зоне широколиственных лесов до 22,7% в левобережной части Украинского Полесья и 22,9% в левобережной лесостепи. Совокупная доля видов, связанных с открытыми и/или ксеротермными биотопами (экологические группы 4-6), остается относительно стабильной в зонах смешанных, широколиственных лесов и лесостепи, колеблясь от 20,9% до 25,0%, и закономерно увеличивается до 37,0% в левобережной и до 46,9% в правобережной лесостепи.

Выводы

В пределах Украинского Полесья и лесостепной зоны Украины таксономическое разнообразие наземных моллюсков уменьшается по направлению с запада на восток, что становится особенно хорошо заметным при сравнении наземной малакофауны право- и левобережной части каждой зоны. В левобережной части Украинского Полесья количество автохтонных видов уменьшается в 1,5 раза, в лесостепной зоне – в 1,7 раза. Родовое разнообразие уменьшается, соответственно, в 1,3 и 1,5 раза. В

левобережной лесостепи из состава наземных малакокомплексов исчезают представители семейств Aciculidae, Orculidae, Chondrinidae. Экологические спектры наземных малакокомплексов мало изменяются в пределах Украинского Полесья, в то же время в левобережной лесостепи доля лесных видов сокращается в 2,3 раза, лесных стенобионтов – в 2,6 раза по сравнению с правобережной лесостепью. Противоположная тенденция наблюдается в степной зоне, главным центром видового разнообразия наземных моллюсков в которой является Донецкая возвышенность и прилегающие к ней территории на востоке Украины.

По составу автохтонных видов наземные малакокомплексы правобережной части лесостепной зоны ближе к зоне широколиственных лесов (коэффициент Жаккара 76,9%), левобережной части – к левобережной степи (67,9%). В целом, пространственная дифференциация наземной малакофауны на равнинных территориях Украины больше связана не с границами ландшафтных зон, а с их расположением относительно русла Днепра и с отдельными возвышенностями, где концентрируется видовое разнообразие наземных моллюсков зоны широколиственных лесов и лесостепи (Подольская) и степной зоны (Донецкая).

1. Байдашников А. А. Наземная малакофауна Украинского Полесья. Сообщение 1. Видовой состав и связь моллюсков с растительным покровом // Вестн. зоологии. – 1992. – № 4. – С. 13-19.
2. Балашов І.О. Наземні молюски (Gastropoda, Pulmonata) Полтавської області // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2010. – Вип. 26. – С. 191-198.
3. Балашов І.О. Наземні молюски (Gastropoda) лісостепу України // Автореф. дис. ... канд. біол. наук (03.00.08 – зоологія). – Київ, 2011. – 19 с.
4. Балашов И.А. Стебельчатоглазые (Stylommatophora). – К.: Наукова думка, 2016. – 591 с. – (Фауна Украины. Т. 29. Моллюски. Вып. 5).
5. Балашев И.А., Байдашников А.А. Наземные моллюски (Gastropoda) лесостепного Приднепровья и их фитоценотическая приуроченность // Вестн. зоологии. – 2010. – Т. 44, № 4. – С. 309-316.
6. Балашев И.А., Байдашников А.А. Наземные моллюски (Gastropoda) Винницкой области и их биотопическая приуроченность // Вестн. зоологии. – 2012. – Т. 46, № 1. – С. 19-28.
7. Балашев И.А., Биатов А.П., Василюк А.В. Видовой состав и фитоценотическая приуроченность наземных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) Национального природного парка «Гомольшанские леса» (Украина, Харьковская обл.) // Вестн. зоологии. – 2009. – Т. 43, № 4. – С. 355-360.
8. Балашев И.А., Брусенцова Н.А. Наземные моллюски Национального природного парка «Слобожанский» (Харьковская обл., Украина) // Зоол. журн. – 2015. – Т. 94, № 11. – С. 1249-1256.
9. Балашев И.А., Кривохижая М.В. Закономерности распределения наземных моллюсков по меловой степи и прилегающим фитоценозам долины р. Оскол в Национальном природном парке «Двуречанский» (Украина) // Экология. – 2015. – № 4. – С. 300-307.
10. Балашев И.А., Кобзарь Л.И. Наземные моллюски (Gastropoda) Полесского природного заповедника и окружающих территорий (Северная Украина), их охрана и биоиндикационное значение // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2013. – Вып. 8. – С. 30-46.
11. Гарбар О.В. Гібридизаційні явища та їх еволюційне значення на прикладі дощових черв'яків та легневих моллюсків // Автореф. дис. ... докт. біол. наук (03.00.08 – зоологія). – Житомир, 2012. – 50 с.

12. Гураль-Сверлова Н.В. Обзор наземных моллюсков рода *Helicopsis* (Hygromiidae) Донецкой возвышенности и прилегающих территорий с описанием новых видов // *Ruthenica*. – 2010. – Т. 20, № 1. – С. 13-26.
13. Гураль-Сверлова Н.В. Предварительные результаты анатомического исследования моллюсков рода *Helicopsis* (Hygromiidae) Крыма и Причерноморской низменности // *Ruthenica*. – 2012. – Т. 22, № 1. – С. 15-34.
14. Гураль-Сверлова Н.В. Кавказский элемент в наземной малакофауне Украины // Матер. Всерос. научн. конф. «Актуальные вопросы современной малакологии» (Белгород, 1-3 ноября 2017 г.). – Белгород: Изд. дом «Белгород», 2017. – С. 19-25.
15. Гураль-Сверлова Н.В. Пространственное распределение наземной малакофауны степной зоны Украины // *Ruthenica*. – 2018. – Т. 28, № 4. – С. 131-138.
16. Гураль-Сверлова Н. Просторова диференціація наземних малакокомплексів на рівнинних і передгірних територіях заходу України // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2018. – Вип. 79. – С. 122-131.
17. Гураль-Сверлова Н.В., Бусел В.А., Гураль Р.И. Видовой состав наземных моллюсков Запорожской области и влияние на него антропохории // *Ruthenica*. – 2018. – Т. 28, № 3. – С. 101-112.
18. Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И. Визначник наземних молюсків України. – Львів, 2012. – 216 с.
19. Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И. Наукові колекції Державного природознавчого музею. Вип. 4. Малакологічний фонд. – Львів, 2012. – 253 с.
20. Гураль-Сверлова Н.В., Савчук С.П. Антропохорні види наземних молюсків на заході України // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2019. – Вип. 35. – С. 49-58.
21. Крамаренко С.С., Сверлова Н.В. Конхологічні параметри виноградного слимака *Helix pomatia* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) на півдні України як можливий наслідок кліматичної селекції // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2005. – Вип. 21. – С. 157-164.
22. Куница Н.А. Стратиграфия и малакофауна плейстоцена Украины. – Черновцы: Изд-во Черновиц. гос. ун-та, 1974. – 82 с.
23. Лихарев И. М., Виктор А. Й. Слизни фауны СССР и сопредельных стран (Gastropoda terrestria nuda). – Л.: Наука, 1980. – 438 с. – (Фауна СССР. Т. 3, вып. 5. Нов. сер. № 122).
24. Лихарев И. М., Раммельмейер Е. С. Наземные моллюски фауны СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 512 с. – (Определители по фауне СССР. Т. 43).
25. Сверлова Н.В. Наземна малакофауна Передкарпаття та її антропогенні зміни протягом ХХ століття // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2008. – Вип. 24. – С. 127-144.
26. Сверлова Н.В., Хлус Л.Н., Крамаренко С.С. и др. Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде. – Львов, 2006. – 226 с.
27. Alexandrowicz S. F. Analiza malakologiczna w badaniach osadów czwartorzędowych // *Zesz. nauk. AGH. Kwart. Geologia*. – 1987. – Т. 13, N 1-2. – С. 3-240.
28. Balashov I. Terrestrial mollusks (Gastropoda) of the Slovechansko-Ovrutsky rigre (Zhytomyr region, Northern Ukraine) // *Vestnik zoologii*. – 2012. – Vol. 46, N 6. – P. 491-497.
29. Balashov I., Gural-Sverlova N. An annotated checklist of the terrestrial molluscs of Ukraine // *Journal of Conchology*. – 2012. – Vol. 41, No. 1. – P. 91-109.
30. Balashov I., Yarotskaya M., Filatova J., Starichenko I., Kovalov V. Terrestrial molluscs of the Tsyur-Pripyat area in Volyn (Northern Ukraine): the first findings of the threatened snail *Vertigo moulinsiana* in mainland Ukraine // *Vestnik zoologii*. – 2017. – Vol. 51, No. 3. – P. 251-258.
31. Kerney M. P., Cameron R. A. D., Jungbluth J. H. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. – Hamburg; Berlin: Parey, 1983. – 384 s.