

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО
ОБРАЗОВАНИЯ РСФСР
КАЛИНИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

ФАУНА ВЕРХНЕВОЛЖЬЯ,
ЕЕ ОХРАНА И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ
Межвузовский тематический
сборник

В сборнике публикуются статьи по фауне Верхневолжья. Рассматриваются особенности структуры населения птиц и моллюсков естественных и антропогенных ландшафтов. Приводятся обобщающие материалы по фауне и экологии и гагарообразных, поганкообразных, веслоногих и фламингообразных лесной зоны Европейской части СССР. Освещаются некоторые особенности биологии лесной куницы, белки и рыжей полевки. Анализируются возможности аэродромных радиолокаторов в плане наблюдений за птицами.

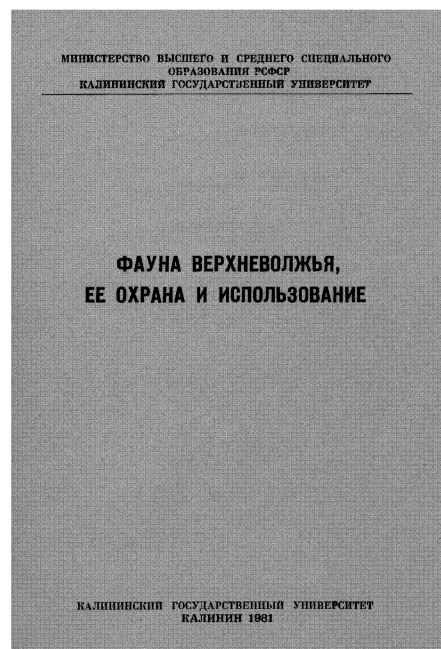
Сборник предназначен для специалистов-биологов, студентов и учителей зоологов, краеведов и натуралистов.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Кандидат биол. наук, доцент З и н о в ь е в В.И. (ответств. редактор), кандидат биол. наук, доцент С о р о к и н М.Г., кандидат биол. наук, доцент Т о м а ш е в с к и й К.Б.

© Калининский государственный университет, 1981

КАЛИНИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
КАЛИНИН 1981



Е. В. Шиков
(Калининский сельскохозяйственный институт)

МОЛЛЮСКИ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ ВАЛДАЙСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Планомерное изучение фауны слизней и улиток лесов центра Русской равнины ранее не проводилось. Вместе с тем широкое распространение моллюсков и большая роль, которую они играют в биогеоценозах, делают их исследование необходимым для анализа лесных экосистем и решения ряда практических задач. Именно поэтому в последние десятилетия за рубежом все больше работ посвящается изучению моллюсков лесов (Dzięszkowski, 1974; Ložek, 1975 и др.).

Особенно важно и актуально изучение природных ландшафтов. Оно должно проводиться как на территориях, которые мало освоены человеком, так и в хорошо обжитых местах. Только исследовав природные ландшафты, можно составить представление о малакофауне региона в доагркультурный период, почать происходящие в ней изменения и оценить степень антропогенного воздействия на малакофауну. В странах центральной и западной Европы подробно изучаются даже небольшие территории, в той или иной степени сохранившие нетронутый естественный вид (Wiktor, 1972 и др.). Но, несмотря на это, проблема изучения природных ландшафтов далеко не решена. Более того, решить ее для значительной части западной и средней Европы уже невозможно, ибо многие ассоциации лесов там давно уничтожены.

В этом отношении мы находимся в гораздо лучшем положении, чем наши коллеги на Западе. На Валдайской возвышенности и прилегающих к ней низменностях участки лесов, имеющих первичный, а иногда и девственный характер, сохранились еще на сравнительно больших площадях. Однако вырубание лесов происходит столь стремительно что через некоторое время первичные ландшафты и здесь могут исчезнуть. Уже сейчас некоторые лесные ассоциации истреблены, поэтому изучение природных лесов в Европейской России столь актуально.

Без исследования природных ландшафтов решение целого ряда вопросов о естественном распространении тех или иных видов моллюсков чрезвычайно затруднено. Особенно это относится к слизням. Дело в том, что если при изучении улиток можно использовать палеонтологические данные, которые служат надежным методом установления автохтонности видов, то по отношению к слизням эти методы не пригодны. Раковин, а только они и могут сохраняться в отложе-

ниях, у ряда слизней нет. У многих слизней они настолько рудиментарны, что не могут быть использованы для определения видов.

С исчезновением последних участков каких-либо первичных растительных ассоциаций мы не только лишаемся возможности составить полное представление о ландшафтах и их фаунах в доагркультурный период, но также теряем и четкое представление о формировании фауны современных антропогенных территорий. Масштабы хозяйственной деятельности человека так велики, что фауна и флора меняются буквально на глазах. Нередко антропохоры охватывают антропогенные и даже природные биотопы за тысячи километров от естественного ареала. В этих условиях только знание природных биотопов и их сопоставление с антропогенными позволяют выявить вселенцев в фаунах, зарегистрировать расширение или сужение ареала того или иного вида.

Нетронутые естественные ландшафты являются незаменимыми эталонами для изучения биогеоценозов, антропогенных влияний на них, экологии отдельных видов животных и многого другого.

Материал и методика

В основу данной работы положены изыскания, проведенные в 1963-1981 гг. в 29 административных районах Калининский и Новгородской областей. Были изучены 36 ассоциаций первичных хвойных лесов, то есть все ныне существующие, а также антропогенные основные и еловые леса. Всего рассмотрена малакофауна 718 природных и антропогенных лесных биогеоценозов.

По каждой широко распространенной ассоциации природного леса рассмотрено не менее 20 биогеоценозов и не менее чем в четырех административных районах. Девять редких лесных ассоциаций были изучены не столь полно, о чем оговорено ниже. Данные по малакофауне первичных хвойных лесов приведены в сводной таблице (табл. I).

Для изучения природных лесов отбирались лишь наиболее нетронутые деятельностью человека первичные леса, то есть те, которые возникли без вмешательства человека, никогда не вырубались и сохранили более или менее девственный облик. Следует отметить, что в полном смысле слова девственных лесов, то есть совершенно не подвергавшихся воздействию человека, в центре Русской равнины уже нет. Все массивы разделены просеками, везде ходят грибники, охотники; леса пересекают дороги, линии электропередач и т.п. Однако их облик от этого не изменился.

Для изучения малакофауны отбирались лишь те природные леса,

Таблица I

Малакофауна природных хвойных лесов

Виды моллюсков	Сосняки						Ельники										
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
I																	
<i>Carychium minimum</i>									+				+			+	
<i>C. tridentatum</i>																	
<i>Succinea oblonga</i>									+								
<i>S. putris</i>																	
<i>Oxyloma sarsi</i>																	
<i>Cionella lubrica</i>																	
<i>C. lubricella</i>																	
<i>C. nitens</i>																	

Продолжение табл. I

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Vertigo pusilla</i>																	
<i>V. substriata</i>																	
<i>V. pygmaea</i>																	
<i>Columella edertula</i>																	
<i>C. columella</i>																	
<i>C. aspera</i>																	
<i>Vallonla pulchella</i>																	
<i>V. costata</i>																	
<i>Acanthinula aculeata</i>																	
<i>Ena montana</i>																	
<i>E. obscura</i>																	
<i>Ruthenica filigrana</i>																	
<i>Clausilia cruciata</i>																	
<i>C. pumila</i>																	
<i>Iphigena ventricosa</i>																	
<i>I. plicatula</i>																	

Продолжение табл. I

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>I. latestriata</i>														+			
<i>Lacinieria cana</i>														+	+	+	+
<i>Cochlodina laminata</i>												+	+	+	+	+	+
<i>C. orthostoma</i>																	
<i>Punctum pygmaeum</i>			+					+	+		+						
<i>Discus ruderatus</i>							+					+	+	+	+	+	+
<i>Vitrea crystallina</i>								+				+	+	+	+	+	+
<i>Aegopinella pura</i>																	
<i>Nesovitrea hammonis</i>	+	+	+			+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+
<i>N. petronella</i>		+					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Euconulus fulvus</i>		+	+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Zonitoides nitidus</i>									+		+	+	+	+	+	+	+
<i>Vitrina pellucida</i>		+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+
<i>Arion fasciatus</i>										+							
<i>A. subfuscus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Limax cinereoniger</i>															+		+

Продолжение табл. I

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>L. tenellus</i>		+	+				+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
<i>Deroceras laeve</i>									+			+	+	+	+	+	+
<i>D. agreste</i>												+	+	+	+	+	+
<i>Bradybaena fruticum</i>				+								+	+	+	+	+	+
<i>Pseudotrachia rubiginosa</i>									+			+	+	+	+	+	+
<i>Perforatella bidentata</i>					+						+	+	+	+	+	+	+
<i>Euomphalia strigella</i>				+	+					+		+	+	+	+	+	+

которые удовлетворяли следующим требованиям. Во-первых, если это был старый лес, флористический состав которого полностью соответствовал одной из описанных ранее геоботаниками ассоциаций первичных лесов. В данном случае автор опирался на работы М.Л.Невского (1938, 1945, 1956, 1960), К.Д.Цинзерлинга (1932), М.Ф.Короткого (1912) и П.И.Овчинникова (1930). Эти ученые выделили и описали почти все первичные леса рассматриваемой территории.

Во-вторых, если на старых картах и в документах XIX в. лес был обозначен как спелый строевой. Это гарантировало, что как мини ум 200 лет он не вырубался и не горел. Если некоторые из изученных природных лесов горели или вырубались ранее, но впоследствии восстановили облик природного ландшафта, то это не могло повлиять на результаты данного исследования, потому что после пожаров и сплошных рубок малакофауна качественно не меняется (Шиков, 1979а). Кроме того, на восстановление вырубленного или выгоревшего леса уходит столько времени, что и все количественные изменения в малакофауне восстанавливаются.

И в-третьих, если лес удален от ныне существующих или существовавших в XIX-XX вв. населенных пунктов не менее чем на два километра. Это условие необходимо для исключения из рассмотрения лесов, подвергающихся или подвергавшихся сильному антропогенному воздействию. Дело в том, что малакофауна лесов, измененная вокруг деревень, может сохранить черты этих антропогенных влияний и через 200 лет после исчезновения самой деревни. Основанием для таких опасений послужили проведенные ранее исследования (Шиков, 1979б).

В нескольких случаях в природных лесах были обнаружены отдельные экземпляры моллюсков явно чужеродных исследуемому малакоценозу. Например, взрослый экземпляр *Succinea putris* был найден в сосняке-черничнике. Такие моллюски считались случайными элементами. Они могли быть занесены птицами и в описание малакофаун лесов не включались.

Флористические описания лесов ниже не приводятся. Самые краткие характеристики даны только для вновь выделенных автором и ранее не описанных для данной территории типов лесов.

Основные леса природные

Боры-беломошники (*Pineta cladinoso*) представлены четырьмя ассоциациями: бором чисто лишайниковым (*P. cladinosum purum*), толокнянковым (*P. arctostaphylosum*), лишайниково-гонобобель-

ным (*P. cladinoso vaccinoso-uliginosum*) и келериевым (*P. keleriosum*). Кроме боров чисто лишайниковых, остальные типы беломошников редки. Толокнянковые сосняки исследованы в трех районах (4 небольших леса), келериевые - в двух (3 бора) и лишайниково-гонобобельные - в одном (единственный известный лес в Бологовском районе). Моллюски - слизни *Agion subfuscus* - обитают только в келериевых сосняках. Остальные беломошники малакофауна не имеют, так как слишком сухи и бедны травами.

Боры-зеленомошники (*Pineta hylacomiosa*). В самых сухих - зеленомошниках чистых (*P. hylacomiosum purum*) - моллюсков нет. Лишь около ручьев, где к сосне примешивается ель и по ковру увлажненных мхов рассыпаются редкие травы, появляется *Agion subfuscus*. Остальные ассоциации зеленомошников в зависимости от положения в рельефе, почв и увлажнения образуют характерные варианты, каждому из которых присуща определенная фауна моллюсков.

В борах-черничниках (*P. myrtillosum*) всегда присутствует лишь *Agion subfuscus*. С увеличением плодородия почв и возрастанием в связи с этим количества цветковых растений число видов в малакофауне черничников увеличивается до 8 (табл. I).

Малакофауна боров-брусничников (*P. vaccinosum*) и боров орляковых (*P. pteridiosum*) также изменчива, что связано с различным увлажнением, плодородием почв, составом травяного покрова и подлеска. На возвышенных местах боры-брусничники светлые и настолько сухие, что моллюсков в них нет. В пониженных местах в брусничниках развивается листовенный подлесок. В травяном покрове таких лесов много цветковых растений и малакофауна представлена уже шестью видами (табл. I). В еще более пониженных и слабо дренированных местах боры-брусничники флористически приближаются к борам-черничникам, что приводит к сходству их малакофаун.

В борах орляковых на сухих возвышенных местах малакофауна обычно представлена пятью видами: *Cionella lubricella*, *Nesovitrea hammonis*, *Eucanolus fulvus*, *Vitrina pellucida* и *Agion subfuscus*. В борах, произрастающих в более увлажненных местах, в которых есть подлесок и лучше развит травяной ярус, видовое разнообразие моллюсков увеличивается.

Орляковые боры с разреженным моховым покровом вторичны. Они возникают на месте боров-черничников и кисличников вследствие разрушения их человеком или низовыми пожарами и рассмотрены ниже.

В борах-долгомошниках (*Pineta polytrichosa*) обитают только

Arion subfuscus и *Limax tenellus*. Еще более бедна малакофауна сосняков сфагновых (*Pineta sphagnosa*). Болотистые леса этой группы: сфагновые (*P. sphagnosum*), нередко с господством морошки, багульниковые (*P. ledosum*); пушицевые (*P. eriophorosum*) и кассандровые (*P. cassandrosum*) - населяет только *Arion subfuscus*.

Первичные травяные боры (*Pineta herbosa*) встречаются редко. Они двух типов - клеверные и ландышевые. Боры клеверные встречаются в двух вариантах: с клевером средним (*Trifolium medium*) и клевером горным (*T. montanum*). Боры с клевером средним располагаются на сухих песчаных грядках. Под пологом невысоких сосен единично растут березы, ольха серая и можжевельник. В напочвенном покрове - куртинами или разреженно - клевер, кое-где ястребинка волосистая и пучки исландского мха. Рассмотрено 9 боров в 4 районах. Малакофауна представлена только одним видом - *Arion subfuscus*.

Боры с клевером горным имеют более разнообразный травяной покров и фауна моллюсков. (Рассмотрено два сосняка в Вышневолоцком районе).

В сосняках ландышевых малакофауна сходна с фауной боров с горным клевером, но на склонах, спускающихся в долины между холмами, в более густой траве появляются также и другие виды: *Clavusilia rumila*, *Arion fasciatus*, *Perforatella bidentata*. (Изучено 4 небольших бора на известняковых холмах в Вышневолоцком районе).

Сосновые леса антропогенные

Как на месте первичных сосновых, так и на месте еловых лесов возникают вторичные сосновые леса. В последнем случае на месте ельников формируются соответствующие им сосняки, например, боры-кисличники (*Pinetum oxalidosum*).

Сосняки на месте ельников, как правило, более сухие, поэтому в них по сравнению с исходными лесами малакофауна более бедная, чаще всего отсутствуют *Nesovitrea petronella* и *Limax tenellus*.

Нередко вторичные сосновые леса образуют совершенно особые ассоциации. К ним относятся широко распространенные боры овсянцевые (*P. festucosum*), вересковые (*P. callunosum*), вейниковые (*P. calamagrostosum*) и орляковые (*P. pteridiosum*). Сосняки первых двух типов сухие, и моллюски в них не живут.

Боры вейниковые. Дериваты боров-беломошников очень сухие, и моллюсков в них нет. Напротив, в дериватах боров-зеленомошников

на увлажненных почвах пышно разрастаются травы. В связи с этим в них фауна моллюсков исходных лесов не только сохраняется, но нередко и обогащается за счет быстро расселяющихся видов, таких, как *Buccinea putris*, *Deroseras agreste*, *Bradybaena fruticum*. Последнее характерно и для боров орляковых.

Малакофауна вторичных сосновых лесов, возникших на территориях, где и раньше был сосновый лес, соответствует фауне исходного леса. Это справедливо как для искусственных посадок сосны, так и для сосняков, сформировавшихся в результате восстановительных сукцессий на сплошных лесосеках и лесных гарях (Шиков, 1979а). Напротив, малакофауна искусственных посадок, созданных на безлесных участках, исключительно бедна. Даже в сосняках, посаженных в середине прошлого века, до сих пор обитает только *Arion subfuscus*, хотя травяной покров в них нередко хорошо развит и фауна могла бы быть разнообразной.

Сосново-еловые леса природные

Смешанные сосново-еловые леса (суборы) образуют зеленомошную, долгомошную и сфагновую группу ассоциаций.

Группа долгомошников представлена лишь одним типом - сосново-елово-хвощевым долгомошником (*Pineta+piceetum equisetoso-sphagnosum*). Группа сфагновых сосново-еловых лесов представлена также одной ассоциацией - сосново-елово-осоково-сфагновой (*Pineta+piceetum careoso-sphagnosum*). Они очень сходны с сосняками-долгомошниками и сосняками сфагновыми. Их малакофауна также представлена только одним видом - *Arion subfuscus*. Разница лишь в том, что из-за большей сырости данных ассоциаций нередко в них нет и этого слизня.

К группе зеленомошных сосново-еловых лесов относятся суборь бруснично-майниковая (*Pineta+piceetum vaccinoso-majanthemosum*) и суборь чернично-майниковая (*Pineta+piceetum myrtilloso-majanthemosum*). Их малакофауны соответственно сходны с фаунами моллюсков боров-брусничников и боров-черничников.

Еловые леса природные

Ельники-зеленомошники (*Piceeta_hylocomiosa*). На довольно сухих возвышенных местах формируются ельники зеленомошные чистые (*P. hylocomiosum purum*). Из моллюсков в них обитает только *Arion subfuscus*.

Ельники орляковые (*P. pteridiosum*) сухие, и поэтому мягкотелых в них почти нет. (Обследовано четыре леса в двух районах).

Иногда встречается лишь *Arion subfuscus*.

В ельниках-брусничниках (*P. vaccinosum*) обычен *Arion subfuscus*, а другие виды не часты и придерживаются мест с хорошо выраженным листовым подлеском. (Обследовано пять лесов в четырех районах).

Ельники-кисличники (*P. oxalidosum*) не однородны. При отсутствии листового подлеска в них обитает только *Arion subfuscus*, а иногда моллюсков и совсем нет. Появление листового подлеска сопровождается обогащением малакофауны. Увеличение густоты подлеска и травяного яруса приводит к еще большему возрастанию разнообразия фауны улиток и слизней.

Ельники-черничники (*P. myrtillosum*) также варьируют в зависимости от положения в рельефе, почв и увлажнения. Соответственно характеру ельника меняется малакофауна. В черничниках почти без подлеска с редким травостоем обитает лишь *Arion subfuscus*. В лесах с развитым подлеском из листовых пород и с богатой травяной растительностью появляются еще шесть видов. В северной части исследованного района в одном из таких лесов был обнаружен *Vertigo modesta*.

Ельники травяные, приручьевые (*Piceeta herbosa*). В достаточно увлажненных местах по ложинам, склонам холмов, берегам лесных речек и ручьев произрастают ельники папоротниковые (*P. filicosum*), но без папоротника-орляка. В таких ельниках по ложинам ручьев обитает обычно 19 видов моллюсков. К этой же ассоциации относятся и высокоствольные папоротниковые ельники на склонах холмов в Вышневолоцком районе. (Обследовано четыре леса). Однако их малакофауна качественно иная. По-видимому, это определяется не только различным увлажнением, но и историей формирования Вышневолоцких папоротниковых ельников.

Малакофауна ельников таволговых (*P. filipendulosum*) очень варьирует. В ассоциациях, затопляемых талыми водами, видовое разнообразие малакофауны незначительно. В некоторых биотопах обитает только *Succinea putris*, да и то в небольшом числе. Напротив, незатопляемые таволговые ельники населяют до 14 видов моллюсков.

Наиболее типична для ельников приручьевых ассоциация ельника-лога (*P. fontinale*), которую населяет до 32 видов моллюсков. В южной и юго-западной частях изучаемого района ельник-лог постепенно замещается широколиственным ельником-логом (*P. tilio-ovo-fontinale*). Его малакофауна еще более разнообразна.

В Ржевско-Старицком повожье эта ассоциация отличается присутствием еще четырех видов: *Asicula polita*, *Ema obscura*, *Laciniaria plicata* и *Trichia hispida*.

Ельники-долгомошники (*Piceeta polytrichosa*) на Валдайской возвышенности и прилегающих к ней низменностях представлены типичной ассоциацией (*P. polytrichosum*), в которой живет только один слизень — *Arion subfuscus*.

Группа сфагновых ельников (*Piceeta sphagnosa*) представлена двумя ассоциациями: сфагновой (*P. sphagnosum*) и пушице-сфагновой (*P. eriphoreta-sphagnosum*). В обеих сфагновых ельниках обитает только *Arion subfuscus*.

Кустарничные или сложные ельники (*Piceeta fruticosa s. composita*) представлены четырьмя типами: ельником липово-разнотравным (*P. tilioso-herbosum*), липово-широкотравным (*P. tilioso-latifolio-herbosum*), ясеневым (*P. fraxinosum*) и дубовым (*P. quercosum*). В ельниках липово-широкотравных обитают до 30 видов моллюсков, а в ельниках липово-разнотравных, которые замещают предыдущий тип леса на севере, — до 17 видов.

В одном из ельников липово-широкотравных по р. Туросне в Марковском районе была найдена *Cochlodina orthostoma*. Это самая восточная находка данной улитки.

На юго-западных отрогах Валдайской возвышенности, в Торопецком районе была обнаружена и обследована очень редкая ассоциация ельника ясеневого. От остальных ельников сложных ее отличает повышенная увлажненность почв, иногда заболоченность и то, что ясень, а также вяз наряду с елью занимают первый ярус. Здесь обитает 31 вид ослизней и улиток.

Ельники дубовые встречаются также редко. (Рассмотрено четыре ассоциации в двух районах). Это леса переходные от дубовых к еловым. Они возникают как результат вытеснения дубрав ельниками. Соответственно этому и их малакофауна во многом сходна с малакофауной лещиновых дубрав.

Еловые леса антропогенные

Всякий возникающий на месте вырубki вторичный ценоз с господством ели приобретает черты одной из первичных ассоциаций еловых лесов. Образуются условно первичные леса.

Формирующийся на вырубке ельник чаще всего приобретает черты исходного леса. Качественный состав фауны моллюсков исходного леса при этом сохраняется. Если вырубка заболочивалась,

то возникает ассоциация более сырая, чем исходная. Ельник-черничник может смениться долгомошником, а ельник сфагновый прийти на смену долгомошнику и т.д. (Цинзерлинг, 1932). Во всех этих случаях малакофауна только обедняется, поэтому такой условно первичный лес будет иметь фауну моллюсков, не отличающуюся от фауны настоящих первичных лесов.

Малакофауна искусственных насаждений ели на месте еловых лесов полностью соответствует фаунам исходных ассоциаций.

Выводы. В хвойных лесах Валдайской возвышенности и сопредельных территорий обитает 51 вид наземных моллюсков. Малакофауна первичных ландшафтов наиболее богата в лесах среднего увлажнения с разнообразным травяным покровом и хорошо развитым листовым подлеском или кустарниковым ярусом. Напротив, в ассоциациях с редким травяным покровом и подлеском, что характерно для зеленомошных сосняков и ельников, моллюсков мало. Еще более бедна малакофауна в очень сухих и очень сырых лесах.

Малакофауна вторичных лесов, пришедших на смену первичным природным, сохраняет фауну исходного леса. В антропогенных лесах, посаженных на безлесных участках, малакоценозы формируются заново. Как правило, они бедны, не насыщены из-за трудностей, встречаемых слизнями и улитками при расселении.

Малакофауна лесов одного и того же типа может изменяться в зависимости от различных факторов: рельефа, почв, наличия поблизости речных долин, озер, болот и многого другого. Однако в целом каждый фитоценотический тип первичного леса, будь то ельник-кисличник или дубрава орешниковая, характеризуется вполне определенным комплексом моллюсков.

Различные типы первичных лесов сформировались на исследуемой территории в разные климатические периоды. Приуроченность к каждому из них определенного комплекса моллюсков свидетельствует о том, что происходившим в голоцене изменениям растительного покрова сопутствовали изменения малакофауны. Этот процесс можно наблюдать и сейчас.

В настоящее время наряду с быстрыми антропогенными преобразованиями лесов медленно продолжается отступление ельников сложных на запад и замена их ельниками-кисличниками. В западной части Валдайской возвышенности (Пеновский, Андреапольский, Селижаровский, Нелидовский и другие районы) отступление ельников сложных происходит на наших глазах. Ельники-кисличники здесь молодые, не вполне сформированные. В них много трав неморального комплекса

Малакофауна западных ельников-кисличников характеризуется большим количеством моллюсков, типичных для елово-широколиственных лесов. Здесь встречаются *Laciniaria sana*, *Cochlodina laminata*, *Clausilia cruciata*, *Iphigena plicatula*. Однако популяции этих улиток разреженные, животные концентрируются около редких осин и в местах с густым листовым подлеском. Порой отдельные группы клаузилиид, живущие вблизи отдельных стволов осин, оказываются изолированными друг от друга. Среди *Cochlodina laminata* в таких условиях появляются животные с желто-зеленоватыми раковинами вместо обычных роговых. По-видимому, это результат инбридинга. Все это свидетельствует о неблагоприятных условиях для жизни клаузилиид в ельниках-кисличниках.

В восточной части Валдайской возвышенности, где ельники-кисличники сформировались раньше, клаузилиид в них нет. Лишь изредка можно встретить *Bradybaena fruticum* и *Eumorphalia strigella*. Это также типичные представители малакофауны елово-широколиственных лесов. В кисличниках они - редкость, исключение, свидетельствуют о некогда существовавших здесь сложных ельниках. Малакофауна рассказывает о прошлых ландшафтах порой даже спустя многие столетия (Шиков, 1979).

Разрушение сложных ельников происходило и благодаря антропогенным воздействиям. Издавна крестьяне в массе обдирали липу на лыко для изготовления лаптей, рогож, вырубали вяз на дуги, топоры и т.п. Масштабы использования широколиственных пород были столь велики, что, по исследованиям М.Л. Невского, привели к исчезновению сложных ельников на значительных территориях. Это ускорило естественное отступление елово-широколиственных лесов к западу и сказалось на изменении малакофауны исследуемой территории. Подтверждением служит целый ряд ельников-кисличников вблизи деревень. Сохраняющиеся в них в небольшом числе клаузилииды и широколиственные травы указывают на происхождение этих лесов от елово-широколиственных.

Установленные тесные связи наземных моллюсков с растительностью могут быть использованы как при изучении самих моллюсков, так и для выяснения некоторых вопросов истории развития растительности. В частности, приуроченность к определенным фитоценозам постоянных комплексов моллюсков была использована автором как основа для поиска редких видов слизней и улиток. Поиск редких моллюсков практически сводился к поиску растительных ассоциаций, которым сопутствуют разыскиваемые виды. Метод позволяет заранее предска-

зывать распространение наземных моллюсков на основании анализа первичных фитоценозов по геоботанической литературе. Личная пятнадцатилетняя практика подтвердила его правильность и эффективность.

Этот же метод поиска можно использовать и для установления границ ареалов моллюсков. Обычный подход, которым пользуются до настоящего времени при изучении фауны наземных моллюсков, сводится к тому, что исследователь шаг за шагом регистрирует фауну конкретных биотопов, стараясь охватить возможно большую площадь и рассмотреть максимальное разнообразие стадий и биотопов. Это позволяет, конечно, хорошо выявить видовой состав фауны исследованной территории, но не дает возможности сколько-нибудь аргументированно судить о распространении видов на более или менее удаленных от места исследования пространствах.

Малакологи средней и западной Европы при наличии большого количества исследователей уже сумели во многом охватить сборами территории своих стран и издали карты с точечными ареалами. Точечные ареалы являются самыми объективными, однако в нашей стране при катастрофически малом количестве малакологов-фаунистов и громадных пространствах и в ближайшее время нельзя подойти к этому. Необходимо использовать иные методы.

Построение ареалов отдельных видов моллюсков в СССР проводилось до сих пор и будет проводиться еще длительное время на основе анализа связей наземных моллюсков с различными абиотическими и биотическими условиями среды. Прежде всего при построении ареалов рассматриваются связи наземных моллюсков с влажностью, средними температурами, длительностью безморозного периода и т.д. Не отвергая важности изучения всех этих связей, автор предлагает использовать в качестве главной связи с растительными ассоциациями. Фитоценозы уже сами по себе являются индикаторами всех абиотических условий, необходимых для их произрастания. Поэтому анализ распространения фитоценозов на плохо изученных в малакологическом отношении территориях избавит от многих грубых ошибок при установлении ареалов моллюсков.

Приуроченность постоянных комплексов моллюсков к определенным фитоценозам может помочь и выяснению ряда вопросов истории малакофауны. Так, зная, что дубравы в прошлом проникали далеко на север по Валдайской и Тихвинским грядам, можно считать, что вместе с ними столь же далеко на север проникала и сопутствующая им малакофауна. О характере фауны древних дубрав

дают представление фауны еще уцелевших на Валдайской возвышенности фрагментов дубравных лесов.

Точно так же, зная, что в прошлом на исследуемой возвышенности и равнинах к востоку от нее были чрезвычайно широко распространены ельники сложные, впоследствии заменившиеся ельниками - кисличниками, можно утверждать, что так же широко были распространены и их спутники: *Bradybaena fruticum*, *Laciniaria cana* и другие виды (Шиков, 1971).

В этом плане может помочь и изучение фаун вторичных лесов, сохраняющих основное ядро малакоценозов первичных лесов. Однако здесь надо соблюдать известную осторожность. Малакофауны вторичных лесов, в целом дающие хорошее представление о бывших на их месте коренных лесах, не могут дать точного представления о распространении в прошлом отдельных видов моллюсков, например таких, как *Ela montana*, *E. obscura*, *Limax cinereoniger*.

Кроме того, во вторичных лесах порой трудно выделить всех моллюсков недавних вселенцев. Так, приуроченный вообще к листовенной подстилке, а не к конкретным фитоценозам *Punctum rugosum* может изначально обитать в осиннике на месте сосняка, в котором был листовенный подлесок или просто густой травяной покров. Но *P. rugosum* может проникнуть в осинник и вторично. Во всяком случае, при наличии поблизости речки или ручья с ольшаником уже нет никакой гарантии, что его не занесло оттуда на основную вырубку ветром с листьями.

Консервативность малакофауны первичных лесов можно использовать и для выяснения истории ландшафтов. "В лесах, беспорядочно используемых, наблюдается нередко чрезвычайно пестрая картина возобновления ели, сосны, березы и осины одновременно, что при обычно вытоптанном и засоренном (вследствие пастьбы скота) травяном покрове часто делает очень затруднительным восстановление картины прежде бывшего здесь леса" (Цинзерлинг Д.Л. География растительного покрова северо-запада Европейской части СССР. - Тр. /Геоморфологический ин-т, 1932, т.4). В этих случаях анализ видовой состава фауны моллюсков может заменить или дополнить анализ флоры.

Еще лучше анализ малакофауны можно использовать при палеоботанических исследованиях послеледниковых отложений. Ископаемая фауна принадлежит, как правило, первичным автохтонным фитоценозам и потому не засорена вторично расселившимися видами. Сопоставляя ископаемую малакофауну с фауной моллюсков известных нам

первичных лесов и лугов, можно установить, какому типу фитоценоза принадлежит отложение.

В этом отношении ископаемая фауна моллюсков хорошо может дополнить данные споро-пыльцевого анализа, который, по современным исследованиям (Кабайлене, 1968; Тюрмнов, Березина, 1965), может давать искаженное представление о распространении в прошлом древесных и кустарниковых пород, в частности лиственных. Фауна же моллюсков, напротив, очень чутко реагирует на присутствие лиственных и особенно широколиственных пород в фитоценозах изменением видового состава.

ЛИТЕРАТУРА

1 Кабайлене М.В. Некоторые вопросы интерпретации голоценовых споро-пыльцевых диаграмм Литвы. - В кн.: Материалы V конференции геологов Прибалтики и Белоруссии. Вильнюс, 1968.

2 Короткий М.Ф. К вопросу о распределении лугов и лесов в зависимости от почвы (по исследованиям в Торопецком уезде в 1908 году): Материалы по изучению растительности Псковской губернии. Псков, 1912.

3 Невский М.Л. Южные влияния в растительном покрове востока Калининской области. - Уч. зап. /Калининск. гос. пед. ин-т 1938, т. I (8).

4 Невский М.Л. Очерк растительности центральных районов Калининской области. - Уч. зап. /Калининск. гос. пед. ин-т, 1945, т. II, № I.

5 Невский М.Л. О некотором своеобразии флоры и растительности Вышневолоцкого района Калининской области. - Уч. зап. /Калининский гос. пед. ин-т, 1956, т. 20.

6 Невский М.Л. Растительность Калининской области. - В кн.: Природа и хозяйство Калининской области. Калинин, 1960.

7 Овчинников П.Н. Основные черты растительности северо-западной части Бельского уезда Смоленской губернии по исследованиям 1927 года. - Тр. /Общество по изучению природы Смоленского края, 1930, т. 5.

8 Тюрмнов С.Н., Березина Н.А. О разрушении пыльцы древесных пород в различных условиях водно-минерального режима. - Вестник МГУ. Биология, почвоведение, 1965, № 5.

9 Цинзерлинг Ю.Е. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. - Тр. /Геоморфологический ин-т, 1932, т. 4.

10 Шиков Е.В. Наземные моллюски Калининской области как

потенциальные промежуточные хозяева гельминтов. - Уч. зап. /Калининск. гос. пед. ин-т, кафедра зоологии, 1971, т. 89.

11 Шиков Е.В. Влияние хозяйственной деятельности человека на распространение наземных моллюсков. - В кн.: Охрана природы Верхневолжья. Калинин, 1979а

12 Шиков Е.В. Фауна наземных моллюсков населенных пунктов Валдайской возвышенности и определенных территорий. - Зоол. журн., 1979б, т. 58, № 7

13 Dzięszkowi A. Badania nad strukturą zespołu ślimaków (Gastropoda) lasu gradowego (Gabic-Carpinetum) w morasku pod Poznaniem. - Badania fizjogr. Pol. zach, 1974, t. 28

14 Ložek V. Schneckengemeinschaften der Urwalder von Badin. Dobroc und Klenovsky Vepor vom Gesichtspunkte der nach-eiszeitlichen Faunengeschichte. - Biologia (Bratislava), 1975, t. 30, N II

15 Wiktor A. Współczesne mięczaki (Mollusca) rezerwatu Muszkowicki Las Bukowy i okolic. - Ochr. Przyr. 1972, r. 37.