

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

РЕДАКЦИЯ:

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (редактор), А. А. ЗАХВАТКИН (зам. редактора),
Л. Б. ЛЕВИНСОН (секретарь), чл.-корр. В. А. ДОГЕЛЬ, В. И. ЖАДИН,
Л. А. ЗЕНКЕВИЧ, Б. С. МАТВЕЕВ, С. И. ОГНЕВ, А. А. СТРЕЛКОВ

ТОМ XXIX

1950

ВЫПУСК 3

май — июнь

ИНСТИТУТ
СПЕЦИАЛЬНИК
09-1596
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ ИМ. М. В. ЛОМОНОСОВА

Адрес редакции:
Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии
Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова,
Редакция зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX

1950

ВЫП. 3

ФАУНА НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ ИСТОРИИ СОВРЕМЕННЫХ ЛЕСОВ РАЙОНА

П. В. МАТЕКИН

Институт зоологии Московского государственного
университета им. М. В. Ломоносова

Библиотека
Московского государственного
университета им. М. В. Ломоносова

В связи с работами по проектированию трассы государственной лесной пограничной полосы Камышин—Черкесск, которая проходит по степям и полупустыням Нижнего Поволжья, вопрос об истории ландшафта района трассы получает практическое значение. Это прежде всего касается истории весьма характерного элемента ландшафта степной части Нижнего Поволжья — так называемых байрачных лесов. Правильное представление о происхождении байрачных лесов необходимо для определения общих лесорастительных условий трассы. Кроме того, представление об истории байрачных лесов позволяет судить и о более общем вопросе — климате послеледниковой времени, так как климат, растительность и почвообразовательный процесс всегда обуславливают друг друга. Эта неразрывная цепь зависимостей во всякое время находит свое отражение в характере ландшафта.

Несомненно, что для создания лишнего противоречий представления об истории ландшафта необходимо найти много совпадающих фактов. По существу — это комплексная проблема, при решении которой имеют значение все данные, которые могут быть представлены геоморфологией, почвоведением, флористикой и фаунистикой.

С этой точки зрения мы полагаем, что материал по современной и полунископаемой фауне наземных моллюсков из районов, по которым проходит трасса государственной лесной полосы Камышин — Черкесск, может быть использован при создании представления об истории ландшафта.

Вопрос об истории ландшафта Нижнего Поволжья встал перед нами при первом же знакомстве с фауной наземных моллюсков района. Исследование этой фауны проводилось в общем плане работ зоологической части экспедиции Московского университета по изучению природных условий района трассы.

Благодаря особенностям морфологического строения и своеобразию биологии наземные моллюски должны рассматриваться, как весьма показательная группа животных при попытках определить изменение распределения растительности и изменение климата, как во времени, так и в пространстве.

Характерная для большинства видов наземных моллюсков известковая раковина может тысячелетия сохраняться в почве или в почвообразующей породе (лессах и лессовидных суглинках), карбонатный состав которых замедляет растворение карбонатов раковины. Следует отметить

также связь общей формы раковины и ее отдельных признаков с условиями внешней среды¹. Отображение связи условий местообитания с приспособительной изменчивостью, отражающейся в признаках раковины при сохранности ее в течение длительного времени, дает возможность использовать наземных моллюсков для создания представления об изменении условий жизни во времени.

Среди особенностей биологии наземных моллюсков необходимо отметить крайне малую подвижность раковинных улиток. Это свойство, вместе с весьма малой плодовитостью, определяет и медленный темп расселения. Далее — и это весьма важно — среди современных видов отсутствуют такие, которых можно было бы отнести к группе сухолюбивых животных в буквальном значении этого слова. Встречаемость же некоторых видов в ксеротермных условиях объясняется своеобразным физиологическим приспособлением — способностью становиться неактивными и изолировать тело в толстостенной отражающей раковине либо при помощи периодически вырабатываемой пленки в устье, либо путем закрывания устья специальной крышечкой (например, Clausilidae). (Некоторые особенно мелкие формы могут плотно прижиматься или приклеиваться устьем к плоской поверхности находящихся поблизости предметов.) Активное состояние таких «псевдоксерофилов» наблюдается во время дождя или при точке росы, т. е. тогда, когда специфика микроклимата ксеротермных местообитаний сведена к нулю.

Однако виды, живущие на открытых участках степного ландшафта, географически весьма ограничены в своем распространении. Они встречаются лишь на степных склонах горного ландшафта, климат которых все же находится в пределах климата горных районов и во многом отличается от климата равнинных степей. Таким образом, в равнинной части континентов (но не в предгорных равнинах) степных видов наземных моллюсков нет. Современное существование наземных моллюсков в пределах степной и лесостепной зон русской равнины всегда связано с лесами.

Указанные особенности биологии наземных моллюсков позволяют, по крайней мере в пределах равнинной части континента, отнести их к группе узко обитающих животных и характеризовать как тенелюбов; все периоды жизнедеятельности, включая и скрытое активное состояние, протекают либо в условиях затененности, либо при значениях факторов микроклимата, достаточно близких к значению их в постоянно затененных местообитаниях. Обитание же некоторых видов в более сухих лесах всегда связано с наличием ряда морфологических приспособлений раковины, либо облегчающих быстрое образование пленки в устье, либо уменьшающих теплопроводность раковины, либо и то и другое вместе, что направлено к уменьшению испарения находящейся в теле и под раковинной влагой.

Наличие этих приспособлений у одних видов и отсутствие их у других разделяет улиток в общем на две экологические группы — группу относительно менее сухолюбивых и группу относительно более сухолюбивых. Виды, относящиеся к последней группе, как правило, не встречаются в ряде биотопов, которые характеризуются оптимальными для улиток значениями температуры, влажности и затененности (например, пойменные леса, сырые луга). Это, казалось бы, противоречит утверждению, что все моллюски — влаголюбивые животные и что для их жизни характерен узкий диапазон оптимальных значений факторов микроклимата.

Для роста раковины улиток необходим кальций в его наименее рас-

¹ По этому вопросу написано очень много. Однако в большинстве случаев приспособительный характер так называемой «экологической» изменчивости не вскрыт. Наиболее интересной следует считать работу Гейера (Geyer) «Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken», 1931.

творимом соединении — углекислом кальции. Для развития и роста толстостенной раковины сухолюбивых видов (например, видов рода Epa) требуется значительно больше кальция, нежели для роста тонкой прозрачной раковины менее сухолюбивых видов (например, Zonitoides).

Эта различная потребность видов в углекислом кальции и определяет отсутствие сухолюбивых видов в ряде оптимальных по микроклимату биотопов, но в то же время неблагоприятных по содержанию углекислого кальция. К таким неблагоприятным в отношении кальция биотопам следует отнести все участки рельефа с интенсивным водным режимом почвы, т. е. пойменные участки и участки с высоким стоянием грунтовых вод. Благодаря постоянному или значительному по времени содержанию свободной воды в почве этих участков рельефа углекислый кальций оказывается вымытым и недоступным для развития и роста толстостенной раковины наземных моллюсков. Напротив, удаленные и поднятые по отношению к руслу стока участки рельефа богаче плохо растворимым углекислым кальцием, так как растворяющее действие атмосферных осадков гораздо меньше, чем растворяющее действие текучих вод².

Было бы неправильно полагать, что ассимиляция кальция осуществляется улитками вне цепи ряда физиологических и морфологических приспособлений к характеру основной пищи. Хотя и известны факты поедания улитками известняка, которое совершается лишь в условиях открытого залегания минерала, но, как правило, кальций поступает в организм растущей особи вместе с растительной пищей³. Спектры питания видов наземных моллюсков изучены весьма плохо. Однако различия строения радулы, которые всегда считаются видовым систематическим признаком, косвенно указывают на качественные различия в компонентах пищи.

Следуя этому, приходится думать, что, несмотря на явную оптимальность по микроклимату влажных и затененных участков пойм, сухолюбивые виды лишены возможности обитать там, вследствие приспособленности к ассимиляции кальция посредством питания иными растениями, чем те, которые растут в пойме и которые можно назвать влаголюбями.

Из рассмотрения некоторых особенностей морфологии и биологии наземных моллюсков следует, что распространение этих животных по различным мезо- и микроклиматам отражает ряд чисто геоботанических, климатических и почвенных показателей: наличие или отсутствие леса, микроклимат участков мезорельефа, кальциевый режим. Если вспомнить о медленном темпе расселения и о сохранности раковин в течение тысячелетий, едва ли возникнут сомнения в возможности использования данных по распространению этой группы животных при попытках представить историю ландшафта.

II

Исследование современной и полувоскопаемой фауны наземных моллюсков путем качественных и количественных сборов в основном проводилось в районе северного отрезка трассы государственной лесной поделзачной полосы Камышин — Черкесск, т. е. между Камышиным и Сталинградом. Сборами охвачен также район между Камышиным и Саратовым, районы, расположенные южнее Сталинграда и западнее района трассы — по правобережью Дона. Границы обследованного района показаны на карте-схеме (рис. 1). Эта карта представляет одновременно и карту растительно-климатических зон обследованного района. Как видно на карте, обследованный район занимает части двух растительно-климатических зон: степи и полупустыни.

Зона современной полупустыни переходит в зону степи. Признаки степи быстро усиливаются к северу от Сталинграда, а бесспорная северная граница степи проходит немного севернее Саратова.

² См. В. Р. Вильямс. Почвоведение, 1948.

³ Вопрос об усвоении наземными моллюсками углекислого кальция освещен в работе W. Bidermann «Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen», 1914.

Обследованный нами район степи с востока ограничен Волгой, с запада Медведицей, с юго-запада Доном. На большом протяжении, почти в широтном направлении, район разделен двумя водоразделами — между Волгой и Иловлей и Иловлей и Медведицей. В результате этого образуются четыре склона, среди которых западные склоны более пологие и длинные, нежели восточные. Водораздел между Волгой и Иловлей более высок, а склон от водораздела к Волге более крут. В северной части района остается лишь один водораздел — между Волгой и Медведицей, образующий Приволжской возвышенностью.

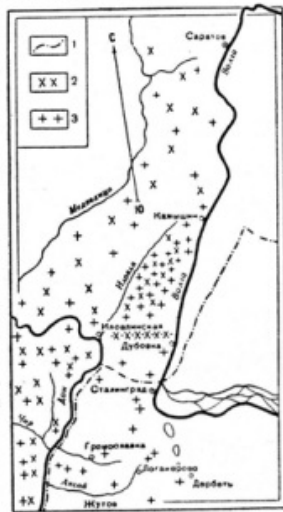


Рис. 1. Схематическая карта района работ

1 — северная граница зоны полупустыни, 2 — байрачные леса с современной фауной, 3 — места находок полунскопейской фауны

обследованном районе занимает типичная степь с каштановыми почвами, местами распаханная, местами луговая. Нередко можно найти следы древних русел рек.

Полупустыня начинается немного севернее Сталинграда, но во всех своих типичных чертах полупустынный ландшафт господствует южнее Сталинграда с западной границей по западному краю Ергеней. Можно считать, что полупустыня почти впадиную подходит к восточному берегу Дона.

Общий характер рельефа — менее эрозированный, благодаря меньшему количеству или даже полному отсутствию сети глубоких оврагов, которые, впрочем, еще встречаются севернее Сталинграда. Вместо них Ергени разрезаются руслами или текущих рек, впадающих в Дон. Встречаются и пологие складки, ветвящиеся и входящие далеко вверх от русла пересыхающих или маловодных речушек. Лесов и отдельных деревьев нет. Распаханных земель также почти нет.

Лесовидные суглинки, столь характерные для юга Русской равнины, весьма часто обнажаются по террасам рек и в отвесных оврагах и складках. В других местах, чаще по отвесным или крутым склонам оврагов, обнажены третичные песчаники морского происхождения.

III

Перейдем к рассмотрению состава и характера расселения современной фауны наземных моллюсков.

Основной закономерностью в современном расселении наземных моллюсков по элементам ландшафта интересующего нас района следу-

ет считать приуроченность этих животных лишь к естественным лесным массивам. В межлесных луговых участках степи и в растительных сообществах полупустыни (исключая поймы) наземных моллюсков не найдено. Современная южная граница их распространения в обследованном районе совпадает с самым южным байрачным лесом, который можно встретить, двигаясь от северной границы степи на юг.

Таким образом, «островной», пятнистый характер распространения лесов, о котором говорилось выше, определяет и пятнистый характер расселения моллюсков в степном ландшафте. Эта основная закономерность вытекает как следствие из основной черты биологии животных — тенелюбивости. Естественно, что затененные места обитания в лесу характеризуются меньшей интенсивностью испарения, нежели открытые участки.

При изучении расселения наземных моллюсков методом количественных площадок всегда производились измерения показателей микроклимата: температуры воздуха на уровне 1 м над землей, температуры воздуха у поверхности почвы, температуры под подстилкой, относительной влажности воздуха у поверхности почвы и на уровне 1 м над ней. Ниже приводятся значения температуры и относительной влажности воздуха у поверхности почвы. Указываемые величины температуры и влажности — средние по многим промерам за июнь — июль — август — сентябрь (см. таблицу).

Второй ландшафтный тип лесов — леса, непосредственно связанные с поймой именные текущих рек. Они расположены либо вдоль поймы, либо по склонам и днищу конца оврагов, перпендикулярных или направленных под углом к долине реки.

Однако большую часть территории обследованного района занимает типичная степь с каштановыми почвами, местами распаханная, местами луговая. Нередко можно найти следы древних русел рек.

Полупустыня начинается немного севернее Сталинграда, но во всех своих типичных чертах полупустынный ландшафт господствует южнее Сталинграда с западной границей по западному краю Ергеней. Можно считать, что полупустыня почти впадиную подходит к восточному берегу Дона.

Общий характер рельефа — менее эрозированный, благодаря меньшему количеству или даже полному отсутствию сети глубоких оврагов, которые, впрочем, еще встречаются севернее Сталинграда. Вместо них Ергени разрезаются руслами или текущих рек, впадающих в Дон. Встречаются и пологие складки, ветвящиеся и входящие далеко вверх от русла пересыхающих или маловодных речушек. Лесов и отдельных деревьев нет. Распаханных земель также почти нет.

Лесовидные суглинки, столь характерные для юга Русской равнины, весьма часто обнажаются по террасам рек и в отвесных оврагах и складках. В других местах, чаще по отвесным или крутым склонам оврагов, обнажены третичные песчаники морского происхождения.

считать приуроченность этих животных лишь к естественным лесным массивам. В межлесных луговых участках степи и в растительных сообществах полупустыни (исключая поймы) наземных моллюсков не найдено. Современная южная граница их распространения в обследованном районе совпадает с самым южным байрачным лесом, который можно встретить, двигаясь от северной границы степи на юг.

Таким образом, «островной», пятнистый характер распространения лесов, о котором говорилось выше, определяет и пятнистый характер расселения моллюсков в степном ландшафте. Эта основная закономерность вытекает как следствие из основной черты биологии животных — тенелюбивости. Естественно, что затененные места обитания в лесу характеризуются меньшей интенсивностью испарения, нежели открытые участки.

При изучении расселения наземных моллюсков методом количественных площадок всегда производились измерения показателей микроклимата: температуры воздуха на уровне 1 м над землей, температуры воздуха у поверхности почвы, температуры под подстилкой, относительной влажности воздуха у поверхности почвы и на уровне 1 м над ней.

Ниже приводятся значения температуры и относительной влажности воздуха у поверхности почвы. Указываемые величины температуры и влажности — средние по многим промерам за июнь — июль — август — сентябрь (см. таблицу).

Участки ландшафта	Время суток	Температура в °С		Относительная влажность в %	
		макс.	мин.	макс.	мин.
Пойменный лес . . .	Днем	21	19,5	—	70
	Ночью	15	12	—	83
Степной луг	Днем	63	27	31	—
	Ночью	34	25	33	—
Байрачный лес . . .	Днем	28	17	—	53
	Ночью	19	14	—	68

Как видно из приведенных данных, степень различия двух показателей микроклимата луговых и лесных участков рельефа выражена весьма резко. Следует добавить еще, что суточное колебание температуры у почвы в лесу характеризуется амплитудой в 6°, а амплитуда колебания температуры для степного луга 15°.

Качественный состав наземных моллюсков в байрачных лесах иной, нежели в пойменных лесах. Однако, прежде чем перейти к анализу этого качественного различия, необходимо характеризовать фауну в целом в систематическом и в зоогеографическом отношении.

Современная фауна состоит из 15 видов, которые относятся к 10 семействам из отряда Stylommatophora: I. Сем. Succineidae, под Succinea Drap., 1801: 1. *Succinea oblonga* Drap.; II. Сем. Cochlicopidae, под Cochlicopa Risso, 1826: 2. *Cochlicopa lubrica* Müll.; III. Сем. Valloniidae, под Vallonia Risso, 1826: 3. *Vallonia costata* Müll., 4. *Vallonia pulchella* Müll.; IV. Сем. Vertiginidae, под Vertigo Müll., 1774: 5. *Vertigo antivertigo* Drap., 6. *Vertigo pygmaea* Drap.; под Pupilla (Leach) Turton, 1831: 7. *Pupilla museorum* Müll.; под Truncatellina Lowe, 1852: 8. *Truncatellina cylindrica* Ferr.; V. Сем. Vitrinidae, под Phenacolimax Stabile, 1859: 9. *Phenacolimax pellucidus* Müll.; VI. Сем. Zonitidae, под Zonitoides Lehm., 1862: 10. *Zonitoides nitidus* Müll.; VII. Сем. Ariophantidae, под Euconulus Reinh., 1883: 11. *Euconulus fulvus* Mont.; VIII. Сем. Fruticulidae, под Fruticola Lind.: 12. *Fruticola fruticum* Müll.; IX.

Сем. Helicidae, род *Monacha* Fitz, 1863: 13. *Monacha rubiginosa* Schm.; род *Euomphalia* West, 1889: 14. *Euomphalia strigella* Drap.; X. Сем. Eridae, род *Jamina* Risso, 1826: 15. *Jamina tridens* Müll.

В зоогеографическом отношении встречаемые виды можно разбить на три группы.

1. Группа видов, ареал которых охватывает всю гюларктику; к этой группе принадлежат: *Vallonia costata*, *Vallonia pulchella*, *Cochlicopa lubrica*, *Euconulus fulvus*, *Pupilla muscorum*, *Phenacolinax pellucidus*, *Zonitoides nitidus*, *Vertigo rugmaea*.

2. Группа видов, ареал которых охватывает всю палеарктику или значительную ее часть, исключая Центральную Азию и Крайний Север континента; к этой группе принадлежат: *Monacha rubiginosa*, *Vertigo antivertigo*, *Succinea oblonga*, *Truncatellina cylindrica*, *Euomphalia strigella*, *Fruticicola fruticum*.

3. К третьей группе относится всего лишь один вид — *Jamina tridens*, ареал которого ограничен на юге европейской частью Средиземноморской провинции; на севере он не выходит за пределы 55-й широты и отсутствует в Азии (интересно отметить, что близкие к нему виды проникают и севернее, но их ареал в восточном направлении ограничен долгой Москвой).

Каково же различие в фауне байрачных и пойменных лесов? Для фауны байрачных лесов характерны в числе других видов *Jamina tridens*, *Euomphalia strigella*, *Fruticicola fruticum*. В то же время эти виды всегда отсутствуют в фауне пойменных лесов. Для фауны пойменных лесов характерно присутствие *Z. nitidus* и *M. rubiginosa*, которые всегда отсутствуют в фауне байрачных лесов. Остальные виды встречаются как в лесах поймы, так и в байрачных лесах.

Следовательно, различия в качественном составе между фауной байрачных лесов и фауной пойменных лесов сводятся лишь к специфичности в одном случае двух (пойменные леса), а в другом трех (байрачные леса) видов. На первый взгляд — это весьма малое различие. Однако в свете тех особенностей биологии наземных моллюсков, о которых говорилось выше, оно выглядит иначе.

Сравнение раковины обитающей в байрачных лесах *J. tridens* с раковинами обитающих в пойменных лесах *Z. nitidus* и *M. rubiginosa* показывает, что вес единицы площади раковины первого вида почти в восемьдесят раз превышает вес единицы площади раковины *Z. nitidus* и *M. rubiginosa* (вес единицы площади раковины — отношение веса раковины к площади раковины, которая принимается как площадь поверхности конуса). Полученное соотношение веса единицы площади раковины между тремя этими видами, которые были взяты из лесов Сталинградской области, оказалось почти одинаковым с соотношением таковых же весов раковин этих видов, но взятых из самых различных точек их ареалов (Кавказ, Украина, Серпухов). Абсолютный вес единицы площади раковины *J. tridens* несколько колебался, однако отношение веса *J. tridens* к весу двух других оставалось без изменения.

Таким образом, толщина стенок раковины *J. tridens* и прозрачность, кожистость раковины *Z. nitidus* и *M. rubiginosa* — стойкий видовой признак, указывающий на разные потребности животных в углекислом кальции, который необходим для развития и роста их раковин.

Как указывалось выше, значительная толщина стенок раковины, с одной стороны, является приспособлением вида к существованию в ксеротермных условиях, а с другой стороны — выражает доступность углекислого кальция для ассимиляции. Доступность же известняка, т. е. его относительно избыточное количество в верхних горизонтах почвы, характерно для сухих, удаленных от поймы участков рельефа. Следовательно, обитание *J. tridens* в байрачных лесах и отсутствие ее в пойменных лесах определяется цепью разобранных выше взаимоотношений.

Возникает вопрос: насколько отличен микроклимат байрачных лесов от микроклимата поймы?

В таблице приведены данные по температуре и влажности, которые характеризуют микроклимат этих биоценозов. Однако еще более показательным следует считать наличие специфических, морфологических приспособлений в устье раковины — так называемых зубов (рис. 2), функцию которых удалось понять в результате специальных опытов. Суть этих опытов сводилась к наблюдению за поведением улиток при различной температуре и влажности.

Перенесение активного животного в резко неблагоприятные условия — под яркие лучи солнца или в тень, но при температуре воздуха больше 25° и относительной влажности менее 30%, сопровождается резкой реакцией животного. Сперва в раковину очень быстро втягивается голова, а затем животное начинает интенсивно тереться ногой об



Рис. 2. Контуры устья *Jamina tridens*

А — современная форма из байрачных лесов обследованного района, index = 1,96; Б — полушаровидная форма из образцов близ Камышевской, index = 1,22

устьевые зубы и несколько раз то почти прчет, то снова выставляет часть ноги. В результате этих действий в устье скапливается большое количество выжатой из желез ноги слизи, которая, подсыхая, образует плотную пленку, закупоривающую устье. Функция зубов сводится к дополнительному сдавливанию ноги, богатой слизистыми железами, а в конечном итоге помогает быстрому образованию пленки (весь процесс построения пленки длится не более 20—40 секунд).

Интересно отметить, что медленное изменение окружающих условий, которое достигалось медленным нагреванием банки с животными, не вызвало такого бурного выделения слизи и столь быстрого образования пленки. При снижении влажности до 45% и медленном понижении ее дальше улитки становились все менее и менее активными, медленно втягивали голову и ногу в раковину, а затем без всякого дополнительного трения ногой о зубы выделяли слизь.

Сравнение процесса образования пленки при двух вариантах опыта ясно говорит о функции устьевых зубов. Их надо рассматривать как морфо-физиологические приспособления, позволяющие виду существовать в местообитаниях, где резкие колебания температуры и относительной влажности вполне возможны.

К специфической фауне байрачных лесов принадлежат еще два вида — *E. strigella* и *F. fruticum*. Это относительно крупные виды, диаметр раковины которых достигает 1,5 см. Вес единицы площади раковины двух этих видов примерно одинаков и лишь в полтора-два раза меньше такового *J. tridens*. Дополнительным приспособлением к переживанию при неблагоприятном значении показателей микроклимата, кроме относительно толстостенной раковины и способности образовывать чрезвычайно толстую (до 1 мм) пленку устья, следует считать способность обоих этих видов весьма быстро закапываться в землю. Видимо, ни толстая раковина, которая все же тоньше раковины *J. tridens*, ни

толстая пленка не спасает тела улиток от неблагоприятного испарения влаги при летней дневной температуре воздуха в байрачных лесах.

Таким образом, специфические фаунистические элементы байрачных лесов характеризуются и определенными морфо-физиологическими приспособлениями.

Неспецифическая часть фауны байрачных лесов, т. е. те виды, которые встречаются как в байрачных, так и в пойменных лесах, в зоогеографическом отношении распространена чрезвычайно широко. В этой части фауны представлены виды с ареалом, охватывающим всю гомарктику или всю палеарктику.

Широкое распространение гомарктических и палеарктических видов и встречаемость их в самых разнообразных условиях при тех же основных чертах биологии, о которых говорилось выше и которые в общем сводятся к одному — влаголюбивости, возможны благодаря ряду приспособлений. Самое общее и единое для всех их выражение этих приспособлений — чрезвычайно малые размеры. Благодаря им эти крошечные *Vallonia*, *Eisopulus*, *Pupilla*, *Succinea* (которая несколько крупнее остальных) находят достаточно влажные микроубежища, предохраняющие их от интенсивного испарения, — под опавшим листом, под гнилушкой. Однако на фоне этого, видимо, главного приспособления можно увидеть и ряд дополнительных приспособлений, анализировать которые в настоящей статье нет необходимости; роль их, надо полагать, сводится к тонким приспособлениям к более частным условиям среды обитания.

Таким образом, основное приспособление — малые размеры — исключает необходимость строить толстостенную раковину при существовании в байрачных лесах. Однако и у некоторых мелких видов (например, *Vallonia*) обитание в более сухих условиях все же связано с образованием более толстостенной раковины.

Если предположить, что специфические элементы фауны байрачных лесов — *J. tridens*, *E. strigella*, *F. fruticum* — генетически связаны с фауной пойменных лесов, а описанные выше морфо-физиологические приспособления есть лишь выражение экологической изменчивости по мере уменьшения показателя влажности и нарастания показателя известняковости, то единственным доказательством в пользу этого было бы наличие исходных видов в фауне поймы. Но, как следует из приведенного выше общего систематического обзора фауны в ее составе, кроме *J. tridens*, нет больше представителей семейства *Epidae*.

Обращает на себя внимание и то, что в границах Русской равнины распространены лишь три представителя этого семейства, в то время как подавляющее большинство видов его распространено в Южной и Центральной Азии, на Кавказе и в Крыму. Среди видов семейства часто встречаются горные степняки.

Два других представителя специфической фауны байрачных лесов также не имеют генетических связей с представителями фауны пойменных лесов. В то же время оба эти вида принадлежат к семействам, большинство представителей которых распространено в Средиземноморье (*Helicidae* — Кавказ, Крым), или в Центральной Азии (*Fruticolidae*). В лесах Русской равнины близких к ним видов нет. В отношении отождествления сибирских *F. fruticum* с европейскими возникают большие сомнения.

Из приведенных фактов следует, что специфическая в видовом отношении фауна байрачных лесов имеет и ряд специфических морфо-физиологических приспособлений, которые резко обособляют эту фауну от фауны пойменных лесов. Отсутствие генетических связей между специфическими фаунистическими элементами байрачных лесов степи и фауной пойменных лесов с точки зрения малаколога может быть объяснено только независимым происхождением овражных и пойменных лесов.

Таким образом, утверждение, что современные байрачные леса есть остатки пойменных лесов, на наш взгляд лишено основания.

Что же в историческом аспекте представляют собой байрачные леса? Если предположить, что современные байрачные леса образовались в результате постепенного заселения древесными породами котловиннообразных впадин мезорельефа, т. е. если допустить их локальное происхождение, то это снова находится в противоречии с возможностью заселения таких разобщенных пятен леса наземными моллюсками.

При решении вопроса о происхождении фауны байрачных лесов необходимо рассмотреть следующие предположения: 1) постепенное заселение улитками островков леса путем активного переползания их из одного островка леса в другой в направлении с севера на юг, т. е. от границы лесной и лесостепной зоны; 2) пассивный занос улиток в образующиеся байрачные леса птицами или человеком.

Для выяснения возможности осуществления заселения байрачных лесов первым способом мы предприняли ряд экспериментов. Цель этих экспериментов сводилась к выяснению тех значений температуры и влажности воздуха, при которых активны специфические для байрачных лесов *J. tridens*, *F. fruticum* и *E. strigella*: Прибор, состоявший из большого круглого стеклянного террариума с психрометром внутри, позволял поддерживать либо определенную температуру, либо определенную влажность.

Оказалось, что активность улиток возможна лишь при влажности от 100 до 60%. Падение влажности ниже 60% вызывает остановку движения или смену спокойного положения с высунутым из раковины телом на беспоконное движение выставляемой ноги и образование защитной пленки. При влажности 60%, но температуре воздуха более 23° улитки снова становятся неактивными, втягивают ногу в раковину, но пленку могут и не образовывать. При температуре воздуха выше 25° и влажности 35—45%, т. е. при той влажности и при той температуре, которые доминируют во все время суток в безлесных пространствах нижнеповолжских степей, моллюски гибнут через 2—3 часа непрерывного нахождения в этих условиях. Не спасала их от смерти и сохранявшаяся в эксперименте защитная пленка в устье.

Следовательно, заселение улитками байрачных лесов путем их медленного самостоятельного движения от пятна к пятну леса при условии микроклимата, существующего в наше время, невозможно.

Объяснение заселенности овражных лесов благодаря переносу улиток птицами или благодаря деятельности человека также встречает ряд затруднений. Прежде всего сам принцип этого способа — случайность — находится в противоречии с закономерно повторяющимся однообразием населения байрачных лесов. Во-вторых, плотность населения байрачных лесов так велика (150—170 животных на 1 м²), что ее трудно производить от случайно занесенных улиток, попавших в иные, столь резко уклоняющиеся условия. Кроме того, биология тех птиц, которых можно подозревать в разносе моллюсков, — куропадок, — показывает постоянную привязанность их к весьма ограниченной территории. Нельзя, наконец, допустить, что такие крупные виды, как *J. tridens*, *E. strigella* и *F. fruticum*, могут быть перенесены на лапах и перьях даже тогда, когда они еще молодые и, следовательно, меньших размеров.

Таким образом, деятельность птиц не может быть принята в качестве основной причины заселения байрачных лесов специфическими видами. Мелкие виды могут, видимо, быть перенесены птицами, но значение этой возможности, на наш взгляд, весьма небольшое.

Контакт человека с лесной подстилкой и с населяющей ее фауной наземных моллюсков гораздо меньше, нежели контакт птиц. Вследствие этого и роль деятельности человека представляется нам еще менее вероятной, нежели роль деятельности птиц.

Вследствие всего сказанного выше, заселенность наземными моллюсками современных байрачных лесов и зоогеографический характер их специфической фауны можно объяснить лишь тем, что на территории обследованных районов степи были в послеледниковое время сплошные лесные массивы, выходявшие на водоразделы. Таким образом, современные байрачные леса, на наш взгляд, представляют собой остатки сплошного лесного массива и в ландшафтном отношении могут быть названы ландшафтно-реликтивными лесами.

IV

Представление о господстве в послеледниковое время сплошных лесных массивов на территории обследованных районов современной степи подтверждается и данными по полуископаемой фауне.

В пределах обследованной территории степи и полупустыни весьма часто можно встретить обнажения четвертичных лессовидных суглинков как в поймах рек, так и в близких к водоразделу отвершках оврагов. Фауна лессовидных суглинков, которые обнажаются по берегам современных рек или по террасам древней системы стока, не может быть использована при рассмотрении вопроса о фауне минувших времен. Аллювиальная природа этих суглинков в значительной степени может запутать представление о распределении элементов фауны по участкам мезорельефа. Поэтому для настоящего сообщения использовались только те находки полуископаемой фауны, которые встретились в обнажениях, расположенных далеко от русел современных рек или даже далеко от предполагаемого русла древнего стока. Чаще всего это были обнажения в верховьях балок с лесами (в пределах степной части района) или в верховьях складок в полупустыне (Ергения). Высокое расположение мест таких обнажений по отношению к участкам поймы позволяет считать присутствующую в них фауну не снесенной и не переротленной. Единичные находки полуископаемых раковин указывают на истинное распределение элементов древней фауны по участкам древнего рельефа, в то время как скопления полуископаемых раковин могут считаться образовавшимися и в результате сноса; но тогда места существования живых улиток в прошлом должны были располагаться еще выше, т. е. на водоразделе.

Как видно из карты-схемы (рис. 1), находки полуископаемой фауны выходят за границы современной степи и расположены уже на территории современной полупустыни. Это тем интересней, что в составе полуископаемой фауны всегда встречаются виды, специфические для байрачных лесов — *J. tridens*, *F. fruticum*, *E. strigella*; кроме них встречены раковины *S. lubrica*, *V. costata*, *V. pulchella*, *S. oblonga*, *P. muscorum*. Других видов в полуископаемой фауне не обнаружено.

Уже сам факт находок полуископаемой фауны, виды которой тождественны с видами современной фауны, должен рассматриваться как бесспорное доказательство древности существования леса в степных ландшафтах нижнего Поволжья, а находки ее в полупустыне говорят за иное положение границ растительных зон в прошлом. Кроме того, анализ изменчивости, который был произведен путем сравнения признаков некоторых видов из полуископаемой фауны с признаками тех же видов, но живущих теперь, показывает определенную направленность этой изменчивости.

Состояние полуископаемых раковин *E. strigella* и *F. fruticum* крайне плохое; большей частью это лишь обломки раковин, не допускающие возможности проведения тщательного сравнения с современными формами. Раковины же *J. tridens* прекрасно сохранились и дают возможность провести тщательное сравнение с ныне живущими формами этого вида.

Выше был приведен анализ приспособительного значения зубов в устье *J. tridens*. Оказывая давление на втягиваемую животным ногу, они выжимают слизь. Сравнимая размеры зубов у полуископаемых форм (рис. 2, Б) с размерами их у современных форм *J. tridens* (рис. 2, А), мы ясно видим, что у современных форм зубы длиннее, а расстояние между вершинами их меньше; устье современных форм (рис. 2, А), благодаря малому расстоянию между вершиной верхнего зуба и вершиной зуба, расположенного на внешней стенке устья, почти разделено на два сектора.

Для более точного суждения о величине зубов у современных и полуископаемых форм было сделано вычисление отношения суммы расстояний между вершинами зубов к сумме расстояний между стенками устья. В результате получился ряд индексов. Рассматривая рисунки устьев (рис. 2), которые сделаны с помощью рисовального аппарата, и значения индексов, легко убедиться в том, что полуископаемые формы и современные формы представляют хорошо разграниченные группы.



Рис. 3. Контуры устья современных *Jamnia tridens* из разных мест ареала
А — Грузия, index = 1,22; Б — Армения, index = 1,22; В — Изюм, index = 1,84; Г — Крым (Караван-Сарай), index = 1,90

В объяснении причин иного размера зубов у полуископаемых форм помогло сравнение величины зубов современных *J. tridens* из разных участков ареала вида. Как видно из рис. 3 и из значения индексов, величина зубов больше у тех форм вида, которые обитают в районах ареала с более засушливым, ксеротермным климатом. У форм вида, обитающих в более влажных по климату районах ареала, величина зубов меньше.

Приспособительное значение зубов заставляет связать их размеры с условиями существования. Чем больше величина зубов, т. е. чем меньше расстояние между их вершинами, тем сильнее они могут давить на ткани ноги при ее втягивании. Усиление давления вызывает более обильное и быстрое выделение слизи. Благодаря этому пленка в устье образуется быстро, и она толще. Естественно, что быстрое образование пленки необходимо в тех условиях, где бывают резкие и быстрые колебания температуры и влажности воздуха.

Рисунки устья современных форм из Крыма (Караван-Сарай) показывают крайнее, из встреченных нами, усиление зубов. Можно думать, что при таких размерах зубов всякое, даже медленное, втягивание ноги влечет выжимание зубами слизи. Таким образом, если в одних условиях зубы могут использоваться лишь в случае необходимости (как было показано в наших опытах) и могут быть названы лишь дополнительным средством, то в других условиях они уже должны рассматриваться как основной орган. Следовательно, климат района, в котором обитают формы вида, находит свое отражение и в степени выражения характеризованного выше морфо-физиологического приспособления.

На основании этого кажется вполне допустимым перенос закономерности, обнаруженной на современных формах вида, и на полуископаемую фауну. Возможность этого, кроме того, подтверждается

совпадающим значением индексов полуископаемых форм с значением индекса современных форм из районов ареала с влажным климатом (рис. 2 и 3). Следовательно, меньшие размеры зубов в устье полуископаемых форм из лессовидных суглинков Нижнего Поволжья, которые были найдены на территории современной степи и полупустыни, указывают на более влажный климат в период жизни тех особей, остатки которых теперь лишь свидетели прошлого.

Данные о более влажном климате хорошо подтверждают обоснованное в предыдущей части работы предположение о господстве в послеледниковое время сплошных лесов на широких просторах той территории, которая в настоящее время является степью. Видимо, под лесом была и какая-то часть территории современной полупустыни.

Сравнение общей формы раковины *J. tridens* у современных форм из интересующего нас района с общей формой раковин вида из лессовидных суглинков показывает их тождество (рис. 4). (Общая форма

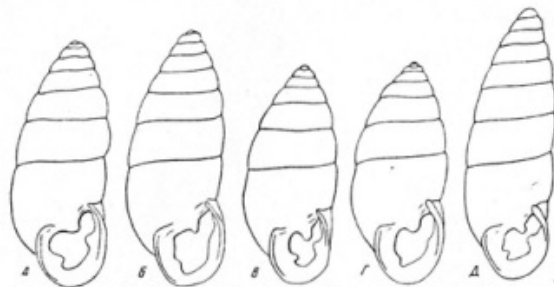


Рис. 4. Абрис формы раковины *Jamnia tridens*

А — форма «тауго» из обследованного района, Б — форма «тауго» из Грузии, В — форма «шпюг» из обследованного района, Г — форма «шпюг» из Армении, Д — типичная форма из Крыма

раковины — основной признак при определении вариантов вида.) Также тождественными оказываются современные (а следовательно, и полуископаемые) формы Нижнего Поволжья с современными формами вида, которые обитают на Кавказе. В то же время группа этих форм резко отличается по форме раковины от тех форм вида, которые обитают в Крыму (рис. 4, Д). Интересно отметить близость крымских форм вида к формам, обитающим на Украине. В то же время ни в Крыму, ни на Украине нет форм *J. tridens*, близких к кавказским формам и формам из обследованного нами района.

Нам не удалось еще установить западную границу расселения кавказско-поволжских форм *J. tridens*, поэтому в настоящее время отсутствует возможность ввести в более детальное обсуждение данные по изменчивости общей формы раковины и значению ее в вопросе об истории ландшафта Нижнего Поволжья. Однако эти предварительные данные хорошо согласуются с зоогеографической характеристикой специфической фауны байрачных лесов, на основании которой можно говорить о связи лесных массивов Нижнего Поволжья с лесами Северного Кавказа.

Выводы

1. Сравнение современной фауны наземных моллюсков байрачных лесов и пойменных лесов Нижнего Поволжья показало различие этих фаун. Наличие ряда особых морфо-физиологических приспособлений у

видов, обитающих в байрачных лесах, и отсутствие генетической связи между представителями фауны позволяют принять независимое от поймы происхождение байрачных лесов.

2. Изучение и обсуждение всех возможностей заселения островных байрачных лесов наземными моллюсками убеждает в том, что фауна их сложилась не в результате заноса; фауна байрачных лесов свидетельствует о том, что в послеледниковое время на территории Нижнего Поволжья были сплошные водораздельные массивы. Зоогеографический характер специфической для байрачных лесов фауны связывает леса Нижнего Поволжья с лесами Северного Кавказа. Связь эта представляется в следующем виде: в послеледниковое время фронт сплошного леса двигался с юга на север; однако по мере продвижения леса на север южная часть лесных массивов распадалась на отдельные островные, байрачные леса. На территории современной полупустыни этот процесс шел быстро и привел к полному уничтожению лесов. На территории современной степи он шел медленнее, и там до сих пор еще существуют байрачные леса. Эти леса можно назвать ландшафтно-реликтовыми лесами.

3. Исследование полуископаемой фауны наземных моллюсков подтверждает существование лесов на территории современной полупустыни. Кроме того, сравнение морфо-физиологических приспособлений раковин современных форм *J. tridens* и раковин полуископаемых форм вида показывает усиление у современных форм тех приспособлений, которые помогают виду существовать в более экстремных условиях. Это говорит о более влажном климате в период существования сплошных лесных массивов. Быстрое течение процесса образования и исчезновения байрачных лесов на территории современной полупустыни находит отражение в сравнительно более слабом выражении приспособительных признаков у полуископаемых форм *J. tridens*.