

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО  
ОБРАЗОВАНИЯ РСФСР

КАЛИНИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

ЖИВОТНЫЙ МИР  
ЦЕНТРА ЛЕСНОЙ ЗОНЫ  
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

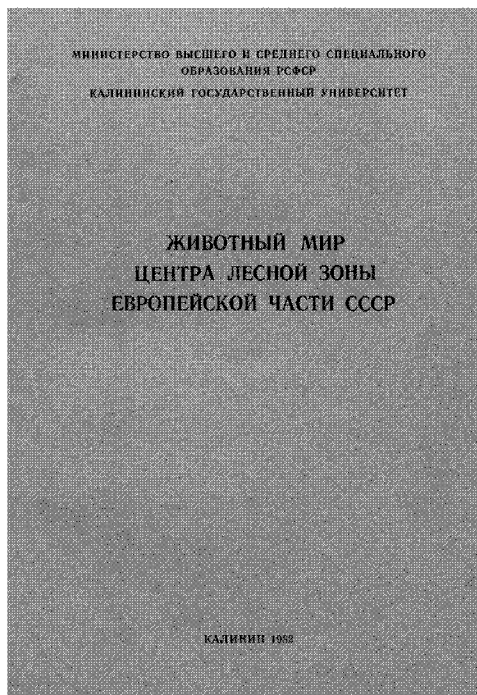
Сборник содержит статьи, посвященные исследованиям животного мира лесной зоны европейской части СССР (главным образом птиц и млекопитающих). В публикуемых работах анализируется влияние различных антропогенных факторов на структуру и функционирование экосистем. Ряд исследований посвящен влиянию промышленных рубок леса на фауну промысловых животных и мелких млекопитающих. В нескольких работах рассматривается изменение экологии беспозвоночных (моллюсков, насекомых) на антропогенно преобразованных территориях. Несколько статей содержат сведения, отражающие особенности экологии наземных позвоночных животных в различных биоценозах лесной зоны европейской части СССР.

Сборник рассчитан на специалистов-биологов, работников охраны природы, студентов и преподавателей биологических специальностей высших учебных заведений.

Редакционная коллегия

Доктор биол. наук, профессор *А. А. Иноземцев* (ответств. редактор), кандидат биол. наук, доцент *В. И. Зиновьев*, кандидат биол. наук, доцент *М. Г. Сорокин*, кандидат биол. наук, доцент *К. Е. Томашевский*

© Калининский государственный университет, 1982



КАЛИНИН 1982

Е. В. ШИКОВ  
(НИИ овощного хозяйства, г. Мытищи)

## ФАУНА НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ ВАЛДАЙСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Данной работой автор продолжает публикацию материалов по наземным моллюскам ландшафтов Валдайской возвышенности и прилегающих низменностей (Шиков, 1979а; 1979б; 1979в; 1981). Эта статья посвящена изучению наземной малакофауны мелколиственных и широколиственных лесов и кустарников, пойменных лугов, обнажений горных пород и зарослей полуводных полупогруженных растений. Материалом послужили личные сборы, проведенные в 1963—81 гг. в 29 районах Калининской и Новгородской областей. Всего по вышеперечисленным ландшафтам было рассмотрено

823 биотопа. Исследование проводилось по методике, описанной при рассмотрении малакофауны хвойных лесов (Шиков, 1981). По каждой широко распространенной ассоциации первичного леса изучено не менее 20 биогеоценозов и не менее чем в четырех административных районах. Восемь редких лесных ассоциаций изучены не столь полно, что оговорено ниже. Данные по малакофауне первичных лесов приведены в сводной таблице (табл. 1).

Обнажения горных пород. Естественные обнажения горных пород возникают вследствие эрозионной деятельности вод, разрушающей покровный почвенно-растительный слой и оголяющей лежащие под ним породы. Наибольшее распространение на исследуемой территории получили песчаные, супесчаные, глинистые, суглинистые и известняковые обнажения.

На чистых обнажениях песков, глин, супесей и суглинков моллюсков нет, но вблизи воды уже слабо заиленные обнажения нередко в массе посещаются гигробионтными янтарками (*Oxyloma sarsi*, *O. elegans*, *Succinea putris*). Улитки выползают на обнажения ночью, а также во время дождей и туманов, а затем опять возвращаются в дерновины пойменных злаков, осок, под укрытия и в другие защищенные от ветра и солнца места. С увеличением количества ила на незадернованных обнажениях у воды появляются и другие виды моллюсков: *Cochlicopa nitens*, *Zonitoides nitidus*, *Deogoceras laeve*, *Pseudotrichia rubiginosa*.

В засушливые периоды моллюски покидают подсыхающие обнажения и укрываются в прибрежной растительности. Заращение обнажений травами или древесно-кустарниковой растительностью приводит к формированию на них стабильной малакофауны. Первыми более или менее постоянными обитателями поросших редкой растительностью обнажений становятся *Oxyloma elegans* и *O. sarsi*. Это определяется тем, что в засушливые периоды они способны откочевывать в более увлажненные места. Обнажения вдали от воды малакофауны не имеют.

Чистые обнажения известняка, даже располагающиеся в непосредственной близости от воды, также моллюсками не населены. *O. sarsi* и *O. elegans* начинают заселять только сырые, покрытые налетом ила и водорослей каменистые отмели. На более удаленных от воды обнажениях известняка слизи и улитки поселяются лишь после их зарастания и превращения в участки каменистых лугов или лесов.

Малакофауна природных широколиственных и мелколиственных лесов и кустарников		Ассоциации лесов и кустарников																			
		Широколиственные леса									Мелколиственные леса										Экологичес-кие группы моллюсков
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19		
1	Дубравы опешниковые	Дубрава ясеневая	Дубравы крупшиновые	Кленово — ясеневое — вязо-вые лезовы	Липянные смешанно-широколиственные леса	Вязовники по реке Пиркше	Вязовники среди сосняков	Вязовники среди дубрав	Березняки около оз. Шитово	Топольники	Сороушанники разнотравные	Сороушанники широколиственные	Сороушанники таволговые	Черноольшанники редкотравные	Черноольшанники болотистые	Ивняки	Моллюски южно-таежных и мелколиственных лесов и болот	Моллюски широколиственных и широколиственных лесов			
<i>Acicula polita</i>				+	++	++	++	++	++	++	+	++++	++	++	++	++	+	+			
<i>Carychium minimum</i>	+				++	++	++	++	++	++	+	++++	++	++	++	++	+	+			
<i>C. tridentatum</i>		++	+	++	++	++	++	++	++	++	+	++++	++	++	++	++	+	+			
<i>Succinea oblonga</i>																					
<i>S. putris</i>																					
<i>Oxyloma sarsi</i>																					

1	Ассоциации лесов и кустарников																		
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
<i>O. elegans</i>	+	++		++	+	++	++	++		+	++++	+++	+++	+	+++	+++	+++	+	
<i>Cochlicopa lubrica</i>			+																
<i>C. lubricella</i>																			
<i>C. nitens</i>																			
<i>Pupilla muscorum</i>				+						+								++	
<i>Vertigo pusilla</i>																			
<i>V. substriata</i>																			
<i>V. antivertigo</i>																			
<i>V. liljeborgi</i>																			
<i>V. pygmaea</i>																			
<i>V. modesta</i>																			
<i>Columella edentula</i>																			
<i>C. columella</i>																			
<i>C. aspera</i>																			
<i>Vallonia pulchella</i>																			
<i>V. costata</i>																			
<i>Acanthinula aculeata</i>																			
<i>Ena montana</i>																			
<i>E. obscura</i>																			
<i>Ruthenica filograna</i>																			
<i>Clausilia dubia</i>																			
<i>C. cruciata</i>																			
<i>C. pumila</i>																			
<i>Iphigena ventricosa</i>																			
<i>I. plicatula</i>																			
<i>I. laticostata borealis</i>																			
<i>Laciniaria cana</i>																			
<i>L. plicata</i>	+																		

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Cochlodina laminata		+		+	+	+												++
C. orthostoma		+																++
Punctum pygmaeum		+																++
Discus ruderatus		+																++
Vitrea crystallina		+																++
Aegopinella pura		+																++
Nesovitrea hammonis		+																++
N. petronella																		+
Euconulus fulvus																		+
Zonitoides nitidus																		+
Vitrina pellucida																		+
Arion circumscriptus																		+
A. fasciatus																		+
A. subfuscus																		+
Limax cinereoniger																		+
L. tenellus																		+
Deroceras laeve																		+
D. agreste																		+
Lehmannia marginata																		+
Bradybaena fruticum																		+
Pseudotrachia rubiginosa																		+
Perforatella bidentata																		+
Trichia hispida																		+
Euomphalia strigella																		+

**Антропогенные обнажения горных пород** возникают в местах разработок полезных ископаемых: песка, глин, известняка, гравия и торфа. На чистых минеральных обнажениях моллюсков нет, однако в ямах на дне песчаных и глинистых карьеров может скапливаться вода, а окружающие пески и глины покрываются тонким слоем ила. Здесь уже поселяются улитки *O. sarsi*, *O. elegans*, *Succinea putris*, реже *Z. nitidus*. Когда стенки карьеров начинают зарастать травами, появляются и другие улитки и слизи.

В карьерах по добыче гравия моллюсков не обнаружено. Обнажения торфа на торфоразработках не имеют малакофауны практически до полного их зарастания травой, когда обнажение как таковое уже превращается в луговой ценоз.

Наиболее интересны искусственные обнажения известняков. В самих карьерах моллюсков нет — они слишком сухи и лишены растительности, но отвалы известняка и старые выработки зарастают редкими травами и заселяются разнообразной малакофауной. Видовой состав формирующихся здесь малакоценозов во многом зависит от фауны моллюсков окружающих природных и антропогенных ландшафтов. Например, заброшенные карьеры и отвалы перед старыми пещерами для добычи известняка в долине Волги Старицкого и Ржевского районов Калининской области заселяют: *Laciniaria plicata*, *Clausilia pumila*, *Deroceras agreste*, *D. laeve*, *Bradybaena fruticum*, *Trichia hispida*, *Euomphalia strigella* и другие виды, обычные на сильно каменистых лугах.

**Пойменные луга.** В доагрикультурный период на исследуемой территории луга были только в поймах крупных рек. В результате хозяйственной деятельности человек увеличил площади лугов во много раз. Сейчас наряду с естественными существуют и антропогенные пойменные и суходольные луга.

**Естественные пойменные луга.** Флористически они очень разнообразны. Малакофауна пойм на отдельных участках также сильно различается, однако с растительным покровом это мало связано. Различия в фауне пойменных лугов главным образом обусловлены степенью антропогенного воздействия на них, так как за редким исключением заливные луга интенсивно используются как сенокосы и пастбища. Это в той или иной степени изменяет их и влияет на малакофауну.

Однако в целом малакофауна пойм оказывается довольно однородной. Слизни и улитки, погибшие из-за перевыпаса

на одних участках пойм, сохраняются на других. Большое значение при этом имеет наличие укрытий, в частности каменистость пойменных лугов.

Из-за молодости речных долин Валдайской возвышенности поймы, как правило, не разделяются на прирусловую, центральную и притеррасную части. Соответственно этому пойменные биоценозы мы рассматриваем в целом.

Все заливные луга исследуемой территории делятся на две большие группы: злаковые (правильнее, злаково-разнотравные) и осочные.

Малакофауна злаково-разнотравных лугов в долинах рек довольно разнообразна: *Carychium minimum*, *S. putris*, *O. sarsi*, *O. elegans*, *Cochlicopa lubrica*, *C. nitens*, *Vallonia pulchella*, *D. agreste*, *D. laeve*, *P. rubiginosa*, *Z. nitidus*. Реже встречаются заползающие из надпойменных кустарников *Vallonia costata*, *Euconulus fulvus*, *Arion subfuscus*, *Limax tenellus*, *Perforatella bidentata*. На каменистых пойменных лугах живут также случайно занесенные половодьями особи типично лесных видов (Шиков, 1977).

Особенностью малакофауны заливных лугов Ржевско-Старицкого Поволжья является присутствие популяций *Derocegas reticulatum*, *D. sturanyi*, *Arion fasciatus*.

Осочные луга располагаются в поймах рек на почвах избыточно увлажненных. Их малакофауна беднее, чем на лугах злаково-разнотравных. Здесь обитают: *Succinea putris*, *O. sarsi*, *O. elegans*, *C. lubrica*, *D. agreste*, *P. rubiginosa*.

Злаково-разнотравные и осочные луга по берегам озер флористически сходны с соответствующими заливными лугами по берегам рек, однако их малакофауна заметно беднее и насчитывает обычно не более 5 видов. На осочных лугах по берегам озер малакофауна нередко отсутствует или представлена лишь одним видом — *S. putris*.

**Антропогенные пойменные луга** создаются в поймах малых рек и ручьев. Они также бывают злаково-разнотравными и осочными. Их малакофауна сходна с фауной аналогичных природных лугов. Сходство определяется тем, что во время половодий в пойму попадают самые разные виды моллюсков (Шиков, 1977). Поэтому формирование пойменных малакоценозов зависит прежде всего от современных почвенных, растительных и климатических условий пойменных биотопов.

Мелколиственные леса и кустарники. **Естественные, первичные березняки** среди больших массивов вторичных, антропогенных березняков не часты. Они встре-

чаются на болотах и характеризуются разреженным древостоем и господством осок в травостое (*Betuletum careosum*). Их малакофауна очень различна и зависит от микрорельефа. Если кочки низкие и в половодье полностью затапливаются, то из моллюсков встречаются только заносимые половодьями янтарки *S. putris* или моллюсков совсем нет. В тех случаях, когда кочки осок весной не заливаются водой полностью, малакофауна более разнообразна. Встречаются *S. putris*, *C. nitens*, *Z. nitidus*, *D. laeve*, реже *C. lubrica*, *E. fulvus*, *Arion subfuscus*, *Nesovitrea hammonis*.

Среди других осоковых березняков интересной фауной моллюсков выделяются густые березняки с хорошо развитым подлеском из ив, крушины и серой ольхи в окрестностях озера Шитово Вышневолоцкого района (табл. 1).

**Антропогенные березняки и осинники** занимают наибольшие площади среди всех вторичных лесов.

Они очень разнообразны. Общий для всех осинников или березняков комплекс моллюсков выделить нельзя. Малакофауна каждого конкретного леса определяется фауной исходной коренной ассоциации, но обычно она не остается неизменной. Некоторые виды исчезают, часто появляются новые, быстро расселяющиеся моллюски, такие, как *S. putris*, *Limax tenellus*, *Bradybaena fruticum*, *Perforatella bidentata*, *Euomfalia strigella*. Однако основной комплекс малакофауны исходного леса сохраняется.

**Тополевые ассоциации (оскорники)** были обнаружены автором лишь в прибрежных зонах озера Валдай. По-видимому, они естественные. Малакофауна оскорников представлена на островах 15 видами. Кроме них, в оскорниках по берегам озера живут еще *Bradybaena fruticum*, *Perforatella bidentata*.

**Сероольшаники** произрастают вдоль рек, ручьев, по берегам озер и в оврагах. Они разнообразны. Рассматривать сероольшаники в целом не представляется возможным, поэтому мы подразделяем их на три типа: сероольшаник разнотравный (*Incanae-Alnetum mixtoherbosum*), сероольшаник широколиственный (*Incanae-Alnetum latifolio-herbosum*) и сероольшаник таволговый (*Incanae-Alnetum filipendulosum*). Все ассоциации характеризуются хорошо развитым подлеском и травяным ярусом. Особенностью сероольшаников разнотравных является господство в травостое бореального разнотравья. Сероольшаники широколиственные отличаются наличием широколиственных пород в подлеске и обилием дубрав-

ных элементов в травостое. Сероольшаники таволговые самые сырые. В их травостое господствуют таволга вязолистная, камыш лесной и осоки.

Наиболее бедную малакофауну имеют сероольшаники таволговые. В них живет до 23 видов моллюсков. На фоне этой основной группы слизней и улиток в сероольшаниках среди елово-широколиственных лесов встречаются также *Cochlodina laminata*, *Laciniaria cana*, *Iphigena plicatula*, а в Вышневолоцком районе — и *Iphigena ventricosa*.

На склонах холмов в заболоченных выходами подземных вод лощинах вдоль ручьев иногда встречаются аналогичные ольшаники с большим количеством клена или вяза в первом ярусе и подросте. В таких местах малакофауна обогащается сравнительно теплолюбивыми видами: *Ruthenica filograna*, *Vitrea crystallina*, *Euomphalia strigella*, а также *Cochlicopa lubricella*. Появление последнего вида обусловлено большей дренированностью возвышенных участков микро-рельефа, остальных видов — более теплым микроклиматом биотопов на склонах холмов.

Если таволговые сероольшаники в половодье надолго затопливаются, то их малакофауна резко обедняется. Иногда остается только *Succinea putris*.

В сероольшаниках разнотравных обитает до 32 видов, а сероольшаники широкотравные относятся к ассоциациям, имеющим самую разнообразную малакофауну. В них встречается до 35 видов.

В сероольшаниках, расположенных на высоких склонах, малакофауна различна. Внизу склонов появляются гигробионтные *Carychium minimum*, *Vallonia pulchella*, *Zonitoides nitidus*, *Deroceras laeve*, а в траве у самой воды могут жить *Oxyloma sarsi*, *O. elegans*. Вверху склона фауна обедняется, исчезают *Limax tenellus*, *Vitrea crystallina*, *Deroceras laeve*, *Vertigo substriata*, *Clausilia pumila*, *C. cruciata*, *Punctum rugmaeum*, *Ruthenica filograna*, *Aegopinella pura*, но появляется *Cochlicopa lubricella*.

Особым разнообразием отличается фауна широкотравных ольшаников по долине Волги, ее притоков и в оврагах Ржевско-Старицкого Поволжья. Здесь в массе обитают: *Laciniaria plicata*, *Iphigena plicatula*, *Trichia hispida*, местами также *Epa obscura*, изредка *Arion fasciatus*, *Acanthinula aculeata*, а в глубине оврагов *Laciniaria cana*, *Limax cinereoniger*, *Lehmannia marginata*.

В одном из широкотравных сероольшаников в долине

р. Мды был обнаружен *Arion circumscriptus*, а на склоне по р. Большой Коше — *Asicula polita* (Шиков, 1971, 1974).

**Антропогенные сероольшаники** возникают на месте сведенных как первичных, так и вторичных хвойных и лиственных лесов. Нередко серая ольха разрастается на залежных землях.

Наиболее бедной фауной характеризуются ольшаники на залежных землях вдали от других лесов и долин рек и ручьев. В них порой обитает только *Arion subfuscus*, хотя хорошо развитый травяной покров в сочетании с умеренным увлажнением вполне пригоден для поселения многих других видов. Ненасыщенность малакофауны объясняется трудностями для расселения моллюсков. В аналогичных сероольшаниках на заброшенных среди лесов нивах фауна мягкотелых богаче и представлена видами, живущими в окрестных лесах.

В сероольшаниках на месте лесов или кустарников обитают моллюски исходных фитоценозов.

**Черноольшаники природные.** Ассоциации с преобладанием черной ольхи формируются на плохо дренированных почвах. Наибольшее распространение имеют черноольшаники редкотравные (*Alnetum pauciterbosum*). Они имеют бугристый микро-рельеф и затопляются только весной и во время длительных дождей. Их малакофауна включает как мезобионтные виды, живущие на буграх, так и гигробионтные, придерживающиеся понижений микро-рельефа.

Черноольшаники болотистые (*Alnetum uliginosum*) формируются на торфяниках. В них между кочек и бугров все лето стоит вода, наземных моллюсков меньше. На севере Валдайской возвышенности в одной из таких ассоциаций обнаружен *Vertigo lilljeborgi*.

**Ивняки природные на речных аллювиальных отложениях** распространены повсеместно. Их малакоценозы различны, что определяется особенностями гидрологического режима рек, интенсивностью отложения аллювия, характером травостоя и подстилки ивняков.

В ивняках, затопливаемых водой на длительное время, трав мало — под кустами на песке рассеяны дерновинки злаков и осок. Малакофауна таких мест бедна и представлена обычно лишь янтарками *Succinea putris*, *Oxyloma sarsi*, реже — *O. elegans*. Иногда моллюсков может и совсем не быть.

В ивняках, затопливаемых на короткий срок, травостой богаче и подстилка хорошо выражена. Такие ивняки имеют

наибольшее распространение. В них живет до 26 видов слизней и улиток. Иногда среди зарослей ив поднимается пышное крупнотравье: дудник, таволга вязолистная, ежа сборная и т. п. В таких местах могут поселиться также *Bradybaena fruticum* и *Euomphalia strigella*.

**Болотистые природные ивняки по берегам озер и болот** произрастают на низких, топких, часто заливаемых берегах. Если ивы растут прямо в воде, то на сырых, покрытых внизу зелеными мхами, а сверху лишайниками и налетом водорослей стволах ив встречаются только янтарки *Succinea putris*, *Oxyloma sarsi*, *O. elegans*, изредка — *Succinea oblonga*. Их поселения здесь временные, так как в таких условиях животные не могут ни размножаться, ни зимовать.

В ивняках, затапливаемых лишь на короткое время, на торфянистой почве среди сырой опавшей листвы и редких трав живет до 14 видов наземных мягкотелых. Кроме янтарок, здесь встречаются: *Carychium minimum*, *Cochlicopa nitens*, *C. lubrica*, *Columella*, *columella*, *Vallonia pulchella*, *Vertigo pygmaea*, *Punctum pygmaeum*, *Zonitoides nitidus*, *Euconulus fulvus*, *Deroceras laeve*, *Pseudotrichia rubiginosa*.

**Антропогенные ивняки** распространены во всех районах, но занимают небольшие площади. Чаще всего они разрастаются на месте осушенных болот или на участках заброшенных торфоразработок. Моллюсков в ивняках подчас много, но разнообразие фауны низкое. Обычно обитают *Succinea putris*, *Cochlicopa nitens*, *C. lubrica*, *Zonitoides nitidus*. В биотопах, связанных с речными долинами или ельниками сложными, нередко расселяется *Bradybaena fruticum*.

**Черемушники** всегда вторичны. Они занимают небольшие площади и разрастаются на месте каких-либо лесов с большим участием широколиственных пород. В долинах рек и в оврагах черемушники, как правило, являются производными сероольшаников широколиственных, ельников логов, а в низинах — дубрав ясеневых. Этому соответствуют их травостой и малакофауна.

Особенно интересны черемушники на севере изучаемой территории. Здесь нередко в зарослях черемухи с примесью ольхи серой и осины встречаются *Vertigo substriata* и *Euomphalia strigella*. На фоне сероольшаников в долинах рек северные черемушники часто выделяются более разнообразной малакофауной.

**Широколиственные природные леса.** На исследуемой территории широколиственные леса встречаются

редко и занимают небольшие площади. Наибольшее распространение они имели в атлантический период, но и тогда не господствовали. Позднее широколиственные и елово-широколиственные леса вытеснялись таежными. Этот процесс продолжается и сейчас, однако малая доля широколиственных лесов в современном растительном покрове объясняется еще и тем, что их интенсивно истреблял человек.

**Дубравы** почти все вырублены. Лучше других сохранились крушиновые дубравы (*Quercetum ghampiosum*), произрастающие только в обширной пойме оз. Ильмень. В половодья они на долгий срок затапливаются, чем и обусловлено малое видовое разнообразие их малакофауны. Во всех пяти обследованных здесь лесах зарегистрировано только 7 видов.

Наиболее широко распространенные в прошлом дубравы лециновые (*Q. coryolosum*) сейчас редки. (Обследовано 4 в трех районах). Это довольно сухие леса. Их населяет 15 видов слизней и улиток. В лощинах, вблизи ручьев, где к дубам примешиваются осины и более влажно, малакофауна обогащается. Появляются *Carychium minimum*, *Columella columella*, *Vallonia costata*, *Acanthinulla aculeata*, *Ruthenica filigrana*, *Cochlodina laminata*, *Clausilia cruciata*, *Iphigena plicatula*, *Nesovitrea petronella*, *Aegopinella pura*, *Vitrina pellucida*. Особенно богата малакофауна на краях дубрав, где они переходят в елово-широколиственные леса. В условиях равнинного рельефа здесь обычно формируются ельники дубовые, мало отличающиеся от дубра по малакофауне. При понижении местности и к краю дубравы, переход к ельнику более резкий. В таких местах в узкой полосе смешивается фауна и флора дубравы и ельника. Возникает даже что-то особенное. В первом ярусе древостоя наряду с елью растут дуб, липа и вяз. Малакофауна включает в себя как фауну дубрав, так и виды, живущие в пограничном ельнике. Микроклиматические условия этих стадий оказываются благоприятными для обитания некоторых редких видов. Так, только в таких местах была обнаружена на Западновинской низине *Clausilia dubia*.

Самая разнообразная малакофауна в ясеневых дубравах (*Q. fraxinosum*). В дубраве у д. Войбудицкая Вышневолоцкого района обитал (уникальная дубрава вырублена в 1976 г.) 21 вид. Впрочем, в ясеневой дубраве на севере Новгородской области (Любытинский район окрестности д. Федосино) малакофауна намного беднее. Однако, на наш взгляд, это объясняется тем, что ассоциация находится здесь

на северо-восточной границе своего ареала (более северо-восточных ясеневых дубрав не обнаружено), и экстремальные климатические условия обусловили бедный видовой состав фауны моллюсков.

Всего шестью видами представлен малакоценоз единственной обследованной орляковой дубравы (*Q. pteridiosum*) в Старорусском районе. Дубрава интересна сочетанием обитающих в ней в большом числе лесных слизней *Limax tenellus* и *Agion subfuscus* с луговыми слизнями *Deroceras agreste*. К сожалению, по одной дубраве нельзя судить о малакофауне всех подобных дубрав, тем более, что *D. agreste* мог заселить ее вторично, так как дубрава небольшая. Кроме слизней в дубраве живут *Cochlicopa lubrica*, *Bradybaena fruticum*, *Perforatella bidentata*.

Особенностью дубравных лесов Приильменской низменности является отсутствие многих видов моллюсков, обычно обитающих в широколиственных и елово-широколиственных лесах и, прежде всего, клаузилиид. Это объясняется историческими причинами, которые помешали расселению клаузилиид в центральном и северном Приильменье.

Четыре **кленово-ясенево-вязовых ассоциации** обнаружены автором только в оврагах среди дубрав на Валдайской гряде. Это тенистые овраги. В первом ярусе произрастают клен, ясень и вяз с небольшой примесью осин и дуба. В густом подлеске и подросте — клен, вяз, липа, ясень, лещина, черемуха, бересклет бородавчатый, жимолость обыкновенная, яблоня и волчье лыко. Травостой густой, высокий и очень разнообразный. Доминируют широколиственные травы. Малакофауна отличается исключительным разнообразием. Обитает 32 вида.

**Вязовые леса** редки. Они встречаются как в долинах рек, так и в оврагах среди хвойных лесов и дубрав. Вязовники по речным долинам сохранились в Новгородской области по р. Прикше и в Старицком районе Калининской области по долинам рек Волги и Липенки. (Обследовано всего пять вязовых рощ).

В первом ярусе вязовников по р. Прикше в районе Шереховичских высот произрастают вязы с единичными кленами и липами. В подлеске бересклет бородавчатый, жимолость обыкновенная, крушина, лещина, ольха серая, осина, черемуха. Травяной покров высокий, разнообразный со многими видами широколиственных лесов. Малакофауна насчитывает 19 видов.

Вязовники Старицкого района более сухие. В них, по сравнению с вышеописанными, отсутствуют *Iphigena latestriata borealis*, *I. plicatula*, *Aegopinella pura*, но зато обитают *Clausilia pumila*, *Laciniaria cana*, *Nesovitrea petronella*, *Arion fasciatus*, *Euomphalia strigella*.

Малакофауна вязовников, не связанных с речными долинами, может сильно варьировать, насчитывая от 14 до 23 видов (обследовано 7 оврагов в 3 районах).

В оврагах среди еловых и сосновых лесов Демянского района обитает 17 видов слизней и улиток. В оврагах среди дубрав живет уже 23 вида моллюсков. Наиболее бедна малакофауна вязовников среди сосновых лесов в оврагах, выходящих к озерам. В них часто совсем нет мягкотелых — спутников широколиственных лесов. Малакоценоз по сути не отличается от фауны моллюсков сероольшаников. Это объясняется тем, что для многих видов слизней и улиток распространение через сосновые леса невозможно, а перенос наземных моллюсков водами озер очень ограничен. Поэтому и населены такие вязовники только мягкотелыми, расселяющимися вместе с сероольшаниками по долинам рек и берегам озер.

Особняком среди широколиственных лесов стоят **пойменные смешанно-широколиственные леса** по рекам Туросна, Тросна, Мглайка и Межа на Западнодвинской низине. Они характеризуются наличием в первом ярусе дуба, вяза, липы, ели, ясеня, клена и ольхи черной.

Автором пойменные смешанно-широколиственные леса обследованы по р. Туросне на протяжении 5 км. В них обитает 23 вида моллюсков. Видовое разнообразие большое, но меньше, чем в примыкающих к этим лесам ельникам сложных. Несмотря на заросли широколиственных трав, влажный микроклимат и другие благоприятные условия для мягкотелых в пойменных смешанно-широколиственных лесах по сравнению с окружающими ельниками отсутствуют *Vertigo substriata*, *V. pusilla*, *Acanthinula aculeata*, *Laciniaria cana*, *Cochlodina orthostoma*. *Limax cinereoniger* и *L. tenellus* встречаются спорадически и в очень небольшом числе. Все это объясняется неблагоприятным воздействием половодий.

**Широколиственные леса и кустарники антропогенные.** После сплошных рубок сложных ельников ютившиеся в подлеске липы, клены, вязы, ясени иногда выходят в первый ярус. Образуются **вторичные широколиственные леса.** Их площадь в целом мала. Ассоциации с



господством липы в первом ярусе формируются на вырубках ельников липово-широколистных и липово-разнотравных. Кленовые и вязовые фитоценозы возникают на месте ельников липово-разнотравных, в подлеске которых господствовали соответственно клены и вязы. После замены в первом ярусе ели на липу, клен или вяз травяной покров и подлесок остаются прежними. Малакофауна этих лесов также вполне соответствует фауне наземных моллюсков исходных ельников.

**Заросли орешника-лещины** — единственный вариант широколиственных кустарников на изучаемой территории. Они всегда антропогенные и происходят от разных лесов. Лещинники могут быть дериватами дубрав орешниковых, ельников-логов широколиственных, ельников сложных и других природных ассоциаций, имеющих большое количество орешника в подлеске.

Малакофауна орешников на месте дубрав обеднена. Это объясняется тем, что после вырубания дуба биогеоценоз становится более сухим. Из наземных моллюсков иногда остаются только *Arion subfuscus* и *Cochlicopa lubrica*. Вторично в орешники часто проникает *Deroceras agreste*. В пониженных и более влажных местах могут сохраняться от исходного малакоценоза также *Succinea oblonga*, *Vallonia costata*, *Punctum rugmaeum*, *Euconulus fulvus*, *Vittrina pellucida*, *Nesovitrea hammonis*, *Bradybaena fruticum*, *Perforatella bidentata*.

В лещинниках на месте ельников произрастает большое число различных кустарников, а также молодые липы, клены и ясени. Травяной покров также сохраняет большое разнообразие. В результате условия для жизни мягкотелых остаются благоприятными и малакоценозы исходных ельников не меняются.

Заросли полуводных полупогруженных растений. Естественные ценозы полупогруженной растительности встречаются на водоемах всюду. Нередко они занимают обширные площади в прибрежной мелководной зоне рек и озер. Наиболее часто встречаются и занимают самые большие площади заросли тростника (*Phragmites communis*). Также очень обычны, но занимают небольшие площади, заросли рогоза широколистного и узколистного (*Typha latifolia et angustifolia*), айра (*Acorus calamus*), ситника развесистого (*Juncus effusus*), камыша озерного (*Scirpus lacustris*), стрелолеста (*Sagittaria sagittifolia*) ситняка болотного (*Heleocharis palustris*) и других трав. К этой же группе

ценозов можно отнести заросли желтой кубышки (*Nuphar luteum*), белой кувшинки (*Nymphaea alba*), а также изредка встречающиеся на озерах Западнодвинской низины заросли водяного ореха (*Typha patans*).

Для всех ценозов полуводной растительности характерно ежегодное полное отмирание поздней осенью, а весной во время ледохода уничтожение всей надводной массы. Зимовать на торчащих из льда растениях моллюски не могут. Это обстоятельство не позволяет ни одному из видов наземных мягкотелых образовывать на растущих в воде травах популяции. Все их поселения в зарослях водной и полуводной растительности временные. Они возникают в половодье, пополняются летом заносимыми водой моллюсками и гибнут поздней осенью от морозов.

Малакофауна зарослей полупогруженных растений однообразна. Здесь обитают только янтарки. Наиболее обычна *Succinea putris*, реже встречаются *Oxyloma sarsi* и *O. elegans*. На листьях растущих в заводях кувшинок и кубышек моллюсков нет.

Примечательно, что в зарослях полупогруженных растений на реках наземные мягкотелые присутствуют всегда, на крупных озерах — изредка, на мелких — почти никогда. Это объясняется тем, что на реках они постоянно заносятся на растения текущей водой. На больших озерах в ветреную погоду возникает довольно сильное волнение и движение водных масс. Оно и заносит упавших в воду у берега янтарок в заросли тростника, камыша и других растений. На малых озерах, где перемещения водных масс не столь значительны, моллюски на растущие в некотором отдалении от берега растения уже не попадают.

**З а к л ю ч е н и е.** Вышеизложенное показывает, что каждый первичный фитоценоз характеризуется вполне определенной фауной наземных моллюсков. Связь наземных моллюсков с определенными растительными ассоциациями прослеживается всюду. Особенно бросается в глаза приуроченность большой группы видов к неморальному комплексу растений.

Влажные широколиственные и елово-широколиственные леса имеют наиболее богатую малакофауну, включающую многие теплолюбивые и гигробионтные виды нашей фауны. Это определяется многоярусной структурой таких лесов. Широколиственный подлесок и подрост создают влажный микроклимат в нижнем ярусе, что особенно благоприятно для

обитания древесно-подстилочных видов (Шиков, 1980). Именно в таких первичных лесах эта группа моллюсков представлена наиболее полно.

При вырубании первичных еловых и широколиственных лесов и при возникновении на их месте лесов мелколиственных основное ядро малакофауны исходных лесов сохраняется (Шиков, 1979а). Длительное сохранение малакоценозов при смене главных лесообразующих пород не свидетельствует об отсутствии или слабых связях моллюсков с фитоценозами. Это лишь результат приспособления наземных мягкотелых к переживанию неблагоприятных условий во время естественно происходящих в природе сукцессий, например, после лесных пожаров.

Велика для наземных моллюсков роль растительности в качестве фактора, создающего для них экологические ниши. Например, существование и распространение большинства подстилочных и древесно-подстилочных видов во многом определяется толщиной и качеством подстилки, а также общим характером травяного покрова. Во всех случаях распространение моллюсков связано с вполне определенными фитоценозами.

Связи моллюсков с растительностью глубоко переплетены с другими факторами среды. Часто, наблюдая связь моллюска с определенной растительной ассоциацией, трудно установить, на чем эта связь основана. Все факторы взаимосвязаны, а растения часто служат лишь индикаторами условий, необходимых моллюскам.

Север Валдайской возвышенности и прилегающих к ней низменностей лежит в зоне южной тайги, а центральная и южная часть — в зоне европейских смешанных и широколиственных лесов. Резкой границы между зонами нет. В полосе шириной до 250 км таежные леса соседствуют с типично смешанными и широколиственными. К югу из этой мозаики лесов постепенно исчезают таежные леса, а к северу — смешанные и широколиственные.

Все ассоциации природных, первичных лесов и кустарников, рассмотренные в данной работе и ранее (Шиков, 1981), можно разделить на две группы. Первую группу составляют леса, флористически имеющие северный, нередко таежный облик: все боры и ельники зеленомошные, долгомошные и сфагновые, субори, боры беломошники, кроме бора келериевого, ельники папоротниковые, таволговые, березняки, ивняки, черноольшаники и сероольшаники таволговые. Во вторую

группу входят все широколиственные леса, все ельники сложные и боры травяные, бор келериевый, ельник-лог широколиственный и сероольшаники широколиственные.

Сравнивая малакофауну лесов обеих групп, можно выделить 28 видов, типичных для широколиственных и хвойно-широколиственных лесов (табл. 1). Ареалы всех видов группы расчленены. Местами сохранились лишь отдельные популяции. Это соответствует современному состоянию широколиственных и хвойно-широколиственных лесов Калининской и Новгородской областей. В основном эта группа представлена теплолюбивыми видами, которые можно рассматривать как реликты атлантического периода. Кроме входящих сюда видов, малакофауна широколиственных и хвойно-широколиственных лесов включает в себя все виды южно-таежных и первичных мелколиственных лесов и болот.

Наземных мягкотелых южно-таежных и первичных мелколиственных лесов, кустарников и болот 30 видов. Группа представлена в основном моллюсками, широко распространенными на исследуемой территории. Их распространение объясняется, с одной стороны, господством в настоящее время южно-таежных и первичных мелколиственных лесов, а с другой — холодостойкостью населяющих их слизней и улиток.

Особо следует сказать о сероольшаниках разнотравных и ельниках-логох. Флористически они должны быть причислены к лесам северного облика, к первой группе, но их малакофауны, как правило, включают ряд видов типичных для ассоциаций елово-широколиственных и широколиственных лесов. Объяснением этому служит, на наш взгляд, историческое прошлое сероольшаников разнотравных и ельников-логов. В настоящее время они лишь в южной и западной частях исследуемого региона постепенно замещаются аналогичными ассоциациями сероольшаников широколиственных и ельников-логов широколиственных, которые отличаются большим участием неморальной флоры среди трав и кустарников. В прошлом, в атлантический период, когда климат был более благоприятным для дубравных видов, сероольшаников разнотравных и ельников-логов на исследуемой территории, видимо, было мало. Их заменяли широколиственные и широколиственные ассоциации. Позднее с изменением климата широколиственная неморальная флора в них почти исчезла, ассоциации приняли северный облик, но часть моллюсков, характерных для прежних лесов, сохранилась благодаря осо-

бенностям микроклимата склонов речных долин и оврагов, в которых произрастают эти сероольшаники и ельники.

#### ЛИТЕРАТУРА

*Шиков Е. В.* Наземные моллюски Калининской области как потенциальные промежуточные хозяева гельминтов. — Уч. зап./Калининский гос. пед-инт, 1971, т. 89.

*Шиков Е. В.* *Asicula polita* (Hartmann, 1840) в центре Русской равнины. — В кн.: Вопросы экологии животных. Калинин, 1974.

*Шиков Е. В.* О расселении наземных моллюсков во время половодий. — Зоол. журн., 1977, т. 56, № 3.

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

*Шиков Е. В.* Наземная малакофауна природных и антропогенных лесов и лугов Валдайской возвышенности и прилегающих низменностей. — В кн.: Моллюски, основные результаты их изучения. Л., 1979 б.

*Шиков Е. В.* Фауна наземных моллюсков населенных пунктов Валдайской возвышенности и сопредельных территорий. — Зоол. журн., 1979 в, т. 58, № 7.

*Шиков Е. В.* Использование наземными моллюсками почвы, травяного покрова и древесно-кустарникового ярусов в биогеоценозах центра Русской равнины. — В кн.: Фауна Нечерноземья, ее охрана, воспроизведение и использование. Калинин, 1980.

*Шиков Е. В.* Моллюски хвойных лесов Валдайской возвышенности и сопредельных территорий. — В кн.: Фауна Верхневолжья, ее охрана и использование. Калинин, 1981.