

Изначальный русский текст статьи:

Gural-Sverlova N. V., Gural R. I. Polymorphism of the introduced snail *Cerpea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae) from two distant parts of Eastern Europe: accidental similarity or regularity? // Zoodiversity. – 2021. – Vol. 55, No. 5. – P. 369-380.

УДК 594.38 (4-015)

ПОЛИМОРФИЗМ ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ УЛИТКИ *CERPEA NEMORALIS* (GASTROPODA, HELICIDAE) В ДВУХ УДАЛЕННЫХ РЕГИОНАХ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ: СЛУЧАЙНОЕ СХОДСТВО ИЛИ ЗАКОНОМЕРНОСТЬ?

Н. В. Гураль-Сверлова*, Р. И. Гураль,

Государственный природоведческий музей НАН Украины, Львов

ул. Театральная, 18, Львов, 79008 Украина

E-mail: sverlova@pip-mollusca.org

**Автор для переписки*

Полиморфизм интродуцированной улитки *Cerpea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae) в двух удаленных регионах Восточной Европы: случайное сходство или закономерность? Гураль-Сверлова, Н. В., Гураль, Р. И. – Проанализирована окраска раковин в интродуцированных популяциях *Cerpea nemoralis* с запада Украины (Ивано-Франковская, Львовская и Тернопольская области) и из Московской области России, в целом почти 6 тысяч экземпляров с 32 участков. В выборках из Московской области, в среднем, было вдвое меньше желтых раковин и в 4 раза больше розовых центрально-полосых раковин. Других статистически значимых отличий выявлено не было. Как и на других территориях Восточной Европы, в обоих сравниваемых регионах часто отсутствовали или были представлены немногочисленными особями желтые бесполосые и коричневые раковины, полностью (запад Украины) или почти полностью (Московская область) отсутствовали коричневые полосатые раковины, что может быть связано с эффектом основателя. Анализ литературных данных показал, что в интродуцированных популяциях *C. nemoralis* из Европы и США часто наблюдается отчетливо

выраженное доминирование одного или двух из 4-х светлых фенотипов: желтый бесполосый, желтый центрально-полосый, розовый бесполосый, розовый центрально-полосый. Суммарная частота встречаемости этих фенотипов в интродуцированных популяциях часто оказывается выше, чем ее усредненные значения, рассчитанные для различных частей природного ареала. Обсуждается возможная связь обнаруженной закономерности и климатической селекции.

Ключевые слова: наземные моллюски, лесная цепея, фенетическая структура, климатическая селекция, Западная Украина, Московская область, Европейская часть России.

Введение

C. nemoralis – один из наиболее известных видов европейских наземных моллюсков, окрасочному полиморфизму раковин которого посвящено большое количество специальных публикаций. Благодаря многолетним исследованиям в Англии, Франции, Германии и других европейских странах уже во второй половине XX в. было доказано, что фенетическая структура популяций этого вида представляет собой результат сложного взаимодействия факторов селективной и неселективной (стохастической) природы (Jones et al., 1977). Воздействие как тех, так и других теоретически может усиливаться в интродуцированных популяциях *C. nemoralis* (Sverlova, 2007) и родственного вида *Cepaea hortensis* (O.F. Müller, 1774) (Gural-Sverlova, Gural, 2018), обитающих на значительном удалении от основной части их современных ареалов. С одной стороны, изначальное ограничение генетического и фенетического разнообразия, вызванное ограниченным количеством особей-основателей и возможным случайным исчезновением некоторых признаков на начальных этапах интродукции, не может быть возмещено миграцией, а только повторным завозом моллюсков людьми из основной части ареала или других интродуцированных популяций.

С другой стороны, интродуцированные колонии часто бывают вынуждены приспосабливаться к не типичным для вида климатическим условиям, что может усиливать влияние климатической селекции на их своеобразную фенетическую структуру, вначале определяемую эффектом основателя. Таким образом, фенетическую структуру каждой интродуцированной популяции *C. nemoralis* можно рассматривать как результат микроэволюционного эксперимента, началом которого служит целенаправленная интродукция (Egorov, 2018; Howe, 1898) или

непреднамеренный перенос моллюсков, например, вместе с декоративными растениями (Alexander, 1952; Bąkowski, 1880).

В последнее время появляется все больше сообщений не только о находках *C. nemoralis*, но и об окрасочном полиморфизме раковин этого вида в Украине (Gural-Sverlova et al., 2020), Беларуси (Kolesnik & Kruglova, 2016; Ostrovsky & Prokofieva, 2017) и в Европейской части России (Gural-Sverlova & Egorov, 2021; Mukhanov & Lisitsyn, 2018; Sverlova, 2007); значительный массив данных по этому вопросу накоплен в лаборатории малакологии Государственного природоведческого музея НАН Украины в г. Львове (далее в тексте – SMNH NANU). Это позволяет провести предварительное сравнение количественных данных из разных частей Восточной Европы как между собой, так и с аналогичными данными для других частей современного ареала *C. nemoralis*, значительно расширенного благодаря антропохории, что и стало основной целью этой публикации.

Материал и методы

В статье использованы данные об окраске раковины у почти 6 тыс. особей *C. nemoralis*, собранных в Московской области России (с 2006 по 2020 гг.) и в трех административных областях на западе Украины (в 2019-2020 гг.). Все выборки из Московской области и часть материалов из Западной Украины хранятся в малакологическом фонде SMNH NANU. Места сборов описаны ниже, при этом они расположены в алфавитной и цифровой последовательности их кодов.

IF-1: Украина, Ивано-Франковская область, г. Ивано-Франковск, ул. Галицкая, 48°56'49.6"N 24°41'48.2"E, 2019 г.

IF-2: Ивано-Франковская область, Тисменицкий р-н, с. Угринов, ул. Полевая, между 48°57'25.3"N 24°41'26.1"E и 48°57'28.3"N 24°41'25.4"E, 2019 г.

IF-3: Ивано-Франковская область, Богородчанский р-н, пгт Богородчаны, ул. Т.Шевченко, между 48°48'39.6"N 24°32'29.1"E и 48°48'46.3"N 24°32'35.2"E, 2019 г.

IF-4: там же, противоположная сторона ул. Т.Шевченко, 48°48'46.9"N 24°32'34.3"E, 2019 г.

L-1: Украина, Львовская обл., г. Львов, ул. Городецкая возле выезда на кольцевую автомобильную дорогу, между 49°49'14.7"N 23°54'56.6"E и 49°49'17.0"N 23°55'09.6"E, 2020 г.

L-2: там же, ул. Любинская, возле старого терминала аэропорта, 49°48'59.5"N 23°57'19.6"E, 2020 г.

L-3: там же, ул. Любинская, на бывшей территории воинской части, 49°49'08.5"N 23°57'36.0"E, 2020 г.

L-4: там же, ул. Сигнивка, 49°49' 31.4"N 23°57'27.9"E, 2020 г.

L-5: там же, ул. Лютнева, 49°49'33.0"N 23°57'43.1"E, 2020 г.

L-6: там же, возле пересечения ул. Городецкая с ул. И.Багряного и ул. Ровная, между 49°49'48.4"N 23°58'35.2"E и 49°49'54.9"N 23°58'33.8"E, 2020 г.

L-7: там же, возле пересечения ул. Генерала Чупрынки с ул. О.Маковея и ул. Л.Цегельского, между 49°49'21.5"N 24°00'00.1"E и 49°49'18.5"N 24°00'02.8"E, 2020 г.

L-8: там же, ул. Червоная, между 49°49'25.3"N 24°00'24.6"E и 49°49'30.9"N 24°00'25.0"E, 2020 г.

L-9: там же, ул. Д.Витовского, между 49°49'47.1"N 24°01'35.8"E и 49°49'48.8"N 24°01'32.5"E, 2020 г.

L-10: там же, ул. Каличья Гора, между 49°50'05.4"N 24°01'37.6"E и 49°50'07.7"N 24°01'33.6"E, 2019-2020 гг.

L-11: там же, ул. В.Гнатюка, 49°50'29.8"N 24°01'21.0"E, 2020 г.

L-12: там же, между ул. Зеленая и ул. Крымская, между 49°49'28.6"N 24°02'41.0"E и 49°49'27.8"N 24°02'56.9"E, 2019-2020 гг.

L-13: там же, ул. И.Чмолы возле бывшего садового центра, между 49°48'52.1"N 24°01'30.2"E и 49°48'52.6"N 24°01'12.6"E, 2019-2020 гг.

L-14: там же, ул. Хуторивка, пустырь рядом с садовым центром, между 49°47'58.8"N 24°02'07.4"E и 49°47'58.9"N 24°02'02.6"E, 2020 г.

L-15: Львовская область, Пустомытовский р-н, с. Зубра, пустырь между 49°46'42.7"N 24°03'08.4"E и 49°46'43.4"N 24°03'01.4"E, 2019-2020 гг.

М-1: Россия, Московская обл., Северный административный округ, Лианозовский лесопарк, координаты основного места сбора 55°54'06.0"N 37°34'22.2"E, 2015-2018 гг.

М-2: там же, Юго-Западный административный округ, р-н Котловка, 55°39'57.6"N 37°35'48.6"E и между 55°40'03.0"N 37°35'58.2"E и 55°40'05.4"N 37°36'03.0"E, 2016 г.

М-3: Дмитровский р-н, г. Дмитров, ул. Почтовая (56°20'26.4"N 37°30'58.2"E) и Профессиональная (56°20'49.8"N 37°31'05.4"E), 2014-2017 гг.;

М-4: Московская обл., г. Долгопрудный, возле садового центра «Медра», 55°56'30.6"N 37°32'06.6"E, 2017 г.

М-5: там же, микрорайон Шереметьевский, на углу ул. Первомайская и Комарова, 55°59'33.6"N 37°29'35.4"E, 2017, 2019 гг.

М-6: Московская обл., возле г. Лобня, пилонама в лесу, 55°59'37.8"N 37°25'50.4"E, 2018-2020 г.

М-7: Московская обл., Люберецкий р-н, пгт Малаховка, ул. Кирова (55°38'33.6"N 37°59'52.8"E) и Февральская (55°38'34.2"N 37°59'39.6"E), 2015-2017 гг.

М-8: Московская обл., Мытищинский р-н, г. Мытищи, между 55°53'37.2"N 37°42'12.6"E и 55°53'38.4"N 37°42'18.0"E, 2017 г.

М-9: Московская обл., Красногорский р-н, пгт Нахабино, ул. Панфилова, 5 участков между 55°50'16.2"N 37°10'46.2"E, 55°50'10.2"N 37°10'53.4"E, 55°50'05.4"N 37°10'40.8"E и 55°50.22"N, 37°10.57"E, обозначенные как №№ 1-4 и 7 в предыдущей публикации (Gural-Sverlova & Egorov, 2021: fig. 2), 2006, 2017-2018 гг.

М-10: там же, противоположная сторона ул. Панфилова, 2 участка между 55°50'13.2"N 37°10'34.2"E и 55°50'13.2"N 37°10'34.2"E, обозначенные как №№ 5 и 6 в предыдущей публикации (Gural-Sverlova & Egorov, 2021: fig. 2), 2017 г.

М-11: Московская обл., г. Пушкино, Парк Победы, 54°50'16.2"N 37°36'49.8"E, 2016 г.

М-12: Московская обл., Щелковский р-н, пгт Загорянский, ул. Зеленая (55°55'28.2"N 37°55'14.4"E), Кооперативная (55°55'32.4"N 37°55'00.0"E) и Ленина (55°55'28.8"N 37°54'56.4"E), 2016, 2018 гг.

Т-1: Украина, Тернопольская обл., Чертковский р-н, г. Чертков, ул. Железнодорожная, 49°01'32.1"N 25°47'34.9"E, 2020 г.

Более детальные описания и изображения части перечисленных выше участков были даны в предыдущих публикациях (Egorov, 2018; Gural-Sverlova, Egorov, 2021;

Gural-Sverlova et al., 2020). Большая часть выборок из Западной Украины была собрана лично авторами статьи. Остальные коллекторы указаны в разделе Благодарности.

Во Львовской и Ивано-Франковской областях, где *C. nemoralis* обычно обитает совместно с другим интродуцированным видом того же рода, *Cepaea hortensis* (O.F.Müller, 1774), учитывали только живых половозрелых улиток, реже – их пустые раковины с хорошо сохранившейся окраской. В остальных случаях для получения более репрезентативных выборок собирали также неполовозрелых особей с диаметром раковины не менее 1 см.

Для каждой раковины был определен фоновый цвет, обозначенный как «У» (желтый, в эту группу были включены также относительно немногочисленные белые раковины), «Р» (розовый) или «В» (коричневый), а также тип полосатости:

- 1) бесполосые раковины – совсем без полос, изредка с 1-2 неясными полосами (модификации);
- 2) среднеполосые – аналогично для раковин с одной центральной полосой;
- 3) трехполосые – различные фенотипы с тремя нижними полосами, изредка – со следами одной или обеих верхних полос;
- 4) пятиполосые – группа фенотипов с 5 дискретными или слившимися полосами, изредка – с отсутствием одной полосы.

Для выборок, содержащих не менее 40 экземпляров, были рассчитаны частоты следующих наследуемых признаков (Murray, 1975):

- 1) различный фоновый цвет раковины (желтый, розовый или коричневый);
- 2) полное отсутствие полос на раковине;
- 3) отсутствие всех полос, кроме центральной, на полосатых раковинах;
- 4) отсутствие двух верхних полос на многополосых раковинах.

Также рассчитывали частоты групп фенотипов, выделяемых по сочетанию фонового цвета и типа полосатости.

Результаты

На всех исследованных участках был зарегистрирован полиморфизм по типу опоясности раковин, и почти на всех участках, кроме М-5 – по их фоновому цвету (табл. 1). Однако коричневые раковины чаще отсутствовали, а в остальных случаях они были почти исключительно бесполосыми. Среди основных типов опоясности раковин (бесполосые, центрально-полосые, трехполосые и пятиполосые) в выборках

чаще всего отсутствовали раковины с тремя нижними полосами: на 42% исследованных участков в Московской области и на 45% участков на западе Украины.

Почти на всех участках все полосатые раковины имели темные, равномерно пигментированные полосы. Во Львове были обнаружены единичные особи с депигментированными (гиалозонатными) или светло окрашенными полосами. Взрослые особи такой окраски имели также не типично светлые для *C. nemoralis* края устья – от розоватых до белых. Наиболее оригинальной в этом отношении оказалась единственная выборка из Тернопольской области, в которой около 26% полосатых раковин имели неравномерно пигментированные полосы, с чередованием более светлых и более темных участков, что в ряде случаев создавало впечатление пятнистых полос. Среди желтых полосатых раковин таких экземпляров было еще больше – около 41%. Раковина с похожими «пятнистыми» полосами изображена у Richards et al. (2013).

В Московской области более высокие средние частоты в выборках (табл. 2) имели, в порядке убывания, розовые центрально-полосые, розовые бесполосые, розовые пятиполосые, коричневые бесполосые и желтые пятиполосые раковины. На западе Украины этот порядок немного изменялся (розовые бесполосые, желтые пятиполосые, желтые центрально-полосые, розовые пятиполосые), в основном из-за большего количества желтых и меньшего – розовых центрально-полосых раковин (см. ниже).

В обеих сравниваемых частях Восточной Европы частоты как групп фенотипов, так и отдельных фенотипических признаков (табл. 2) сильно варьировали между участками. Статистически достоверные отличия между западом Украины и Московской областью удалось выявить только для средних частот желтых раковин и розовых центрально-полосых раковин. В выборках *C. nemoralis* из Московской области, в среднем, вдвое реже встречались желтые раковины, зато средняя частота розовых центрально-полосых раковин была в четыре раза выше.

Обсуждение

Как мы уже упоминали в предыдущих публикациях (Gural-Sverlova & Egorov, 2021; Gural-Sverlova et al., 2020), в сравниваемых нами регионах, как и в других частях Восточной Европы (Kolesnik & Kruglova, 2016; Mukhanov & Lisitsyn, 2018; Ostrovsky & Prokofieva, 2017), фенетическая структура *C. nemoralis* демонстрирует

ряд общих черт, которые можно интерпретировать как случайный результат переноса относительно небольшого количества особей (улиток и/или кладок яиц) и изначального ограничения генетического и фенетического разнообразия. Это приводит к наиболее частому отсутствию в интродуцированных популяциях тех признаков, фенотипов или групп фенотипов, которые относительно редко или локально встречаются и природном ареале, например, светлая губа, бесцветные (гиалозонатные), светло окрашенные или «пятнистые» полосы, полосатые раковины с коричневым фоновым цветом.

Из более обычных для *C. nemoralis* фенотипов, которые могут достигать довольно высоких частот в отдельных частях природного ареала или в определенных типах местообитаний, в интродуцированных восточноевропейских популяциях часто отсутствуют или очень редко встречаются коричневые бесполосые и желтые бесполосые раковины, хотя в отдельных случаях они могут даже доминировать. Среди основных типов опоясанности раковин в Восточной Европе, как и в природном ареале *C. nemoralis* (Schilder & Schilder, 1957: table 13; Sverlova, 2002: table 3), реже всего встречаются раковины с тремя нижними полосами.

Однако не все особенности изученных различными исследователями восточноевропейских популяций *C. nemoralis* могут быть объяснены такими стохастическими популяционно-генетическими факторами, как эффект основателя или дрейф генов. Ранее нами было высказано предположение, что приспособление интродуцированных популяций этого вида к обитанию в более континентальном климате Восточной Европы может приводить, во-первых, к увеличению доли светло окрашенных фенотипов, во-вторых, действовать как против наиболее темных (сильнее), так и против наиболее светлых (слабее) вариантов окраски раковин (Sverlova, 2007). Обе эти особенности прослеживаются также в интродуцированных популяциях родственного вида *C. hortensis*, демонстрирующих не только аномально высокую долю бесполосых раковин, еще более увеличившуюся в последнее время, но и четко выраженное преобладание среди них не самых светлых (белых), а желтых (Gural-Sverlova & Gural, 2018).

Для *C. nemoralis* обе упомянутые тенденции можно наглядно проиллюстрировать сравнением соотношения различных типов опоясанности среди раковин с различным фоновым цветом, собранных в Восточной Европе (наши данные) и в Англии (рис. 1), являющейся частью природного ареала и имеющей относительно прохладный, но мягкий морской климат со сглаженными

температурными колебаниями. При относительно похожем соотношении желтых, розовых и коричневых раковин в рассматриваемых совокупностях, как на западе Украины, так и в Московской области реже встречаются многополосые раковины среди розовых, а на западе Украины – также среди желтых раковин. Однако в обоих случаях снижение общей интенсивности окраски раковин происходит не за счет увеличения доли наиболее светлого фенотипа (желтый бесполосый, редкая встречаемость которого может быть обусловлена и случайными факторами, см. выше), а в более суровых для *C. nemoralis* климатических условиях Московской области – и не за счет желтых раковин с одной полосой (рис. 1). Преобладающим типом окраски в интродуцированных восточноевропейских популяциях *C. nemoralis* часто становится бесполосая розовая раковина (табл. 1, 3).

В литературе описан ряд фактов, указывающих на то, что более светлые фенотипы у *Seraea* являются более устойчивыми к воздействию не только экстремально высоких, но и низких температур, а также к резким колебаниям температуры окружающей среды (Arnason & Grant, 1976; Arnold, 1968; Lamotte, 1951, 1959). В частности, в большинстве северных маргинальных популяций *C. hortensis* преобладают улитки с полосатыми раковинами (Alexandrov & Sergievski, 1980; Arnason & Grant, 1976; Bengtson et al., 1979; Valovirta & Halkka, 1976 и др.). Однако в Исландии относительно низкая (в целом) частота бесполосых особей увеличивается в наиболее холодных местообитаниях (Arnason & Grant, 1976). А на севере Норвегии, где улитки вынуждены приспосабливаться к наиболее неблагоприятным климатическим условиям, доминируют бесполосые особи (Rost, 1952). Похожая картина была отмечена для *C. nemoralis* в Пиренеях, когда частоты более светлых – желтых и бесполосых (Arnold, 1968), бесполосых (Lamotte, 1951) – раковин уменьшались на средних высотах и снова увеличивались на больших высотах.

Это хорошо согласуется с физическими свойствами темно окрашенных раковин, которые должны не только быстрее нагреваться, но и быстрее остывать при резком падении температуры внешней среды (Arnason & Grant, 1976; Sverlova, 2004a). Поэтому было высказано предположение, что более светлые морфы могут получать селективное преимущество в условиях более континентального климата (Сверлова, 2007), а именно к таким условиям обычно и бывают вынуждены приспосабливаться интродуцированные популяции *C. nemoralis*. Хотя образование более темных раковин у цепей может происходить двумя путями (за счет фонового цвета или

наличия темных спиральных полос), розовые бесполосые или однополосые раковины все же остаются более светлыми, чем желтые раковины с 3-5 широкими и почти черными полосами.

Анализ данных, опубликованных для интродуцированных популяций *C. nemoralis* из разных стран (Табл. 3), показывает, что во многих из них действительно наблюдается относительно высокая частота одного или двух из светлых фенотипов, что будет детальнее описано ниже. Хотя набор доминирующих морф в интродуцированных популяциях может сильно отличаться (что является вполне естественным следствием эффекта основателя и последующих стохастических популяционно-генетических процессов), суммарная частота 4-х наиболее светлых вариантов окраски раковины во многих случаях превышает 50% (Табл. 4). Усредненные значения этого показателя, рассчитанные на основании ряда литературных данных для территорий внутри природного ареала *C. nemoralis*, часто оказываются ниже, хотя существует и ряд исключений, которые продемонстрированы в таблице 3.

Особенно показательна в этом отношении высокая доля желтых бесполосых раковин в расположенных на востоке США городах Нью-Йорк (Landman, 1956) и Марион (Clench, 1930; Johnson, 1927), которая в последнем случае сопровождалась и высокой долей желтых центрально-полосых раковин. По сравнению с родственным видом *C. hortensis*, желтые бесполосые раковины относительно редко встречается во многих популяциях в пределах природного ареала *C. nemoralis* (Сверлова, 2007), хотя они достигают более высоких значений на определенных территориях или в определенных (открытых, с высоким уровнем инсоляции) местообитаниях (Табл. 3). В американском городе Берлингтон (штат Нью-Джерси), куда *C. nemoralis* был специально завезен из Англии в 1857 г. и массово размножился уже к 1869 г., преобладающим вариантом окраски, как и во многих восточноевропейских популяциях этого вида (см. выше), стала розовая раковина без полос (Alexander, 1952).

Среди популяций *C. nemoralis* с востока США, представленных в таблице 3, нарушают общую картину таковые из Лексингтона и Линчберга с отчетливо выраженным преобладанием 5-полосых фенотипов. Очевидно, это связано с эффектом основателя: считают, что в Линчберг моллюски были занесены людьми из расположенного неподалеку Лексингтона (Richards & Murray, 1975), а туда были случайно завезены из Италии или с Британских о-вов еще в 1883 г. (Howe, 1898).

Согласно монографии (Schilder & Schilder, 1957, с. 180, карта 72), улитки с 5-полосыми раковинами, в среднем, чаще встречаются на северной и южной границе природного ареала *C. nemoralis*, чем в его центральной части, что теоретически должно увеличивать и вероятность их присутствия среди особей-основателей.

Однако и в Лексингтоне доля бесполосых раковин, составлявшая около 4% в конце XIX в., через 14-15 лет после интродукции [Howe, 1898], к 1930 г. [McConnell, 1936] увеличилась более, чем в 7 раз, причем за счет наиболее светлого фенотипа (желтый бесполосый). Суммарная частота встречаемости 4-х светлых фенотипов за этот же период времени увеличилась приблизительно в 4 раза (Табл. 3). Это может свидетельствовать о наличии достаточно сильной климатической селекции, благоприятствующей отбору улиток со светло-окрашенными раковинами. Также следует отметить, что в Лексингтоне уже на самых ранних этапах исследований часто отмечались раковины со слабыми, рудиментарными или расщепленными полосами (Howe, 1898), что могло несколько снижать интенсивность пигментации 5-полосых раковин.

Более половины особей *C. nemoralis*, собранных в Подкарпатском воеводстве Польши в 1998-2000 гг. (Ożgo, 2005), оказались представленными всего одним фенотипом (желтый центрально-полосый). Фондовые материалы Государственного природоохранного музея НАН Украины свидетельствуют о том, что высокая доля этой морфы была характерна и на начальных этапах интродукции *C. nemoralis* на юго-восток Польши, когда лесных цепей впервые обнаружили в Ланцуте (Wąkowski, 1880) и Жешуве (Łomnicki, 1899). В сборах как конца XIX в., так и конца XX в. доля бесполосых раковин (не только желтых, но и розовых) была очень низкой (Табл. 4). Очевидно, это может быть связано с эффектом основателя или случайным дрейфом генов на начальных стадиях образования колоний. К сожалению, сборы конца XIX в. слишком малы, чтобы можно было проанализировать возможные изменения в частотах отдельных фенотипов, которые могли произойти на протяжении XX в.

В Чехии (Honěk, 1995) и на юго-западе Польши (Pokryszko et al., 2012) – т.е. на территориях, менее удаленных от восточной и юго-восточной границы природного ареала *C. nemoralis* (Gural-Sverlova, Egorov, 2021), такого четко выраженного доминирования одного (или двух) из более светлых фенотипов не выявлено (Табл. 3). Хотя и в Чехии суммарная доля желтых и розовых раковин с одной центральной полосой почти достигала 40%. На юго-западе Польши относительно чаще встречались улитки с бесполосыми раковинами, суммарная доля таковых с желтым и

розовым фоновым цветом там составила 30%, при небольшом преобладании более светлого (желтого) фенотипа. Суммарная частота 4-х наиболее светлых фенотипов как в Чехии, так и на юго-западе Польши также практически не отличается от средних значений этого показателя в соседней Германии (Табл. 4). Можно предположить, что климатический отбор на территориях, прилегающих к естественному ареалу вида, не является таким жестким, а вероятность повторных заносов моллюсков и пополнения изначального генофонда интродуцированных популяций более высока.

Интересный эксперимент был проведен в конце XX в. в Праге (Honek & Martinkova, 2003). В 1995 г. на 9 участках были выпущены половозрелые и крупные неполовозрелые особи *C. nemoralis* из одной выборки (N=391), собранной на северо-востоке Чехии. В выборке преобладали улитки с розовыми 5-полосыми раковинами (25,8%), далее в порядке убывания частоты встречаемости шли розовые центрально-полосые (19,4%), розовые бесполосые (16,9%) и желтые центрально-полосые раковины (16,4%). Желтые бесполосые раковины отсутствовали. При выпуске на новые участки улитки были сортированы по фоновой окраске и характеру полосатости. Проведенные в 1997-2003 гг. наблюдения показали, что на 5 участках улитки не прижились, в т.ч. на двух участках, где были выпущены особи с розовыми или желтыми 5-полосыми раковинами. На двух участках доминировал первоначально выпущенный фенотип (розовый или желтый с центральной полосой). Еще на двух участках, где были выпущены розовые особи без полос или с тремя верхними полосами, доминирующим оказался фенотип желтый центрально-полосый. Тот же фенотип преобладал в еще одной колонии, образовавшейся, очевидно, в результате миграции улиток с участка, где были выпущены особи с розовыми бесполосыми раковинами. В результате в образовавшихся колониях *C. nemoralis* преобладающими стали желтые центрально-полосые раковины, которые имели 65,8% всех обнаруженных особей.

Выводы

В разных частях Восточной Европы наблюдается ряд сходных черт фенетической структуры *C. nemoralis*, которые лишь отчасти могут быть объяснены большей вероятностью наличия у особей-основателей признаков, чаще встречающихся в природном ареале этого вида. Как в Восточной Европе, так и в других интродуцированных популяциях *C. nemoralis*, часто наблюдается отчетливо

выраженное доминирование одного или двух из 4-х более светлых вариантов окраски раковины (желтый бесполосый, желтый центрально-полосый, розовый бесполосый, розовый центрально-полосый), что, вероятно, может быть интерпретировано как результат приспособления к обитанию в условиях более континентального климата по сравнению с природной частью современного ареала этого вида. Однако, поскольку исследованные восточно-европейские популяции *C. nemoralis* являются еще относительно молодыми (Egorov, 2018; Gural-Sverlova et al., 2020), для более аргументированного ответа на этот вопрос необходимо исследование многолетней динамики их фенетической структуры.

Благодарности

Мы сердечно благодарим Р.В. Егорова (г. Лобня) за переданные им в Государственный природоведческий музей во Львове многочисленные выборки *C. nemoralis* из Московской области, а также О.Ф. Лыжечку (г. Чертков) за выборку этого вида из Тернопольской области, Т.В. Родича (Львовская национальная академия искусств) за данные о фенетическом составе улиток на двух участках во Львове (L-1 и L-3) и С.П. Савчук (г. Ивано-Франковск) за помощь при сборе улиток в Богородчанах, Ивано-Франковская область.

Литература

- Alexander, R.C. 1952. Introduced species of land snails in New Jersey. *The Nautilus*, **65** (4), 132–135.
- Alexandrov, D.A., Sergievsky, S.O. 1980. Genetic structure of peripheral populations of land mollusc *Cepaea hortensis* (Müll.). *Doklady Akademii nauk SSSR*, **225** (1), 206–208.
- Arnason, E., Grant, P. R. 1976. Climatic selection in *Cepaea hortensis* at the northern limit of its range in Iceland. *Evolution*, **30**, 499–508.
- Arnold, R.W. 1968. Studies on *Cepaea*. VII. Climatic selection in *Cepaea nemoralis* (L.) in the Pyrenees. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **253(789)**, 549–593.
- Arnold, R.W. 1970. A comparison of populations of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* (L.) living in a lowland district in France with those in a similar district in England. *Genetics*, **64**, 589–604.

- Arnold, R.W. 1971. *Cepaea nemoralis* on the East Sussex South Downs, and the nature of area effects. *Heredity*, **26**, 277–298.
- Bąkowski, J. 1880. Mięczaki zebrane w r. 1879 w okolicy Rzeszowa. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej*, **14** (2), 254–257.
- Bengtson, S.A., Nilsson, A., Nordström, S., Rundgren, S. 1979. Distribution patterns of morph frequencies in the snail *Cepaea hortensis* in Iceland. *Holarctic Ecology*, **2**, 144–149.
- Brussard, P.F. 1975. Geographic variation in North American colonies of *Cepaea nemoralis*. *Evolution*, **29** (3), 402–410.
- Cain, A.J. 1968. Studies of *Cepaea*. V. Sand-dune populations of *Cepaea nemoralis* (L.). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, **253**, 499–517.
- Cain, A.J., Currey, J.D. 1963. Area effects in *Cepaea*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, **246(726)**, 1–81.
- Cain, A.J., Sheppard, P.M. 1954. Natural selection in *Cepaea*. *Genetics*, **39**, 89–116.
- Cameron, R.A.D. 2001. *Cepaea nemoralis* in a hostile environment: continuity, colonizations and morph-frequencies over time. *Biological Journal of the Linnean Society*, **74**, 255–264.
- Cameron, R.A.D., Dillon, P.J. 1984. Habitat stability, population histories and patterns of variation in *Cepaea*. *Malacologia*, **25** (2), 271–290.
- Cameron, R.A.D., Pannett, D.J. 1985. Interaction between area effects and variation with habitat in *Cepaea*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **24**, 365–379.
- Carter, M.A. 1968. Studies on *Cepaea*. II. Area effects and visual selection in *Cepaea nemoralis* (L.) and *Cepaea hortensis*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **253(789)**, 397–446.
- Clarke, B., Diver, C., Murray, J. 1968. Studies of *Cepaea*. VI. The spatial and temporal distribution of phenotypes in a colony of *Cepaea nemoralis* (L.). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, **253**, 519–548.
- Clarke, B., Murray, J. 1962. Changes of gene-frequency in *Cepaea nemoralis* (L.). *Heredity*, **17** (4), 445–465.
- Clench, W.J. 1930. Additional notes on the colony of *Helix nemoralis* at Marion, Mass. *The Nautilus*, **44**, 13–14.
- Cowie, R.H., Jones, J.S. 1998. Gene frequency changes in *Cepaea* snails on the Marlborough Downs over 25 years. *Biological Journal of the Linnean Society*, **65**, 233–255.

- Egorov, R. 2018. On the distribution of introduced species of the genus *Cepaea* Held, 1838 (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae) in European Russia. *Nachrichtenblatt der Ersten Vorarlberger Malakologischen Gesellschaft*, **25**, 79–102.
- Gural-Sverlova, N.V., Egorov, R.V. 2021. Shell colour and banding polymorphism in *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) from the Moscow region. *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, **31** (1), 27–38.
- Gural-Sverlova, N.V., Gural, R.I. 2018. Long-term dynamic of phenetic structure in colonies of the introduced species, *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae). *Zoologicheskij Zhurnal*, **97** (7), 751–761 [In Russian].
- Gural-Sverlova, N.V., Gural, R.I., Savchuk, S.P. 2020. New records of *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) and phenotypic composition of its colonies in Western Ukraine. *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, **30** (2), 75–86 [In Russian].
- Honěk, A. 1995. Distribution and shell colour and banding polymorphism of the *Cepaea* species in Bohemia. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, **59**, 63–77.
- Honěk, A., Martinkova, Z. 2003. Persistence and shell band morph frequencies in urban populations of *Cepaea*. In: *BCPC Symposium Proceedings, 80. Slugs & Snails: Agricultural, Veterinary & Environmental Perspectives*, 165–170.
- Howe, J.L. 1898. Variation in the shell of *Helix nemoralis* in the Lexington, Va., colony. *The American Naturalist*, **32(384)**, 913–920.
- Johnson, C.W. 1927. Further notes on the colony of *Helix nemoralis* in Massachusetts. *The Nautilus*, **41**, 47–49.
- Jones, J. S., Leith, B. H., Rawlings, P. 1977. Polymorphism in *Cepaea* – a problem with too many solution? *Annual Review of Ecology and Systematics*, **8**, 109–143.
- Kolesnik, V.G., Kruglova, O.Yu. 2016. Phenotypic variability in the populations of *Cepaea nemoralis* Linnaeus, 1758 (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) from Minsk city and Minsk region. In: *Actual problems of ecology*. Grodno State University, Grodno, 102–103 [In Russian].
- Lamotte, M. 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.). *Bulletin biologique de la France et de la Belgique: Supplément*, **35**, 1–239.
- Lamotte, M. 1959. Polymorphism of natural populations of *Cepaea nemoralis*. In: *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **24**, 65–86.

- Landman, M.A. 1956. Statistics on a colony of *Cepaea nemoralis*. *The Nautilus*, **69** (3), 104–106.
- Łomnicki, M. 1899. *Helix nemoralis* L. *Kosmos*, **23**, 382.
- Mazon, L.I., Martinez de Pancorbo, M.A., Vicario, A., Aguirre, A.I., Estomba, A., Lostao, C.M. 1989. Selection in sympatric populations of *Cepaea*. *Genetics Selection Evolution*, **21**, 269–281.
- McConnell, D. 1936. Notes on *Helix nemoralis* at Lexington, Virginia. *The Nautilus*, **50** (1), 15–16.
- Mukhanov, A.V., Lisitsyn, P.A. 2018. New data on distribution of two alien species of the land snail of the family Helicidae in European Russia. *Russian Journal of Biological Invasions*, **9** (1), 57–62.
- Murray, J. 1966. *Cepaea nemoralis* in the isles of Scilly. *Proceedings of the Malacological Society London*, **37**, 167–181.
- Murray, J. 1975. The genetics of the Mollusca. In: King R.C. (Ed.) *Handbook of genetics*, **3**. Plenum Press, New York: 3–31.
- Murray, J., Clarke, B. 1978. Changes of gene frequency in *Cepaea nemoralis* over fifty years. *Malacologia*, **17** (2), 317–330.
- Örstan, A., Cameron, R.A.D. 2015. *Cepaea nemoralis* in Burlington, New Jersey, USA: its possible origin and state 157 years after its introduction. *Journal of Conchology*, **42** (2), 193–198.
- Ostrovsky, A.M., Prokofieva, K.V. 2017. The phenotypic structure of introduced populations of *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) in urban environments. In: *Actual issues of modern malacology*. Publishing House Belgorod, Belgorod, 85–89 [In Russian].
- Ożgo, M. 2005. *Cepaea nemoralis* (L.) in southeastern Poland: association of morph frequencies with habitat. *Journal of Molluscan Studies*, **71**, 93–103.
- Pokryszko, B.M., Cameron, R.A.D., Horsák, M. 2012. Variation in the shell colour and banding polymorphism of *Cepaea nemoralis* (L.) in rural areas around Wrocław. *Folia Malacologica*, **20** (2), 87–98.
- Ramos, M.A. 1984. Polymorphism of *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae) in the Spanish Occidental Pyrenees. *Malacologia*, **25** (2), 325–341.
- Ramos, M.A. 1985. Shell polymorphism in a southern peripheral population of *Cepaea nemoralis* (L.) (Pulmonata, Helicidae) in Spain. *Biological Journal of the Linnean Society*, **25**, 197–208.

- Richards, A.V., Murray, J. 1975. The relation of phenotype to habitat in an introduced colony of *Cepaea nemoralis*. *Heredity*, **35**, 128–131.
- Richards, P.M., Liu, M.M., Lowe, N., Davey, J.W., Blaxter, M.L., Davison, A. 2013. RAD-Seq derived markers flank the shell colour and banding loci of the *Cepaea nemoralis* supergene. *Molecular Ecology*, **22**, 3077–3089.
- Rost, H. 1952. Studies on *Cepaea hortensis* (Müll.) in Northern Norway. *Astarte*, **2**, 1–10.
- Sacchi, C.F. 1984. Population ecology of *Cepaea nemoralis* and *C. vindobonensis* along the north Adriatic coast of Italy. *Malacologia*, **25** (2), 315–323.
- Schilder, F.A., Schilder, M. 1957. *Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Schluß: Die Bänderschnecken Europas*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 93–206.
- Sverlova, N. Einschleppung und Polymorphismus der *Cepaea*-Arten am Beispiel von Lwow in der Westukraine (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae). *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, **20** (2), 267–274.
- Sverlova, N. 2004a. Landschnecken-Farbpolymorphismus aus physikalischen Gründen (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora). *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, **22**, 131–145.
- Sverlova, N. 2004b. Zur Auswertung der Diversität und Struktur des Polymorphismus bei den Bänderschnecken *Cepaea hortensis* (Müller, 1774) und *C. nemoralis* (Linne 1758) am Beispiel isolierter Populationen. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Zoologische Reihe*, **80** (2), 159–180.
- Sverlova, N.V. 2007. Peculiarities of polymorphism structure of introduced populations of *Cepaea nemoralis*. In: *Faltsfeinivski chytannia*. PP Vyshemyrskyi, Kherson, 287–292 [In Russian]
- Valovirta, I., Halkka, O. 1976. Colour polymorphism in northern peripheral populations of *Cepaea hortensis*. *Hereditas*, **83**, 123–126.
- Wolda, H. 1969a. Fine distribution of morph frequencies in the snail, *Cepaea nemoralis* near Groningen. *Journal of Animal Ecology*, **38** (2), 305–327.
- Wolda, H. 1969b. Stability of a steep cline in morph frequencies of the snail *Cepaea nemoralis* (L.). *Journal of Animal Ecology*, **38** (3), 623–635.

Таблица 1. Фенетический состав исследованных выборок

Коды участков	Населенные пункты	Группы фенотипов									Всего
		Y-0	Y-1	Y-3	Y-5	P-0	P-1	P-3	P-5	B-0	
Запад Украины, Ивано-Франковская область											
IF-1	Ивано- Франковск	–	+	–	–	<u>9</u>	3	–	–	–	12
IF-2	Угринов	–	–	1	1	2	+	–	<u>3</u>	–	7
IF-3	Богородчаны	–	–	–	29	<u>66</u>	–	–	–	–	95
IF-4	Там же	–	3	–	58	97	5	–	<u>196</u>	–	359
В целом для этой области		–	3	1	88	174	8	–	199	–	473
Запад Украины, Львовская область											
L-1	Львов	4	282	66	–	<u>590</u>	186	39	–	–	1167
L-2	Там же	–	4	–	19	<u>294</u>	19	–	52	–	388
L-3	Там же	1	28	–	17	<u>37</u>	5	–	7	–	95
L-4	Там же	–	+	–	<u>4</u>	–	1	1	1	–	7
L-5	Там же	–	<u>9</u>	–	1	–	<u>9</u>	–	1	–	20
L-6	Там же	–	<u>48</u>	–	28	–	8	–	6	–	90
L-7	Там же	<u>17</u>	–	10	12	1	–	3	7	–	50
L-8	Там же	–	1	7	12	<u>19</u>	1	4	7	–	51
L-9	Там же	12	4	1	13	2	1	1	–	<u>17</u>	51
L-10	Там же	–	4	13	24	<u>33</u>	5	7	14	3	103
L-11	Там же	–	–	–	10	<u>48</u>	–	–	7	–	65
L-12	Там же	<u>13</u>	7	4	6	6	9	7	8	–	60
L-13	Там же	5	120	23	<u>291</u>	73	66	27	127	–	732
L-14	Там же	–	<u>63</u>	5	–	–	18	8	–	13	107
L-15	Зубра	<u>23</u>	9	–	18	1	–	–	2	–	53
В целом для этой области		75	579	129	455	1104	328	97	239	33	3039
Запад Украины, Тернопольская область											
T-1	Чёртков	3	6	34	28	2	5	<u>77</u>	69	–	224
В целом для запада Украины		78	588	164	571	1280	341	174	507	33	3736
Россия, Московская область											
M-1	Москва	1	94	–	96	66	87	1	<u>102</u>	–	447

М-2	Там же	11	1	–	1	14	1	–	10	13	51
М-3	Дмитров	–	3	–	–	26	114	–	17	–	160
М-4	Долгопрудный	3	10	6	100	21	16	18	72	–	246
М-5	Там же	–	–	–	–	–	31	9	4	–	44
М-6	Лобня	1	1	9	1	15	1	–	–	–	28
М-7	Малаховка	–	2	–	3	–	14	–	25	22	66
М-8	Мытищи	–	37	8	39	94	21	2	26	1	228
М-9	Нахабино	–	7	99	144	318	–	–	–	–	568
М-10	Там же	–	8	2	18	28	4	9	9	34	112
М-11	Пушино	–	3	–	2	1	2	–	2	–	10
М-12	Загорянский	1	1	–	1	3	22	–	35	88	152*
В целом для этой области		17	167	124	405	586	313	39	302	158	2112*
Общая сумма		95	755	288	976	1866	654	213	809	191	5848*

Примечания: В-0 – коричневые бесполосые; Р-0 – розовые бесполосые; Р-1 – розовые с центральной полосой; Р-3 – розовые с тремя нижними полосами; Р-5 – розовые 5-полосые; Y-0, Y-1, Y-3 и Y-5 – то же самое для желтых раковин; * принимая во внимание одну коричневую раковину с центральной полосой из Загорянского; + отмечены только у неполовозрелых особей. Наиболее часто встречающийся вариант окраски в каждой выборке отмечен жирным шрифтом и подчеркиванием.

Таблица 2. Частоты наследуемых окрасочных признаков и групп фенотипов в сравниваемых регионах

Признаки / Группы фенотипов	Запад Украины		Московская область, Россия		Отличия (критерий Манна-Уитни)
	Min – Max	Mean	Min – Max	Mean	
Группы фенотипов, выделенные по сочетанию фонового цвета раковин и типа их опоясанности*					
У-0	0 – 43.4	7.9	0 – 21.6	2.4	58
У-1	0 – 58.9	14.3	0 – 21.0	5.7	96.5
У-3	0 – 20.0	5.2	0 – 17.4	2.5	57
У-5	0 – 39.8	19.3	0 – 40.7	12.8	56
Р-0	0 – 75.8	27.1	0 – 56.0	19.1	90
Р-1	0 – 16.8	5.5	0 – 71.3	21.8	45****
Р-3	0 – 34.4	5.2	0 – 20.5	3.7	67.5
Р-5	0 – 54.6	12.5	0 – 37.9	17.2	59.5
Наследуемые признаки (фоновый цвет раковин)					
Желтый	5.9 – 94.5	46.7	0 – 48.4	23.4	37****
Розовый	5.7 – 94.1	50.3	39.5 – 100	61.8	68
Коричневый	0 – 33.3	3.0	0 – 58.6	14.8	73
Наследуемые признаки (отсутствие всех или части полос)					
Без полос	0 – 75.8	38.0	0 – 74.5	36.2	82.5
С центральной полосой**	0 – 86.2	29.0	2.8 – 87.3	37.9	60
Трехполосые***	0 – 100	27.1	0 – 69.2	16.5	92
Светло окрашенные фенотипы вместе					
У-0, У-1, Р-0, Р-1	7.1 – 91.0	54.8	17.8 – 89.4	49.0	72

Примечания: * частоты коричневых бесполосых раковин (В-0) не указаны, так как они совпадают с таковыми коричневых раковин; ** рассчитано от количества полосатых раковин; *** рассчитано от количества многополосых раковин (т.е. раковин с 3-5 полосами); **** достоверно при $p = 0.05$. Прочие обозначения аналогично таблице 1. Малые выборки (IF-1, IF-2, L-4 и L-5 для запада Украины, М-6 и М-11 для Московской области) были исключены из расчетов, см. Материал и методы.

Таблица 3. Особенности фенетического состава *C. nemoralis* из разных частей видового ареала

Территория, источник	N	Частоты, %							
		Фоновый цвет			Светлые фенотипы				
		Желтый	Розовый	Коричн.	Y-0	Y-1	P-0	P-1	Всего
Территории, которые являются или могут являться частью природного ареала									
Великобритания									
Англия, Уорикшир (Warwickshire), Feldon area (Cameron & Pannet, 1985)	2746	42.9	55.6	1.4	3.7	6.8	9.3	11.4	31.2
Англия, Сомерсет (Somerset), Berrow, дюны (Clarke & Murray, 1962; Murray & Clarke, 1978)	18273	75.6	18.4	6.0	0.1	9.6	0.1	1.7	11.5
Англия, Berkshire Downs (Carter, 1968)	17800	58.4	34.7	6.9	5.6	19.3	7.3	8.3	40.5
Англия, Беркшир (Berkshire), Lambourn Downs (Cain & Currey, 1963)	2795	63.6	32.3	4.1	12.0	43.1	7.9	19.8	<u>82.8</u>
Англия, Уилтшир (Wiltshire), Marlborough Downs (Cain & Currey, 1963; Cowie & Jones, 1998)	7542	48.5	22.8	28.7	14.7	20.6	11.2	6.8	<u>53.3</u>
Англия, Уилтшир (Wiltshire), Salisbury Plain (Cameron & Dillon, 1984)	1161	31.3	57.5	11.1	2.0	7.9	15.0	23.2	48.1
Англия, Восточный Суссекс (East Sussex), eastern South Downs (Arnold, 1971)	4725	71.6	28.2	0.2	4.5	12.8	0.9	3.6	21.8
Англия, Дорсет (Dorset), Purbeck Hills (Carter, 1968)	1538	67.8	17.0	15.1	4.8	15.3	1.0	5.8	26.9
Англия, Дорсет (Dorset), South Haven Peninsula (Cameron, 2001)	3954	1.6	98.1	0.3	0.1	1.3	0.8	37.6	39.8
Англия, Корнуолл (Cornwall),	4894	19.9	80.1	–	5.6	6.9	22.0	30.6	<u>65.2</u>

архипелаг Силли (Isles of Scilly)

(Murray, 1966)

Великобритания, по характеру биотопов (Cain & Sheppard, 1954)

Буковые леса	2271	10.9	76.2	12.9	2.5	5.6	28.1	25.4	<u>61.7</u>
Прочие лиственные леса	5639	24.8	64.7	10.5	4.1	4.3	15.8	11.7	35.2
Живые изгороди	3454	57.8	38.3	4.0	7.2	7.1	4.5	4.7	23.6
Грубые травы	3378	66.8	30.2	3.0	10.1	9.4	4.5	4.0	27.9
Низкие газоны	1977	33.3	46.1	20.6	12.4	7.5	12.4	11.2	43.6

Великобритания и Ирландия

Британские и ирландские побережья, дюны (Cain, 1968)	19338	57.8	36.0	6.2	3.9	9.7	2.2	4.5	20.3
---	-------	------	------	-----	-----	-----	-----	-----	------

Ирландия

Donegal, дюны (Clarke et al., 1968)	23857	33.0	?	?	8.9	0.4	5.2	≤1.0	≤15.5
-------------------------------------	-------	------	---	---	-----	-----	-----	------	-------

Нидерланды

Groningen (Wolda, 1969a)	4666	52.3	46.0	1.7	0.1	12.6	10.1	6.0	28.8
Gelderland (Wolda, 1969b)	26230	83.4	16.6	–	55.0	0.2	13.2	0.01	<u>68.4</u>

Германия

*Севернее Тюрингии и Саксонии	8438	45.6	?	?	?	?	?	?	<48.7
*Тюрингия и Саксония	14255	59.6	?	?	?	?	?	?	<49.4

Франция

Loir-et-Cher (Arnold, 1970)	1056	49.9	48.0	2.1	9.4	16.6	4.7	18.9	49.6
Для страны в целом (Lamotte, 1959)	152305	?	?	?	?	?	?	?	<49.1

Франция, Испания и Андорра

Пиренеи (Arnold, 1968)	8806	81.9	18.1	–	33.6	2.3	4.7	0.9	41.5
------------------------	------	------	------	---	------	-----	-----	-----	------

Испания

Пиренеи (Ramos, 1984)	6900	68.7	28.4	2.9	41.6	4.2	8.4	2.4	<u>56.7</u>
**Iberian Mountains (Mazon et al., 1989)	5066	30.5	69.5	?	3.7	2.7	6.2	11.2	23.8
Центральная Испания (Ramos, 1985)	2048	51.7	47.6	0.6	5.6	1.7	3.7	1.9	13.0

Италия

Северная часть Адриатического	1427	73.4	26.6	–	11.1	8.2	3.4	3.6	26.3
-------------------------------	------	------	------	---	------	-----	-----	-----	------

побережья (Sacchi, 1984)

Территории, на которые вид был завезен со второй половины XIX в. и позже

США

шт. Массачусетс, г. Марион (Clench, 1930; Johnson, 1927)	2779	52.2	47.6	0.2	21.5	20.9	9.5	24.4	<u>76.4</u>
Там же (Brussard, 1975)	22	81.8	18.2	–	45.4	31.8	–	9.1	<u>86.4</u>
шт. Нью-Йорк, г. Нью-Йорк (Landman, 1956)	1402	90.9	9.1	–	51.6	3.7	7.9	0.9	<u>64.1</u>
шт. Нью-Джерси, г. Берлингтон (Burlington), данные с 1893 по 2014 гг. (Örstan & Cameron, 2015)	591	?	?	?	?	?	?	?	<u>91.0</u>
Там же, сборы 1908 г. (Örstan & Cameron, 2015)	89	41.6	58.4	–	2.2	29.2	58.4	–	<u>89.9</u>
Там же, сборы 2013-2014 гг. (Örstan & Cameron, 2015)	12	58.3	41.7	–	–	50.0	33.3	8.3	<u>91.7</u>
шт. Виргиния, г. Лексингтон (Lexington) (Howe, 1898)	3543	90.8	?	?	?	?	?	?	около 10
Там же (McConnell, 1936)	1553	96,9	3.1	–	29.7	10.0	1.4	1.1	42.2
Там же (Brussard, 1975)	315	96.8	3.2	–	36.8	2.8	0.6	0.3	40.6
шт. Виргиния, г. Линчберг (Lynchburg) (Brussard, 1975; Richards & Murray, 1975)	2761	100. 0	–	–	15.5	2.9	–	–	18.5
***6 прочих населенных пунктов (Brussard, 1975)	416	51.7	40.1	8.2	19.9	7.0	15.1	11.8	<u>53.8</u>

Чехия

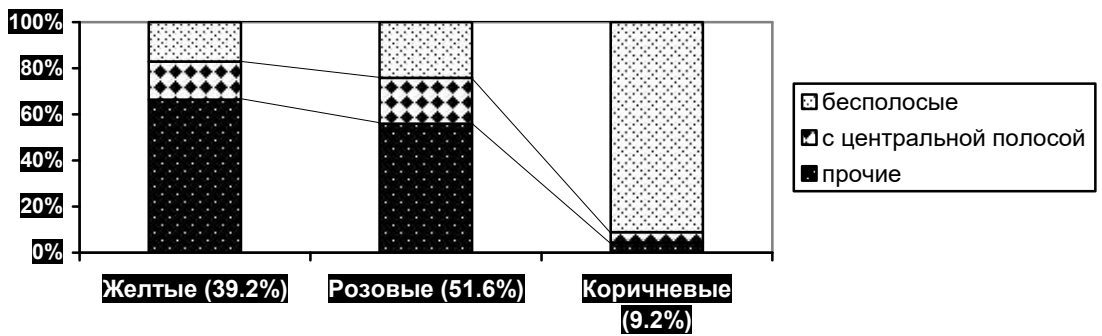
Богемия (Honěk, 1995) 14249 49.9 50.1 – 0.7 21.3 10.5 17.3 49.9

Польша

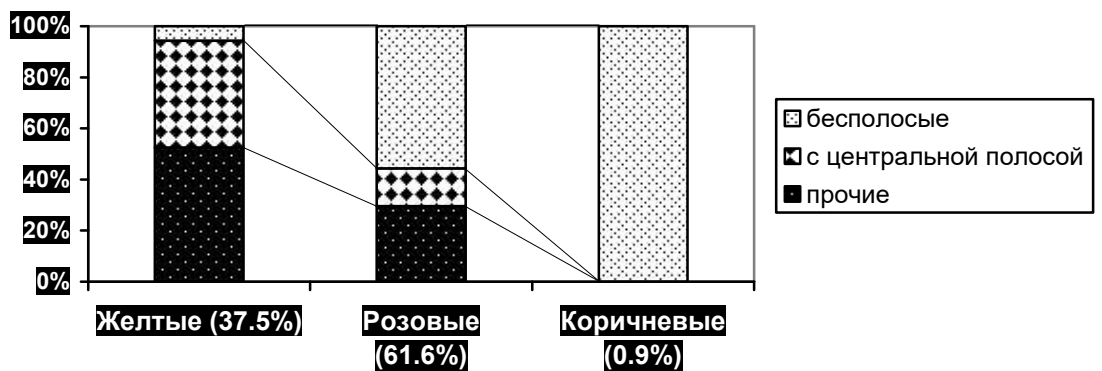
Нижнесилезское воеводство, окрестности г. Вроцлав (Pokryszko et al., 2012)	9340	55.7	44.1	0.2	17.7	7.8	12.0	9.5	47.0
Подкарпатское воеводство, конец XIX в. (SMNH NANU)	46	58.7	41.3	–	2.2	30.4	–	17.4	50.0
Там же (Ożgo, 2005)	7307	72.6	27.4	<0.1	2.0	51.2	4.4	17.2	<u>74.8</u>

Украина										
Ивано-Франковская, Львовская и Тернопольская области, 2019-2020 гг. (эта публикация)	3736	37.5	61.6	0.9	2.1	15.7	34.3	9.1	<u>61.2</u>	
Беларусь										
Могилевская обл., г. Бобруйск (Ostrovsky & Prokofieva, 2017)	280	17.1	77.5	5.4	–	5.0	30.4	28.2	<u>63.6</u>	
European part of Russia										
Московская обл., 2006-2020 гг. (эта публикация)	2112	33.7	58.7	7.5	0.8	7.9	27.7	14.8	<u>51.3</u>	
Нижегородская обл., г. Нижний Новгород, 3 колонии с не указанным размером каждой выборки (Mukhanov & Lisitsyn, 2018)	218	47	53	–	–	47	13	40	<u>100</u>	
		27	73	–	–	–	67	6	<u>73</u>	
		100	–	–	–	100	–	–	<u>100</u>	

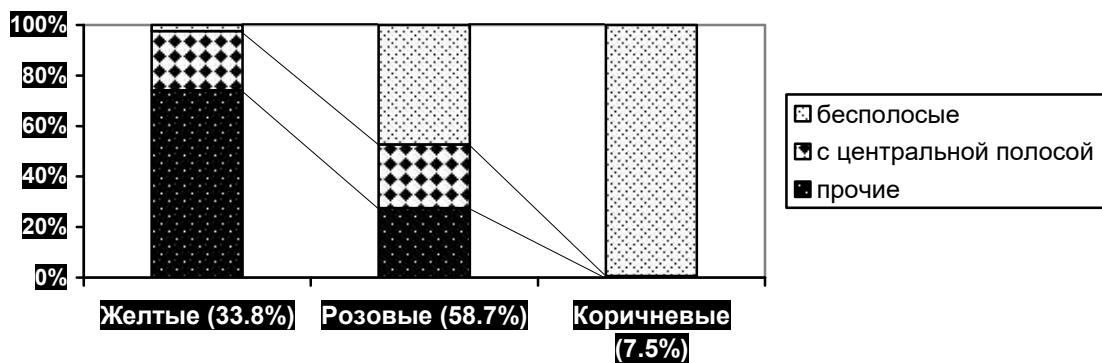
Примечания: * – рассчитано на основании модифицированных данных из архива Шильдеров, использованных в статье (Sverlova, 2004b); ** – без учета редких коричневых раковин, конкретно не указанных в статье; *** – в сумме для 6 населенных пунктов в штатах Виргиния (Staunton, Warm Springs, Harrisonburg), Массачусетс (Brewster, Eastham) и Нью-Йорк (Brighton); ≤ – реальная частота может быть немного меньше указанного значения из-за отсутствия данных о полном составе фенотипов; < в последнем столбце – указанная сумма также включает частоты темных фенотипов B00000 и B00300; ? – невозможно рассчитать на основании данных, имеющихся в публикации; SMNH NANU – коллекция Государственного природоведческого музея во Львове. Местности в пределах одной страны упомянуты по направлению с севера на юг (Англия, Нидерланды, Германия, Испания США) или с запада на восток (Польша, Россия). Частоты в последней колонке, превышающие 50%, выделены жирным шрифтом и подчеркиванием.



Англия, согласно Cain & Sheppard (1954)



Запад Украины



Московская область

Рис. 1. Зависимость фонового цвета и характера полосатости раковин у *C. nemoralis* из разных частей ареала.