

Изначальный русский текст статьи:

Gural-Sverlova N.V., Egorov R.V. Shell colour and banding polymorphism in *Cerpea nemoralis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) from the Moscow region // *Ruthenica*, Russian Malacological Journal. – 2021. – Vol. 31, No. 1. – P. 27-38.

ПОЛИМОРФИЗМ ОКРАСКИ РАКОВИНЫ У *CERPEA NEMORALIS* (GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE) В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Н. В. ГУРАЛЬ-СВЕРЛОВА*, Р. В. ЕГОРОВ**

* *Лаборатория малакологии Государственного природоведческого музея НАН Украины, ул. Театральная, 18, Львов 79008, УКРАИНА. E-mail: sverlova@pip-mollusca.org*

** *ул. Чкалова, 5-32, Лобня 141732, РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ. E-mail: colus2004@yandex.ru*

РЕЗЮМЕ. Проанализирована окраска раковин у более чем 2 тысяч экземпляров *Cerpea nemoralis*, собранных в 11 локалитетах на территории Москвы и Московской области. Показано, что в исследованных колониях обычно преобладают улитки с розовыми раковинами, чаще всего представленными фенотипом 00000 (полное отсутствие спиральных полос). В большинстве случаев желтые бесполосые раковины отсутствовали или были представлены единичными экземплярами. Коричневые раковины, почти исключительно бесполосые, обнаружены только в 5 населенных пунктах. На примере Загорянского и Буха (Берлин), а также Шереметьевского и Долгопрудного проведено сравнение фенотипического состава новообразованных колоний и колоний, которые могли стать источником интродукции. Отмечено снижение фенетического разнообразия в новообразованных колониях.

Введение

Cerpea nemoralis (Linneus, 1758) – вид западноевропейского происхождения [Boettger, 1926; Taylor, 1914]. Кроме юго-западной Европы (Франция, северная часть Испании), естественный ареал *C. nemoralis* включает также значительную часть Северной и Центральной Европы. Считают, что на территории Германии его граница проходит восточнее Эльбы, в некоторых местах доходя до Одера [Boettger, 1926]. Значительно дальше на восток природный ареал *C. nemoralis* простирается только вдоль побережья Балтийского моря, где может достигать восточных стран Балтии, а на севере включает Данию и юг Швеции. Эти приморские территории считают наиболее молодой частью естественного

ареала *C. nemoralis* [Boettger, 1926]. По мнению других авторов [Cameron et al., 2011], живущие там популяции являются интродуцированными.

Современный ареал *C. nemoralis* значительно расширен благодаря человеческой деятельности. Уже во второй половине XIX в. этот вид был завезен в Северную Америку [Alexander, 1952; Howe, 1898], на юго-восток Польши [Wakowski, 1880], в Чехию [Peltanová et al., 2012], была сделана первая попытка интродуцировать его на запад Украины [Łomnicki, 1899]. Для окрестностей Москвы *C. nemoralis* был впервые упомянут еще ранее [Dwigubsky, 1802]. Однако позже его не находили в Московской области вплоть до 1980-х гг., когда *C. nemoralis* был завезен из Восточного Берлина, скорее всего из р-на Бух на северо-восточной окраине города [Egorov, 2018: 84]. Улитки были привезены детьми на каникулах из летнего лагеря и выпущены на дачном участке между ж/д станциями Валентиновка и Загорянская в Щёлковском р-не в 1980 или 1981 г. Впервые массовое появление *C. nemoralis* в пгт Загорянский наблюдалось в 1984 г. [Egorov, 2018].

К настоящему времени *C. nemoralis* встречается в разных частях Москвы и Московской области [Egorov, 2018]. Весьма вероятно, что не все зарегистрированные и обследованные колонии этого вида были образованы потомками моллюсков, выпущенных в 1980-х гг. возле Загорянского. Достаточно высокой является вероятность повторного случайного или преднамеренного завоза (завозов) *C. nemoralis* людьми в Московскую область. Характерно, что большая часть известных колоний приурочена либо к садовым питомникам (например, в Долгопрудном), либо к местам, куда поступает выращенная там продукция: парки, скверы, дачные участки и проч.

До сих пор была описана и проанализирована фенетическая структура только одной выборки *C. nemoralis*, собранной в июне 2006 г. в пгт Нахабино, Красногорский р-н Московской обл. [Sverlova, 2007]. Для остальных известных колоний *C. nemoralis* в Москве и Московской области были указаны только преобладающие фенотипы или группы фенотипов [Egorov, 2018]. Также не была предпринята попытка сравнить фенетическую структуру *C. nemoralis* в Загорянском и других населенных пунктах Московской области с таковой в Бухе. Восполнить этот пробел призвана данная публикация.

Материал и методы

В работе было использовано 2111 раковин *C. nemoralis*, 1620 из которых принадлежали половозрелым, 491 – молодым особям. В сборах присутствовали как живые улитки (преимущественно), так и пустые раковины. Большинство сборов выполнено Р.В. Егоровым, за исключением 3-х раковин из Загорянского (сбор А. Зубарева, 1985 г.) и одной описанной ранее выборки из Нахабино [Сверлова, 2007]. Материал был собран в следующих 11

локалитетах на территории Москвы и Московской области (рис. 1), детально описанных ранее Егоровым [Egorov, 2018]:

1) г. Москва, Северный Административный округ, Лианозовский лесопарк, координаты основного места сбора 55°54.10'N, 37°34.37'E, 2015-2018 гг.;

2) г. Москва, Юго-Западный Административный округ, р-н Котловка, вдоль р. Котловка, в овраге (55°39.96'N, 37°35.81'E) и на заборе Коробковского сада (55°40.05'N, 37°35.97'E – 55°40.09'N, 37°36.05'E), 2016 г.;

3) г. Долгопрудный, к востоку от ст. Долгопрудная, Долгопрудная аллея напротив входа в агропитомник «ДАОС» (теперь – садовый центр «Медра») и парка бывшей усадьбы «Виноградово», 55°56.51'N, 37°32.11'E, 2017 г.;

4) г. Долгопрудный, микрорайон Шереметьевский, ул. Первомайская между ул. Карбышева и ул. Комарова, 55°59.52'N, 37°29.60'E, 2017, 2019 гг.;

5) окр. г. Лобня, пилонама в лесу напротив дер. Носово, на заброшенных железнодорожных путях и в подлеске вокруг них, 55°59.63'N, 37°25.84'E, 2018-2019 гг.;

6) г. Пушкино, Парк Победы, 54°50.27'N, 37°36.83'E, 2016 г.;

7) Дмитровский р-н, г. Дмитров, вдоль ул. Почтовая (56°20.44'N, 37°30.97'E) и Профессиональная (56°20.83'N, 37°31.09'E), 2014-2017 гг.;

8) Красногорский р-н, пгт Нахабино, 7 участков вдоль ул. Панфилова (Рис. 1), детальнее описанных ниже, 2006, 2017-2018 гг. (основные сборы в 2017 г.);

9) Люберецкий р-н, пгт Малаховка, вдоль ул. Кирова (55°38.56'N, 37°59.88'E), Февральская (55°38.57'N, 37°59.66'E), 2015-2017 гг.;

10) Мытищинский р-н, г. Мытищи, пустырь между автобусной остановкой «Перловская» (МКАД) и улицей Западная (55°53.62'N, 37°42.21'E – 55°53.61'N, 37°42.27'E) и севернее ул. Западная (55°53.64'N, 37°42.30'E), 2017-2018 гг.;

11) Щелковский р-н, пгт Загорянский, вдоль ул. Зеленая (55°55.47'N, 37°55.24'E), Кооперативная (55°55.54'N, 37°55.00'E), Ленина (55°55.48'N, 37°54.94'E), 2016, 2018 гг., ул. Южная, 1985 г.

В Нахабино в начале сентября 2017 г. было собрано 6 основных выборок, места сбора которых показаны на рисунке 2.

Выборка № 1 – южная стена дома № 19 (длина около 97 м), газоны и кустарниковые насаждения, бетонный забор вокруг закрытой военной территории (общая длина ограждения около 320 м), 55°50.17'N, 37°10.89'E – 55°50.12'N, 37°10.82'E. Небольшой дополнительный сбор на этом участке был проведен в мае 2018 г.

Выборка № 2 – южная стена дома № 12а (длина около 74 м) и деревья вдоль дома, бетонный забор вокруг закрытой военной территории (общая длина ограждения около 450 м), 55°50.16'N, 37°10.72'E – 55°50.09'N, 37°10.68'E.

Выборка № 3 – бетонный забор городской подстанции скорой помощи со стороны ул. Панфилова, длина около 35 м, 55°50.22'N, 37°10.57'E.

Выборка № 4 – бетонный забор территории ООО «Нахабинские Инженерные Сети» во дворе дома № 13а и напротив дома № 9а (общая длина около 200 м), забор и растущие вдоль него деревья и кустарники, 55°50.23'N, 37°10.62'E – 55°50.20'N, 37°10.72'E.

Выборка № 5 – северо-восточная стена дома № 24 (длина около 70 м), газон и палисадник с деревьями вдоль нее, 55°50.24'N, 37°10.53'E.

Выборка № 6 – восточная стена дома № 22 (длина около 70 м), газон с деревьями и кустами вдоль нее и на южном углу дома, 55°50.20'N, 37°10.56'E.

Участок, на котором моллюсков собирали в июне 2006 г. [Сверлова, 2007], расположен недалеко от места сбора выборки № 4 и обозначен как № 7. Этот участок представляет собой древесно-кустарниковые насаждения вдоль восточной стены дома № 13, 55°50.27'N, 37°10.77'E.

Фенотипы определяли на последнем обороте раковины и записывали по стандартной методике [Clarke, 1960]. Спиральные темные полосы обозначали арабскими цифрами от 1 до 5, считая их по направлению от вершины раковины к ее пупку. Отсутствие полос обозначали «0» на месте соответствующей цифры (цифр), слияние соседних полос – круглыми скобками. Полосы считали слившимися, если они полностью или частично объединялись не менее, чем за четверть оборота до устья раковины. Наличие дополнительных слабых, размытых полос (модификация) на некоторых раковинах, имеющих генетически обусловленный фенотип 00000 или 00300, обозначали квадратными скобками. Расщепление одной из полос обозначали повторением в формуле ее номера. Фоновый цвет раковины записывали как Y – желтый, P – розовый, B – коричневый.

При последующем анализе фенетической структуры исследованных колоний *S. nemoralis* отдельные фенотипы были объединены в 4 основные группы, для обозначения которых были использованы формулы наиболее часто встречающейся морфы и знак «+»:

1) 00000+ – почти исключительно фенотип 00000, может включать также генетически бесполосые раковины с 1-2 неясными полосами (модификации);

2) 00300+ – аналогично фенотипу 00000;

3) 00345+ – фенотип 00345 и его вариации с отсутствием или взаимным слиянием отдельных полос;

4) 12345+ – аналогично фенотипу 00345.

Характер опоясанности раковин у *C. nemoralis* может изменяться в онтогенезе, что связано с последовательным появлением на раковинах молодых особей темных спиральных полос, их последующим расширением и возможным взаимным слиянием [Sverlova, 2004a]. Поэтому использование раковин неполовозрелых особей при исследовании фенетической структуры популяций может привести к получению некорректных результатов – например, к занижению доли особей со слившимися полосами и даже к снижению наблюдаемого уровня фенетического разнообразия [Sverlova, 2004b]. Поэтому раковины неполовозрелых улиток, с диаметром раковины около 10 мм и больше, определяли только до уровня групп фенотипов, а раковины половозрелых особей – до уровня конкретных фенотипов. Раковины неполовозрелых особей меньших размеров не учитывали, поскольку на них могли не успеть появиться все генетически детерминированные полосы.

Для сравнения были использованы данные о двух больших выборках *C. nemoralis* из р-на Бух в Берлине, собранные возле летнего лагеря в 1952 г. и вдоль шоссе возле госпиталя в 1951 г. [Schilder, Schilder, 1957, tab. 10], в целом 1200 экз. Точный состав фенотипов, выделяемых по характеру полосатости раковин, и частоты желтых раковин взяты из картотеки этих исследователей, хранящейся в Природоведческом музее в Берлине.

Для оценки изменчивости фенетической структуры между исследованными колониями был использован коэффициент инбридинга F_{st} , рассчитанный на основании частот некоторых групп фенотипов [Cameron et al., 2009]. Частоты желтых и бесполосых раковин рассчитывали от общего количества раковин в выборках, а частоты раковин с центральной полосой – от количества полосатых раковин. При расчетах не учитывали небольшую выборку из Пушино, содержащую только 7 раковин половозрелых и 3 раковины молодых улиток. Для сравнения были использованы данные, опубликованные для городских популяций *C. nemoralis* из разных частей современного видового ареала [Cameron et al., 2009, 2014; Ożgo, 2005].

Исследованные конхологические материалы из Москвы и Московской области переданы на хранение в малакологический фонд Государственного природоведческого музея НАН Украины в г. Львове (инвентарные №№ 2660, 4376-4384, 4386-4399, 4401-4412, 4416, 4424, 4427, 4428).

Результаты

У исследованных раковин *C. nemoralis* из Московской области, принадлежавших взрослым особям, было обнаружено, в целом, 40 вариантов окраски (Табл. 1). Часть из них была представлена такими модификациями, как наличие слабых дополнительных полос на раковинах фенотипа 00300 или отсутствие центральной полосы у 5-полосых раковин.

Доминировали фенотипы P00000 (27,4% от общего количества раковин), P00300 (16,2%), B00000 (8,4%), Y00300 (8,1%), Y12345 (7,2%). Суммарная доля всех остальных фенотипов составляла 32,7%.

Среди группы 5-полосых раковин (12345+) экземпляры с 5 дискретными полосами составляли, в целом, 36,7%, без одной полосы – 1,1%, со слиянием от 2 до 5 полос – 62,2%. Среди раковин со слившимися полосами преобладали фенотипы, имеющие одно слияние двух соседних полос (38,9%) или два слияния (35,3%). В каждой из этих групп отчетливо доминировал только один фенотип – 123(45) или (12)3(45), доля которого превышала 80%. Среди вариантов с большим количеством слияний преобладали фенотипы (123)(45) и (12345), доля которых составляла, соответственно, 67,0% и 28,2%. Более 90% раковин со слившимися полосами имели слияние 4-й и 5-й полос, около 60% – 1-й и 2-й полос.

Почти на всех исследованных участках раковины *C. nemoralis* оказались полиморфными по своему фоновому цвету. Исключение составила только относительно небольшая (44 экземпляра) выборка из микрорайона Шереметьевский, в которой присутствовали исключительно розовые раковины (Табл. 2). В 5 исследованных локалитетах были обнаружены особи с желтыми и розовыми раковинами, еще в 5 – со всеми тремя вариантами фоновой окраски. Почти во всех колониях преобладали улитки с розовой раковиной, только в выборке из Загорянского доминирующим фоновым цветом раковины оказался коричневый.

Раковины из Лианозово, обозначенные в предыдущей публикации как «розово-коричневатые (pink-brownish)» [Egorov, 2018, fig. 6Q], после дополнительного исследования были отнесены к розовым. Их фоновую окраску можно назвать скорее грязно-розовой, чем светло-коричневой. Кроме того, среди собранных на этом участке бесполосых и однополосых раковин можно наблюдать непрерывные ряды изменчивости фоновой окраски – от ярко-розовой к грязно-розовой, которая на пустых раковинах может выглядеть даже сероватой или светло-бежевой. В то же время в выборках *C. nemoralis* из Котловки, Малаховки, Мытищ и уже упомянутого выше Загорянского присутствовали бесполосые раковины с отчетливо выраженной коричневой фоновой окраской [Egorov, 2018, fig. 6R], доля которых колебалась от 0,4% в Мытищах до 56,8% в Загорянском (Табл. 2).

Полиморфизм по окраске губы и краев устья раковины у взрослых особей *C. nemoralis* в Московской области не обнаружен. Также не были обнаружены раковины с депигментированными (гиалозонатными) полосами.

Среди желтых раковин преобладали 5-полосые, среди розовых – бесполосые (Табл. 2). Экземпляры с коричневой фоновой окраской были представлены почти исключительно фенотипом B00000. Только в выборке из Загорянского присутствовала одна раковина с центральной полосой (Табл. 1).

Если исключить небольшие (менее 25 экземпляров) выборки из Лобни и Пущино, на фенетический состав которых могли существенно повлиять случайные факторы сбора, по характеру опоясанности раковин исследованные колонии *C. nemoralis* из Москвы и Московской области можно разделить на 3 группы (Табл. 2):

1) с отчетливо выраженным доминированием (от 42 до 74%) бесполосых раковин – за счет высокой доли фенотипа P00000 в Мытищах и Нахабино, B00000 – в Загорянском, обоих упомянутых морф – в Котловке;

2) с таким же отчетливым доминированием (от 70 до 73%) раковин с одной центральной полосой в Дмитрове и Шереметьевском – за счет фенотипа P00300;

3) с преобладанием (от 42 до 70%) группы 5-полосых раковин в Долгопрудном, Лианозово и Малаховке. При этом в Долгопрудном наблюдалось одновременное снижение частот всех остальных групп фенотипов, в Лианозово с 5-полосыми раковинами содоминировали однополосые (желтые и розовые), в Малаховке – коричневые бесполосые раковины.

При этом суммарная доля в выборках раковин с большим (от 3 до 5) количеством полос на раковине превышала 50% процентов только в Долгопрудном. Во всех остальных случаях в исследованных выборках преобладали раковины с относительно гомогенной окраской (бесполосые, однополосые). Особенно отчетливо доминирование таких фенотипов проявлялось в Дмитрове, где их доля в 8,4 раза превышала суммарную частоту встречаемости 3- и 5-полосых раковин, в Котловке (в 3,6 раза) и в Загорянском (в 3,2 раза).

В Нахабино была выявлена пространственная дифференциация фенетической структуры колоний *C. nemoralis*, обитающих вдоль ул. Панфилова (Рис. 3). Раковины с коричневой фоновой окраской, представленные исключительно фенотипом B00000, были отмечены только на участках № 5 и № 6 (Табл. 3), где их доля составляла, соответственно, 6,7% и 39,0%. Только на участке № 6 были зарегистрированы также улитки с розовыми полосатыми раковинами, представленные фенотипами P00300, P00345, P12345, а также отдельными 5-полосыми раковинами с различными вариантами слияния полос. Суммарная доля таких фенотипов составляла 26,8%. Намного меньшее фенетическое разнообразие по сравнению с участком № 6 наблюдалось на участках №№ 1, 2, 3, 4 и 7, что было обусловлено отсутствием улиток с коричневыми бесполосыми и розовыми полосатыми раковинами, и на участке № 5, где отсутствовали розовые полосатые и желтые раковины с одной или тремя полосами (Fig. 3, Table 3). Участок № 3 отличался от всех остальных преобладанием не бесполосых, а 5-полосых раковин.

Использованные для сравнения данные из картотеки Шильдеров, касающиеся фенетической структуры двух выборок из р-на Бух в Берлине (см. Материал и методы),

полностью приведены в таблице 4. Как и в Загорянском, более половины улиток из Бухе имели бесполосые раковины (Table 5). 3-полосые раковины, редко встречающиеся в Московской области и, возможно, полностью отсутствующие в Загорянском, были редкими и в Бухе. В то же время доля желтых раковин в Загорянском оказалась намного ниже, чем в Бухе.

К сожалению, раковины как с розовым, так и с коричневым фоновым цветом были обозначены в картотеке и монографии [Schilder, Schilder, 1957] как «красные (rot)». Кроме того, из картотеки можно было узнать только общие частоты желтых и не-желтых раковин в выборках, независимо от их полосатости. Учитывая данные, приведенные в монографии [Schilder, Schilder, 1957, tab. 10], можно рассчитать приблизительную долю фенотипа Y00000 (около 12-13%) и суммарную долю фенотипов P00000 и B00000 (около 46%).

Аналогично колониям *C. nemoralis* из Московской области (см. выше), в Бухе среди 5-полосых раковин преобладали фенотипы со слившимися полосами (74,1% от общего количества таких раковин). Доля раковин с 5 дискретными полосами составляла 24,1%, с отсутствием одной (преимущественно 10345) или двух (10305) полос – 2,4%. Среди раковин со слившимися полосами преобладали фенотипы, имеющие два слияния соседних полос (40,6%). Чаще всего встречались такие варианты слияния, как (12)3(45), (123)(45), 123(45) и (12345), фенотипы указаны в порядке убывания частот. 91,1% раковин со слившимися полосами имели слияние 4-й и 5-й полос, 76,4% – 1-й и 2-й полос.

В Московской области значения Fst, рассчитанные для различных населенных пунктов, были выше аналогичных показателей, рассчитанных для колоний в Нахабино. Сходная картина наблюдалась на юго-востоке Польши, Подкарпатское воеводство (табл. 6).

Обсуждение

C. nemoralis – один из наиболее известных видов европейских наземных моллюсков, окрасочному полиморфизму раковин которого посвящено большое количество специальных публикаций. Многолетние исследования в Англии, Франции, Германии и других европейских странах уже во второй половине XX в. показали, что фенетическая структура популяций этого вида представляет собой результат сложного взаимодействия факторов селективной и неселективной (стохастической) природы [Jones et al., 1977]. На начальных стадиях интродукции последние могут иметь особое значение, прежде всего эффект основателя.

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 колоний. Такой периодический непреднамеренный завоз теоретически может происходить в питомниках, регулярно получающих посадочный материал из других стран. В других типах заселенных моллюсками местообитаний его вероятность значительно ниже.

Следовательно, с наибольшей вероятностью в интродуцированных колониях не будет наследуемых признаков, локально и/или относительно редко встречающихся в природном ареале вида. К таковым относятся, например, белая губа и гиалозонатные полосы, не обнаруженные в Московской области и в других интродуцированных колониях *C. nemoralis* в Восточной Европе [Gural-Sverlova et al., 2020]. Подобные раковины также отсутствуют в большинстве природных популяций этого вида, хотя локально они могут достигать относительно высоких частот [Schilder, Schilder, 1957]. В изученных нами колониях также не было раковин с пятнистыми (punctate) полосами.

Наследуемые признаки, более обычные для *C. nemoralis* (различный фоновый цвет, наличие или отсутствие полос, их слияние), довольно хорошо представлены в Московской области (табл. 1, 2), а также в Беларуси [Kolesnik, Kruglova, 2016; Ostrovsky, Prokofieva, 2017] и на западе Украины [Gural-Sverlova et al., 2020]. Коричневые раковины не обнаружены во многих восточноевропейских колониях. Однако в различных частях природного ареала *C. nemoralis* средние частоты коричневых раковин также обычно ниже, чем желтых и розовых [Arnold, 1970, 1971; Cain, Sheppard, 1954; Cameron, 2001; Cameron, Dillon, 1984; Cameron, Pannet, 1985; Ramos, 1984, 1985; Wolda, 1969a, 1969b и др.]. Коричневые полосатые раковины встречаются в природном ареале намного реже коричневых бесполосых. Поэтому в интродуцированных колониях они чаще всего полностью отсутствуют.

Среди вариантов окраски раковины, более обычных для *C. nemoralis*, чем коричневые полосатые раковины, в интродуцированных колониях из Московской области (табл. 2), Беларуси [Ostrovsky, Prokofieva, 2017] и Западной Украины [Gural-Sverlova et al., 2020] часто отсутствует или очень редко встречается фенотип Y00000. Среди всех исследованных до сих пор восточноевропейских колоний была обнаружена только одна небольшая колония с доминированием желтых бесполосых раковин на пустыре возле Львова, запад Украины [Gural-Sverlova et al., 2020]. В то же время, фенотип Y00000 может достигать высоких частот и даже преобладать в отдельных частях природного ареала *C. nemoralis* [Ramos, 1984] и, особенно, в определенных типах биотопов (открытых, с сильной инсоляцией) [Wolda, 1969b]. Он также часто встречается в некоторых интродуцированных колониях в Северной Америке [Brussard, 1975; Clench, 1930; Johnson, 1927; Landman, 1956; McConnell, 1936].

Наглядной иллюстрацией процесса случайного исчезновения некоторых окрасочных морф при образовании новых колоний *C. nemoralis* можно считать фенетическую структуру исследованных колоний этого вида в Нахабино (Рис. 3, табл. 3). Если колонии улиток, обитающие по разные стороны улицы Панфилова, не были образованы более или менее одновременно особями-основателями, занесенными людьми с какой-то другой территории, расположенной в самом городе или за его пределами, то первоначально должна была образоваться колония на участке № 6, обладающая наибольшим количеством фенотипов и групп фенотипов, а также всеми группами фенотипов, присутствующими на прочих участках. Случайный перенос небольшого количества улиток через проезжую часть улицы (например, детьми [Sverlova, 2002]) или последовавший за ним дрейф генов в новообразованной колонии мог привести к исчезновению особей с коричневыми бесполосыми и розовыми полосатыми раковинами, составляющих более половины колонии на участке № 6. У родственного вида *C. hortensis* проезжая часть улиц шириной от 5 до 10 м может служить действенным барьером для миграционной активности улиток и приводить к фенетической дифференциации разделенных улицами колоний [Sverlova, 2001, 2002]. Ширина проезжей части на ул. Панфилова составляет около 6 м. Похожее исчезновение розовых полосатых раковин на одной стороне улицы наблюдалось также в Богородчанах, Ивано-Франковская обл., Украина [Gural-Sverlova et al., 2020]. Как и в Нахабино, это привело к существенному снижению фенетического разнообразия (только желтые полосатые и розовые бесполосые).

Учитывая известное происхождение одной из колоний *C. nemoralis* в Московской области [Егогов, 2018], особый интерес представляет сравнение фенетической структуры этого вида в Загорянском и в р-не Бух в Берлине (табл. 5). За исключением более чем 20-кратного снижения частоты желтых и желтых бесполосых раковин, а также отсутствия 3-полосых раковин, выборки из Загорянского имеют много общего с таковыми из Буха. Как и в Бухе, не только в Загорянском, но и в других колониях из Московской области часто преобладают бесполосые раковины с более темной (не-желтой) фоновой окраской, а среди 5-полосых раковин – таковые со слившимися полосами. Сходны также количественное распределение фенотипов и относительные частоты слияния различных пар полос среди 5-полосых раковин со слившимися полосами.

Ни в Загорянском, ни в других населенных пунктах Московской области не был обнаружен фенотип 00305, который Шильдеры [Schilder, Schilder, 1957, p. 189, 191, map 75] считали производным от 00345 и типичным для Германии, за исключением ее северных приморских территорий. Согласно этим исследователям, фенотип 00305 распространен в дилювии Тюрингии, а в настоящее время он чаще всего встречается между Боденским

озером и Западным Мекленбургом, а также местами между Савойей во Франции и Португалией. Единственные две похожие раковины, найденные в Нахабино и Мытищах (табл. 1), явно были модификациями от 00300 с нечеткой пятой полосой. В выборках из Буха фенотип 00305 встречался с частотой около 1% (табл. 4), но он составлял около трети всех раковин из группы 00345+.

Отсутствие 3-полосых раковин в Загорянском и их наличие в некоторых других колониях из Московской области, по-видимому, можно рассматривать как не прямое подтверждение того, что хотя бы часть этих колоний не была образована улитками из Загорянского. Хотя невозможно полностью исключить возможность того, что 3-полосые раковины присутствовали в Загорянском на начальных стадиях интродукции. Гетерогенное происхождение известных колоний *C. nemoralis* в Московской области также подтверждается современным распространением вида в этом регионе, связью большинства колоний с садовыми питомниками или местами, где используются выращенные в этих питомниках растения, как упоминалось выше.

В колонии из Шереметьевского, образованной, скорее всего, в 2005 г. улитками или их яйцами, перенесенными с саженцами яблонь из питомника в Долгопрудном [Egorov, 2018], фенетическая структура сильно обеднена. Очевидно, из-за ограниченного количества особей-основателей новообразованная колония стала мономорфной по фоновому цвету (розовый). Кроме того, там не был обнаружен фенотип P00000, отмеченный в большинстве исследованных колоний и составлявший 8,5% в Долгопрудном. Вместо 5-полосых раковин, которые имело более двух третей улиток в Долгопрудном, здесь преобладающим стал наиболее светлый из оставшихся фенотипов, а именно P00300. В Долгопрудном его доля была всего 6,5% (табл. 2).

Происхождение большинства колоний *C. nemoralis* в Московской области (за исключением таковых в Загорянском и Долгопрудном) неизвестно. Поэтому провести для них подобное сравнение невозможно. Однако примеры колоний из Загорянского, Шереметьевского и Нахабино ясно указывают на то, что образование новых колоний, вызванное преднамеренным или непреднамеренным переносом улиток людьми, обычно связано с уменьшением исходного генетического и фенетического разнообразия, проявляющимся в различной степени. На большинстве участков в Нахабино это привело не только к отсутствию коричневых раковин, но и к сцепленному наследованию розового цвета раковины и отсутствия полос на ней, а в Шереметьевском – к образованию колонии, мономорфной по фоновому цвету. Соотношение оставшихся групп фенотипов может оставаться при этом относительно стабильным (Бух и Загорянский, табл. 5) или значительно изменяться (Долгопрудный и Шереметьевский, табл. 2).

Считается, что значения Fst могут зависеть от времени заселения городов улитками [Cameron et al., 2009]. Однако данные, полученные для некоторых не очень крупных городов [Cameron et al., 2009, 2014], приведенные в таблице 6, затруднительно сравнивать с относительно небольшим количеством выборок, собранных на гораздо большей территории и на более крупных участках. Даже в Подкарпатском воеводстве, заселение которого *C. nemoralis* началось еще во второй половине XIX в. [Ваковский, 1880], при сравнении выборок из нескольких населенных пунктов значения Fst несколько увеличиваются. Это увеличение еще более заметно в Московской области, особенно для бесполосых раковин (табл. 6). Относительно высокие значения Fst, рассчитанные для Москвы и ее окрестностей могут быть связаны не только с относительно небольшим количеством пространственно изолированных колоний и их относительной молодостью, но и, весьма вероятно, с их различным происхождением (см. выше).

Поскольку процесс антропохорного расселения *C. nemoralis* по Московской области будет продолжаться и дальше, можно ожидать обнаружения новых колоний с обедненным фенотипическим составом, обусловленным непреднамеренным переносом небольшого количества особей из других интродуцированных колоний и, прежде всего, из колоний, связанных с питомниками.

Данные о фенетической структуре интродуцированных колоний *C. nemoralis* в Московской области, а также предыдущая публикация, посвященная распространению вида в этом регионе [Егоров, 2018], могут быть использованы для последующего мониторинга известных колоний. В частности, такие наблюдения могут ответить на вопрос, останется ли фенетическая структура исследованных колоний относительно стабильной в течение длительного времени, сохраняя эффект основателя, или же она будет постепенно изменяться под влиянием селективных и неселективных факторов. Нахабино может стать особенно показательным в этом отношении, поскольку здесь на относительно небольшой территории и в одинаковых условиях обитают колонии с разной фенетической структурой, разделенные антропогенными барьерами.

Литература

- Alexander R.C. 1952. Introduced species of land snails in New Jersey. *The Nautilus*, 65(4): 132–135.
- 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.
- Boettger C.R. 1926. Die Verbreitung der Landschneckengattung *Cepaea* Held in Deutschland. *Archiv für Molluskenkunde*, 58: 11–24.
- Brussard P.F. 1975. Geographic variation in North American colonies of *Cepaea nemoralis*. *Evolution*, 29(3): 402–410.
- 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., Cox R.J., von Proschwitz T., Horsák M. 2014. *Cepaea nemoralis* (L.) in Göteborg, S.W. Sweden: variation in a recent urban invader. *Folia Malacologica*, 22(3): 169–182.
- 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., Ożgo M., Horsák M., Bogucki, Z. 2011. At the north-eastern extremity: variation in *Cepaea nemoralis* (L) around Gdańsk, northern Poland. *Biologia*, 66(6): 1097–1113.
- 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.
- Cameron R.A.D., Pokryszko B.M., Horsák M. 2009. Contrasting patterns of variation in urban populations of *Cepaea* (Gastropoda: Pulmonata): a tale of two cities. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97: 27–39.
- Clarke B.C. 1960. Divergent effects of natural selection on two closely-related polymorphic snails. *Heredity*, 14(3–4): 423–443.
- Clench W.J. 1930. Additional notes on the colony of *Helix nemoralis* at Marion, Mass. *The Nautilus*, 44: 13–14.
- Dwigubsky J. 1802. *Primitiae faunae Mosquensis, seu Enumeratio animalium, quae sponte circa Mosquam vivunt*. Typis Caesareae Mosquensis Universitatis, Mosquae, 219 p.
- 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., 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].

- 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 solutions? *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*. Supplement, 35: 1–239.
- 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.
- McConnell D. 1936. Notes on *Helix nemoralis* at Lexington, Virginia. *The Nautilus*, 50(1): 15–16.
- 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.
- Peltanová A., Dvořák L., Juříčková L. 2012. The spread of non-native *Cepaea nemoralis* and *Monacha cartusiana* (Gastropoda: Pulmonata) in the Czech Republic with comments on other land snail immigrants. *Biologia*, 67(2): 384–389.
- 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.
- Schilder F.A., Schilder M. 1957. *Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Schluß: Die Bänderschnecken Europas*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 93–206 p.
- Schnetter M. 1950. Veränderungen der genetischen Konstitution in natürlichen Populationen der polymorphen Bänderschnecken *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 13: 192–206.
- Sverlova N.V. 2001. Polymorphism of the introduced species *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) in Lvov. 2. Variability of polymorphic structure within the city. *Zoologicheskij Zhurnal*, 80(6): 643–649 [In Russian].

- Sverlova N.V. 2002. The influence of anthropogenic barriers on phenotypical structure of populations of *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata) under urban conditions. *Vestnik zoologii*, 36(5): 61–64 [In Russian].
- 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].
- Taylor J.W. 1914. *Monograph of the land & freshwater Mollusca of British Isles. Zonotidae, Endodontidae. Helicidae*. Taylor brothers publishers, Leeds, 522 p.
- 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.

Табл. 1. Фенетическая структура выборок *C. nemoralis* (только половозрелые особи) из Москвы и Московской области

Фенотипы	Москва		Московская область									Всего
	Лианозово	Котловка	Дмитров	Долгопрудный	Загорянский	Лобня	Малаховка	Мытищи	Нахабино	Пушино	Шереметьевский	
Желтые бесполовые												
Y00000	1	9	–	1	1	–	–	–	–	–	–	12
Желтые с одной центральной полосой и модификации												
Y00300	77	1	2	6	1	–	2	33	7	3	–	132
Y0030[5]	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	2
Y003[4]0	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
Желтые с 3 нижними полосами												
Y00345	–	–	–	2	–	5	–	4	42	–	–	53
Y003(45)	–	–	–	1	–	–	–	2	14	–	–	17
Желтые с 5 неслитыми полосами и варианты с отсутствием или расщеплением одной полосы												
Y12345	29	–	–	14	–	–	3	14	57	–	–	117
Y123445	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
Y02345	1	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	2
Y10345	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1
Y12045	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1
Желтые с 5 полосами и слиянием полос												
Y(12)345	–	–	–	1	–	1	–	1	1	–	–	4
Y1(23)45	–	–	–	1	–	–	–	–	3	–	–	4
Y123(45)	28	–	–	15	–	–	–	6	14	1	–	64
Y(12)3(45)	7	1	–	10	–	–	–	6	8	1	–	33
Y(123)(45)	9	–	–	10	1	–	–	3	5	–	–	28
Y1(23)(45)	3	–	–	2	–	–	–	1	2	–	–	8
Y1(2345)	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
Y(12)(345)	–	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–	3
Y(12345)	4	–	–	3	–	–	–	1	–	–	–	8
Розовые бесполовые и модификация												
P00000	61	13	20	18	3	8	–	89	232	–	–	444
P00[3]00	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
Розовые с одной центральной полосой и модификации												
P00300	79	–	87	11	21	1	13	20	1	1	28	262
P0[2]3[4]0	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	1
P10300	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	1
Розовые с 3 нижними полосами												
P00345	–	–	–	6	–	–	–	2	4	–	9	21
P003(45)	1	–	–	6	–	–	–	–	–	–	–	7
Розовые с 5 неслитыми полосами и варианты с отсутствием одной полосы												
P12345	16	1	2	14	8	–	16	13	3	–	3	76
P10345	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1

P12045	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1
	Розовые с 5 полосами и слиянием полос											
P(12)345	–	–	–	3	5	–	2	1	–	–	–	11
P1(23)45	1	–	1	4	–	–	–	–	–	–	–	6
P123(45)	13	2	3	9	3	–	3	4	1	1	–	39
P(123)45	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2
P(12)3(45)	25	6	4	14	6	–	3	3	1	–	–	62
P(123)(45)	14	–	1	4	8	–	–	2	–	–	–	29
P1(23)(45)	6	–	1	4	–	–	–	–	–	–	–	11
P(12345)	7	–	–	2	6	–	–	1	–	–	–	16
	Коричневые без полос											
B00000	–	13	–	–	88	–	21	–	14	–	–	136
	Коричневые с одной центральной полосой											
B00300	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	1
Всего	388	46	121	167	154	15	63	208	411	7	40	1620

Табл. 2 Частоты основных фенотипов и групп фенотипов в выборках *S. nemoralis* (половозрелые и молодые особи) из Москвы и Московской области, %

Фенотипы и их группы	Москва		Московская область								В целом	
	Лианозово	Котловка	Дмитров	Долгопрудный	Загорянский	Лобня	Малаховка	Мытищи	Нахабино	Пушино		Шереметьевский
По сочетанию фонового цвета и опоясанности												
Y00000	0,2	21,6	–	1,2	0,6	–	–	–	–	–	–	0,8
Y00300+	21,0	2,0	1,9	4,1	1,3	4,2	3,0	16,2	2,2	30,0	–	8,0
Y00345+	–	–	–	2,4	–	33,3	–	3,5	14,9	–	–	5,8
Y12345+	21,5	2,0	–	40,7	0,6	4,2	4,5	17,1	23,8	20,0	–	19,2
P00000+	14,8	27,5	16,3	8,5	1,9	54,2	–	41,2	50,9	10,0	–	27,7
P00300+	19,5	2,0	71,3	6,5	14,8	4,2	21,2	9,2	0,6	20,0	70,4	14,9
P00345+	0,2	–	–	7,3	–	–	–	0,9	1,3	–	20,4	1,8
P12345+	22,8	19,6	10,6	29,3	23,2	–	37,9	11,4	1,3	20,0	9,1	14,3
B00000	–	25,5	–	–	56,8	–	33,3	0,4	5,0	–	–	7,5
B00300	–	–	–	–	0,6	–	–	–	–	–	–	0,05
По фоновому цвету раковины												
Желтый / Yellow	42,7	25,5	1,9	48,4	2,6	41,7	7,6	36,8	40,9	50,0	–	33,7
Розовый / Pink	57,3	49,0	98,1	51,6	40,0	58,3	59,1	62,7	51,4	50,0	100,0	58,7
Коричневый / Brown	–	25,5	–	–	57,4	–	33,3	0,4	5,0	–	–	7,5
По количеству полос												
00000+	15,0	74,5	16,3	9,8	59,4	54,2	33,3	41,7	55,9	10,0	–	35,9
00300+	40,5	3,9	73,1	10,6	16,8	8,3	24,2	25,4	2,8	50,0	70,4	22,9
00345+	0,2	–	–	9,8	–	33,3	–	4,4	16,2	–	20,4	7,7
12345+	44,3	21,6	10,6	69,9	23,9	4,2	42,4	28,5	25,1	40,0	9,1	33,5
С 0–1 или с 3–5 полосами												
00000+ и 00300+	55,5	78,4	89,4	20,3	76,1	62,5	57,6	67,1	58,7	60,0	70,4	58,8
00345+ и 12345+	44,5	21,6	10,6	79,7	23,9	37,5	42,4	32,9	41,3	40,0	29,5	41,2
N	447	51	160	246	155	24	66	228	680	10	44	2111

Примечания: + включает и другие фенотипы, которые можно считать производными от указанного (см. методы), N – объем выборки. Выделены максимальные значения.

Табл. 3. Фенетическая структура выборок *C. nemoralis* (половозрелые и молодые особи) из Нахабино, Московская область.

Фенотипы и их группы	Участки							Всего
	1	2	3	4	5	6	7	
По сочетанию фонового цвета и опоясанности								
Y00300+	2	–	1	2	–	8	2	15
Y00345+	15	4	16	41	–	2	23	101
Y12345+	26	6	<u>32</u>	52	11	7	28	162
P00000	<u>63</u>	<u>63</u>	23	<u>93</u>	<u>17</u>	11	<u>76</u>	<u>346</u>
P00300	–	–	–	–	–	4	–	4
P00345+	–	–	–	–	–	9	–	9
P12345+	–	–	–	–	–	9	–	9
B00000	–	–	–	–	2	<u>32</u>	–	34
По фоновому цвету раковины								
Желтый	43	10	<u>49</u>	<u>95</u>	11	17	53	278
Розовый	<u>63</u>	<u>63</u>	23	93	<u>19</u>	<u>33</u>	<u>76</u>	<u>370</u>
Коричневый	–	–	–	–	–	32	–	32
По количеству полос								
00000+	<u>63</u>	<u>63</u>	23	<u>93</u>	<u>19</u>	<u>43</u>	<u>76</u>	<u>380</u>
00300+	2	–	1	2	–	12	2	19
00345+	15	4	16	41	–	11	23	110
12345+	26	6	<u>32</u>	52	11	16	28	171
N	106	73	72	188	30	82	129	680

Примечания: аналогично таблице 2.

Табл. 4. Фенетическая структура двух выборок *C. nemoralis* из района Бух в Берлине, Германия (данные из картотеки Шильдеров).

Фенотипы	Летний лагерь, в 1952 г.	Возле госпиталя в 1951 г.	Сумма
00000	505	198	703
00300	166	118	284
10300	1	–	1
02300	2	–	2
00340	5	2	7
00305	9	3	12
00345	6	4	10
003(45)	7	5	12
00(345)	1	2	3
12345	21	19	40
10345	–	2	2
10305	1	–	1
(12)0(45)	1	–	1
(12)345	4	2	6
1(23)45	2	1	3
(123)45	2	–	2
123(45)	17	7	24
(12)3(45)	36	9	45
(123)(45)	23	4	27
(12345)	10	2	12
12(345)	–	1	1
(12)(345)	1	–	1
1(23)(45)	1	–	1
Всего	821	379	1200
Доля желтых раковин, %	42.3	33.2	39.4

Табл. 5. Частоты групп фенотипов в Бухе (Берлин, Германия) и в Московской области, %.

Группы фенотипов	Германия	Московская область	
	Бух	Загорянский	Прочие населенные пункты
Желтые раковины	39.4	1.9	34.0
00000+	58.6	59.7	34.2
00300+	24.5	16.2	24.6
00345+	3.1	–	6.2
12345+ всего	13.8	24.0	35.0
12345+ без слияний	3.6	5.2	13.5
12345+ со слияниями	10.3	18.8	21.5
N	1200	154	1336

Табл. 6. Изменчивость фенетической структуры *C. nemoralis* в урбанизированной среде.

Город (область), страна, литературный источник	Комментарии	Коэффициент инбридинга Fst		
		Желтый	00000+	00300+
Шеффилд, Англия [Cameron <i>et al.</i> , 2009]	В пределах природного ареала, но активная колонизация города только в последние десятилетия	0.207	0.350	0.284
Гётеборг, Швеция [Cameron <i>et al.</i> , 2014]	За пределами природного ареала, интродуцирован не позднее середины XIX в., увеличение распространения в последние десятилетия	0.212	0.302	0.277
Вроцлав, Польша [Cameron <i>et al.</i> , 2009]	За пределами природного ареала, интродуцирован более столетия назад	0.089	0.092	0.123
Жещув, Польша, рассчитано на основании данных Ožgo [2005]	Аналогично Вроцлаву	0.163	0.193	0.153
Подкарпатское воеводство Польши, рассчитано на основании данных Ožgo [2005]	5 населенных пунктов, включая Жещув (см. выше)	0.194	0.218	0.186
Нахабино, Россия, наши данные	Интродуцирован, впервые отмечен в 2006 г.	0.118	0.094	0.178
Московская область, Россия, наши данные (включая Нахабино как одну выборку)	Интродуцирован в начале 1980-х гг. 8 населенных пунктов, исключая Пушино	0.187	0.243	0.265

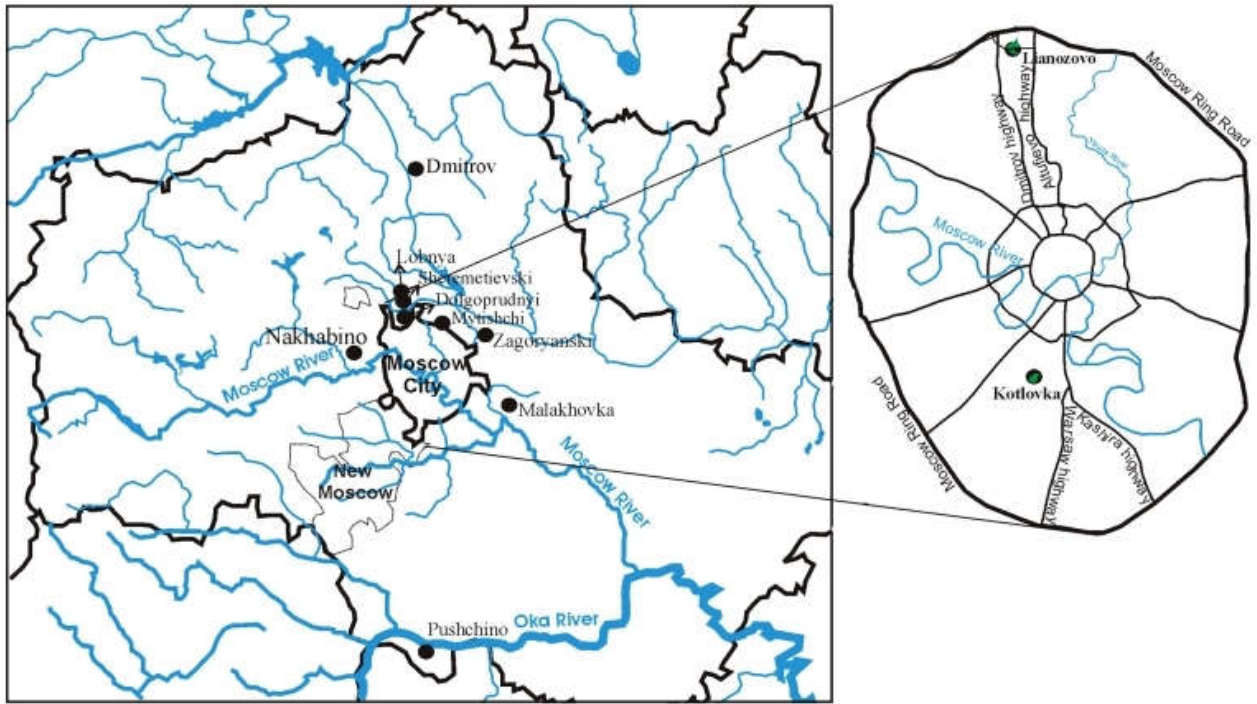


РИС. 1. Расположение мест сбора в Московской области.

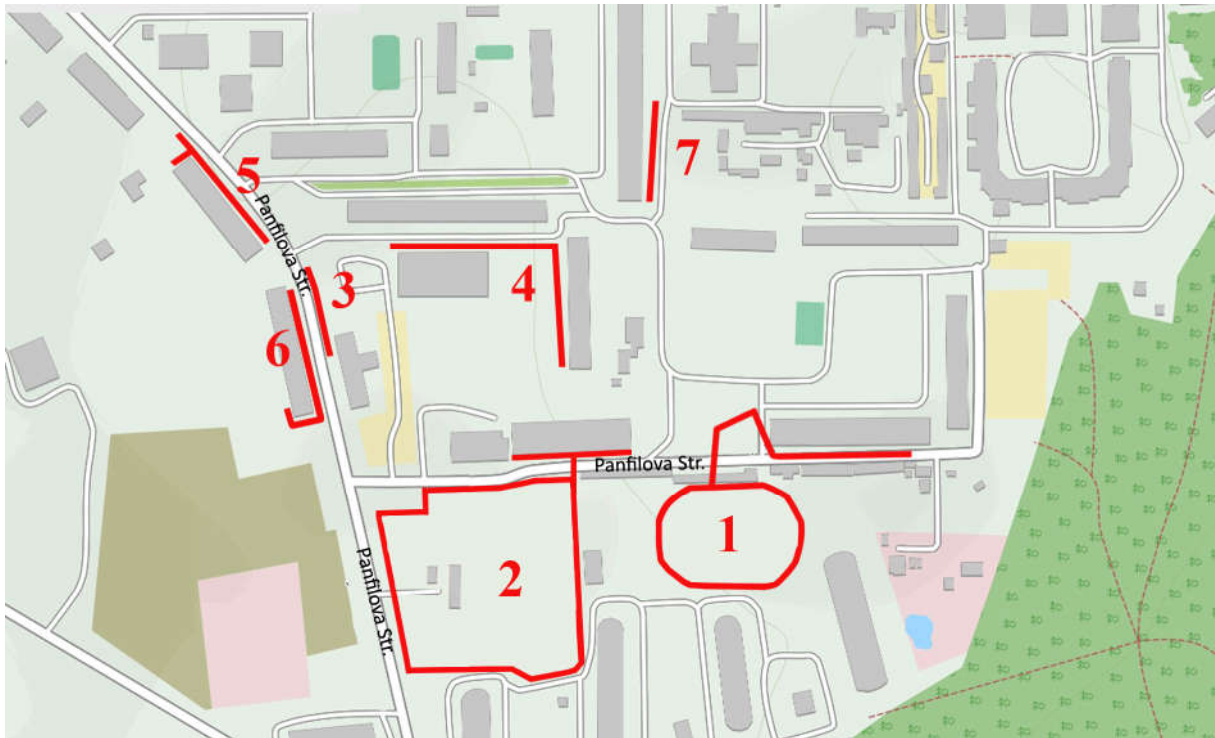


РИС. 2. Расположение мест сбора в Нахабино.

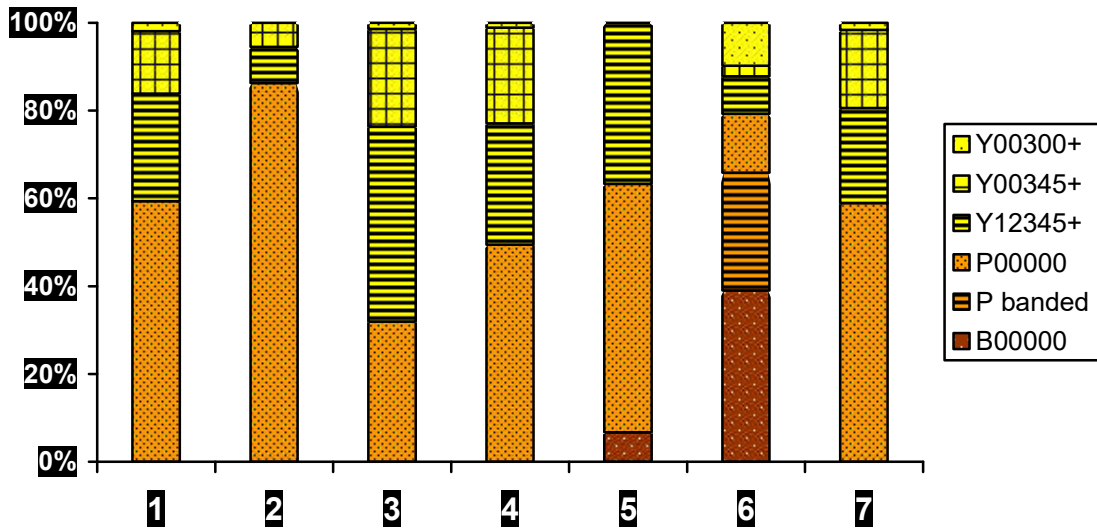
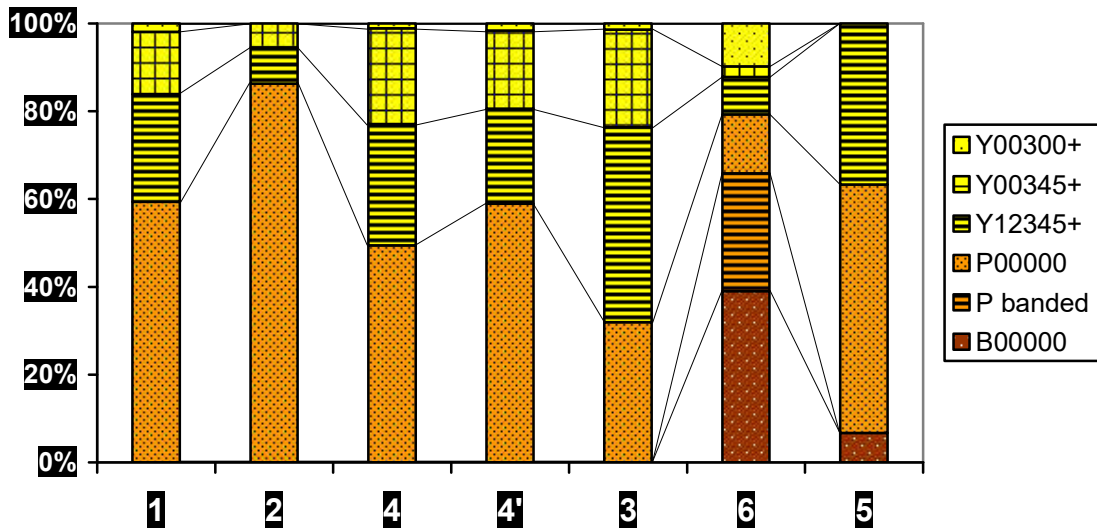


РИС. 3. Соотношение основных фенотипов и групп фенотипов в исследованных колониях *C. nemoralis* в Нахабино. Номера участков аналогично рисунку 2.



Первичный вариант диаграммы, забракованный одним из рецензентов, лучше отображавший пространственные изменения фенетической структуры *C. nemoralis* в Нахабино. Участок № 7 (единственная выборка 2006 г.), расположенный возле участка № 4, здесь обозначен как участок № 4'. Хорошо заметно изменение фенетической структуры на участке № 3, расположенном через дорогу от участка № 6 (см. схему расположения участков на рис. 2).