

**Изначальный русский текст статьи:**

**Gural-Sverlova N. V., Gural R. I., Rodych T.V. Shell banding and color polymorphism of the introduced snail *Cerpea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae) in Lviv, Western Ukraine // Zoodiversity. – Vol. 55, No. 1. – P. 51-62.**

УДК 594.38 (477.8)

**ОКРАСОЧНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ РАКОВИН ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ УЛИТКИ *CERPEA NEMORALIS* (GASTROPODA, HELICIDAE) ВО ЛЬВОВЕ, ЗАПАД УКРАИНЫ**

Н. В. Гураль-Сверлова<sup>1\*</sup>, Р. И. Гураль<sup>1</sup>, Т. В. Родич<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Государственный природоведческий музей НАН Украины, Львов

ул. Театральная, 18, Львов, 79008 Украина

E-mail: sverlova@pip-mollusca.org

<sup>2</sup>Львовская национальная академия искусств

ул. В.Кубийовича, 38, Львов, 79011 Украина

E-mail: rodych.taras@gmail.com

\*Автор для переписки

**Окрасочный полиморфизм раковин интродуцированной улитки *Cerpea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae) во Львове, запад Украины. Гураль-Сверлова, Н. В., Гураль, Р. И., Родич Т.В.** – Исследована окраска раковин у более чем 3 тысяч взрослых особей лесной цепи *Cerpea nemoralis* из 15 колоний, обнаруженных в 2019-2020 гг. в г. Львове и в непосредственной близости от его южной административной границы (с. Зубра). В большинстве колоний преобладали относительно светлые фенотипы: чаще всего R00000, реже Y00000 или Y00300. В целом, более трети собранных экземпляров имели фенотип R00000. Продемонстрирована значительная изменчивость фенетической и генетической структуры этого интродуцированного вида на исследованной территории, обычно не имеющая отчетливой связи с пространственным расположением колоний или с затененностью местообитаний. Это может быть связано как со случайными факторами (эффект основателя, дрейф генов в недавно образованных колониях), так и с относительной молодостью колоний. В будущем полученные данные могут быть

использованы для мониторинга возможных многолетних изменений фенетической структуры исследованных колоний для оценки потенциального влияния на эту структуру селективных факторов, прежде всего – климатической селекции за пределами природного ареала *C. nemoralis*.

Ключевые слова: наземные моллюски, лесная цепя, интродукция, фенетическая структура, Украина.

## **Введение**

*Cerpea nemoralis* (Linnaeus, 1758) – вид западноевропейского происхождения (Boettger, 1926; Taylor, 1914), природный ареал которого частично включает также Северную и Центральную Европу. На территории Украины известны пока немногочисленные достоверные находки этого вида, большинство из которых сделано на западе страны и только в последние годы (Gural-Sverlova et al., 2020). В 2019-2020 гг. на территории Львова и в непосредственной близости от административных границ города было обнаружено 15 ранее неизвестных колоний *C. nemoralis*, многие из которых оказались довольно многочисленными, что позволило впервые количественно проанализировать изменчивость фенетической структуры в пределах города. До сих пор исследования подобной направленности и масштаба проводились только в Северной и Центральной Европе (Cameron et al., 2009, 2014), т.е в регионах с менее континентальным климатом по сравнению с Украиной, а в Восточной Европе – только для родственного вида *Cerpea hortensis* (O.F.Müller) во Львове (Sverlova, 2005; Sverlova et al., 2006).

Поскольку многие альтернативные окрасочные признаки (фены) у *C. nemoralis* и *C. hortensis* являются наследуемыми (Murray, 1975), изучение их пространственной и временной изменчивости позволяет изучать популяционно-генетические процессы, что может быть особенно интересным для интродуцированных видов. Поэтому основными задачами этой публикации были: 1) как можно более детальное описание фенетической структуры во всех обнаруженных колониях – как основа для ее последующего мониторинга; 2) оценка масштабов и особенностей теперешней фенетической и генетической изменчивости *C. nemoralis* в пределах города; 3) анализ возможной связи этой изменчивости с характером заселенных улитками местообитаний.

## Материал и методы

Половозрелых особей *C. nemoralis* (с отвернутыми краями устья на раковинах) собирали в 2019-2020 гг. на 14 участках в административных границах Львова (участки №№ 1-14) и одном дополнительном участке на его южной окраине (с. Зубра, участок № 15). Месторасположение участков показано на рис. 1, а их описания даны ниже. Участки пронумерованы по направлению от западной границы Львова к его центральной части, а потом – от центра к югу. При низкой численности улиток в сборы попадали также их пустые раковины с хорошо сохранившейся окраской, позволявшей точно определять фенотипы. В целом был определен фоновый цвет и характер опоясанности раковин у более, чем 3-х тыс. экземпляров *C. nemoralis*.

Участок № 1, 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, протяженность около 180 м, лесополоса вдоль автотрассы, независимые сборы в июне (coll. Родич Т.В., по всей длине участка, обозначено как «1а») и в июле 2020 г. (coll. Гураль-Сверлова Н.В., в центральной и восточной части участка, обозначено как «1б»). Поскольку часть особей из первой выборки могла попасть во вторую, второй сбор не учитывали в таблице 1 в графе «Total». В таблице 2 указаны частоты групп фенотипов, средние для двух сборов. На остальных участках повторный сбор одних и тех же улиток или пустых раковин был исключен.

Участок № 2, ул. Любинская, перед старым терминалом аэропорта, 49°48'59.5"N 23°57'19.6"E, круглый газон диаметром немного менее 20 м с высаженными на нем группами декоративных кустарников, преимущественно низкорослых можжевельников, два сбора в июле 2020 г., coll. Гураль-Сверлова Н.В. Реконструкция и озеленение участка были проведены около 10 лет назад, таким может быть и возраст обнаруженной колонии.

Участок № 3, ул. Любинская, на бывшей территории воинской части, 49°49'08.5"N 23°57'36.0"E, протяженность около 30 м, затененный участок с густой древесной растительностью, несколько сборов в мае 2020 г., coll. Родич Т.В.

Участок № 4, ул. Сигнивка, приусадебный участок возле дома № 48, 49°49'31.4"N 23°57'27.9"E, высокие декоративные кусты (кериа японская), дикий виноград на проволочном заборе, несколько сборов в июле 2020 г., coll. Гураль-Сверлова Н.В. 7 взрослых и несколько ювенильных особей были найдены вдоль фрагмента ограды

длиной около 4 м. На соседних участках *C. nemoralis* обнаружить пока не удалось. Ближайшая колония (участок № 5) находится на расстоянии около 200 м.

Участок № 5, ул. Лютнева, вокруг особняка № 33, 49°49'33.0"N 23°57'43.1"E, протяженность около 30 м, различная декоративная растительность, высаженная вдоль ограды, несколько сборов в июле 2020 г., coll. Гураль-Сверлова Н.В. По-видимому, колония образована совсем недавно, и улитки только начинают проникать на приусадебные участки соседних особняков.

Участок № 6, возле пересечения ул. Городецкая с ул. И.Багряного и ул. Ровная, между 49°49'48.4"N 23°58'35.2"E, 49°49'54.1"N 23°58'29.9"E, 49°49'54.9"N 23°58'33.8"E и 49°49'51.2"N 23°58'36.6"E, протяженность около 150 м, приусадебные участки особняков и обочины дорог с различной растительностью и освещенностью, 28.06.2020 г., coll. Гураль-Сверлова Н.В.

Участок № 7, возле пересечения ул. Генерала Чупрынки с ул. О.Маковея и ул. Л.Цегельского, между 49°49'21.5"N 24°00'00.1"E, 49°49'21.5"N 24°00'03.4"E, 49°49'19.3"N 23°59'58.7"E и 49°49'18.5"N 24°00'02.8"E, протяженность около 60 м, участки с различной растительностью и освещенностью возле особняков и многоквартирных зданий, несколько сборов в июне 2020 г., coll. Гураль-Сверлова Н.В.

Участок № 8, ул. Червоная, между 49°49'25.3"N 24°00'24.6"E и 49°49'30.9"N 24°00'25.0"E, протяженность немного более 100 м, участки с различной растительностью и освещенностью возле особняков и многоэтажного дома № 26 по ул. Княгини Ольги, несколько сборов в июле 2020 г., coll. Гураль-Сверлова Н.В.

Участок № 9, ул. Д.Витовского, возле домов №№ 30 и 34 и на прилегающем к ним краю парка Цитадель, между 49°49'47.1"N 24°01'35.8"E, 49°49'48.8"N 24°01'32.5"E и 49°49'47.8"N 24°01'30.6"E, протяженность до 80 м, большая часть участка представляет собой крутой склон южной экспозиции, затененный высокими деревьями, многократные сборы в июне 2020 г., coll. Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И. Участок отделен от последующего холмом с парком Цитадель, в верхней части которого *C. nemoralis* пока не встречается.

Участок № 10, ул. Каличья Гора, вокруг бывшей виллы «Засвиття» (№ 24), между 49°50'05.4"N 24°01'37.6"E и 49°50'07.7"N 24°01'33.6"E, протяженность около 70 м, на боярышнике, высаженном вдоль кирпичного забора виллы и на озелененных участках возле соседних многоквартирных домов, многократные сборы в августе 2019 г. и в мае-июне 2020 г., coll. Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И. В предыдущей

публикации (Gural-Sverlova et al., 2020) участок обозначен как «Львов-3». При анализе материала, собранного на нем в 2019 г. (Gural-Sverlova et al., 2020: table 2), за *C. nemoralis* были ошибочно приняты несколько особей *C. hortensis* с розовой раковинной и темной губой, локально встречающихся на том же участке. В этой публикации они были исключены из расчетов.

Участок № 11, ул. В.Гнатюка, возле памятника погибшим правоохранителям, 49°50'29.8"N 24°01'21.0"E, два небольших фрагмента газона длиной 10-15 м и шириной до 5 м с высаженными на них группками низкорослых хвойных декоративных растений, преимущественно стелящихся можжевельников, несколько сборов в конце июня – начале июля 2020 г., coll. Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И. Памятник открыт в конце 1999 г., после чего было проведено озеленение территории вокруг него. Поэтому возраст обнаруженной колонии может составлять около 20 лет.

Участок № 12, между ул. Зеленая и ул. Крымская, на окраине Снопковского парка, между 49°49'28.6"N 24°02'41.0"E, 49°49'27.8"N 24°02'56.9"E и 49°49'26.8"N 24°02'45.6"E, протяженность около 200 м, преимущественно приусадебные участки особняков и прилегающие к ним открытые участки с высокой травой (Gural-Sverlova et al., 2020: fig. 2A), многократные сборы в июле 2019 г. и с мая по июль 2020 г., coll. Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И. В предыдущей публикации (Gural-Sverlova et al., 2020) участок обозначен как «Львов-2».

Участок № 13, между ул. И.Чмолы (преимущественно) и ул. Луганская (отдельные особи), вокруг территории бывшего садового центра, между 49°48'52.1"N 24°01'30.2"E, 49°48'52.6"N 24°01'12.6"E, 49°48'42.9"N 24°01'20.5"E и 49°48'41.6"N 24°01'29.3"E, протяженность около 250 м, преимущественно в местах, затененных высокими деревьями (Gural-Sverlova et al., 2020: fig. 1A), многократные сборы с июня по сентябрь 2019 г. и с апреля по сентябрь 2020 г., coll. Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И. В предыдущей публикации (Gural-Sverlova et al., 2020) участок обозначен как «Львов-1».

Участок № 14, ул. Хуторивка возле въезда на рынок «Шувар», 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, протяженность около 70 м, открытый участок с высокой травой, остатки винограда на проволочной изгороди, 23.06.2020 г., coll. Гураль-Сверлова Н.В.

Участок № 15, Пустомытовский р-н, с. Зубра (территория, примыкающая к южной окраине Львова), между 49°46'42.7"N 24°03'08.4"E и 49°46'43.4"N

24°03'01.4"E, протяженность до 100 м, пустырь между домами с высокой травой и разреженно растущими с одного края кустами и молодыми деревьями (Gural-Sverlova et al., 2020: fig.1C), несколько сборов в мае-июне 2019 г. и в июне 2020 г., coll. Гураль-Сверлова Н.В.

Чтобы избежать влияния случайных факторов сбора на результаты расчетов, из них были исключены участки, на которых было собрано менее 50 живых взрослых улиток или их пустых раковин. Таковыми оказались участки №№ 4 и 5, очевидно, только совсем недавно заселенные *C. nemoralis*, о чем свидетельствовали и низкая численность улиток, и крайне ограниченное пространство, на котором их регистрировали (см. описания соответствующих участков).

Для анализа возможного влияния характера заселенных улитками битотопов на фенетическую структуру их колоний все исследованные участки (за исключением упомянутых выше участков №№ 4 и 5) были поделены на три группы, обозначенные как 1) «открытые», хорошо освещаемые солнцем, большая часть территории которых не была затенена деревьями или высокими кустами, реже – с полным отсутствием деревьев и кустарников; 2) «затененные», полностью или почти полностью затененные высокими деревьями, часто – с густым древесно-кустарниковым подростом; 3) «мозаичные», на которых на относительно небольшой территории чередовались участки с различной растительностью и затененностью, и которые поэтому нельзя было отнести ни к одному из предыдущих типов. Кроме затененности деревьями учитывали также затененность участков домами (особенно многоэтажными), сплошными (не проволочными) заборами и т.п. Хотя территория бывшего садового центра (участок № 13) имела и открытые участки, однако улиток собирали преимущественно в затененных высокими деревьями местах по краю этой территории и возле нее. Поэтому участок № 13 был отнесен к группе затененных биотопов.

Фенотипы определяли и записывали по стандартной методике [Clarke, 1960], учитывая фоновый цвет раковины и характер ее опоясанности на последнем обороте. Спиральные темные полосы обозначали арабскими цифрами от 1 до 5, считая их по направлению от вершины раковины вниз. 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, часто размытых полос (модификация), изредка появляющихся на раковинах, имеющих генетически детерминированный фенотип 00000, 00300 или 00345, обозначали квадратными скобками. При дальнейшей сортировке фенотипов на группы (см. ниже) такие полосы не учитывали. Едва заметные следы полос, иногда видимые только возле самого устья раковины, специально не обозначали в формулах фенотипов. Фоновый цвет раковины обозначали как Y – желтый, P – розовый, B – коричневый. Белые или почти белые раковины без желтого пигмента традиционно относили к желтым.

При последующем анализе фенетической структуры исследованных колоний *C. nemoralis*, отдельные фенотипы, выделяемые по характеру полосатости раковины (табл. 1), были объединены в 4 группы: 1) бесполосые – в данном исследовании исключительно фенотип 00000; в целом включает также отдельные генетически бесполосые раковины с 1-2 неясными полосами (модификации); 2) с одной центральной полосой – то же самое для фенотипа 00300; 3) трехполосые – все раковины с тремя нижними полосами, дискретными или слившимися, иногда с одной или двумя нечеткими верхними полосами (модификации); 4) пятиполосые – фенотип 12345 и его вариации с отсутствием или слиянием отдельных полос. Поскольку у *C. nemoralis* отсутствие/наличие полос на раковине и ее фоновый цвет могут наследоваться сцепленно (Murray, 1975), при сравнении фенетической структуры исследованных колоний эти группы рассматривали в сочетании с фоновым цветом (табл. 2).

Чтобы формально оценить интенсивность пигментации раковин в колониях, все фенотипы были разделены на 3 группы: 1) «светлые», включающие фенотипы Y00000, Y00300, P00000, P00300 и их модификации; 2) «средние», включающие все желтые и розовые трехполосые раковины, а также пятиполосые раковины без слияния полос; 3) «темные», объединяющие коричневые раковины (во Львове представленные исключительно фенотипом B00000), а также желтые и розовые пятиполосые раковины со слившимися полосами. Для раковин из первой группы характерна не только светлая, но и относительно однородная окраска. Для второй группы характерно сочетание контрастных темных и светлых участков (темные дискретные полосы, разделенные узкими светлыми промежутками, а также сочетание светлого верха и темного низа у трехполосых раковин). В третьей группе окраска пятиполосых раковин становится не только более темной, но и более однородной (менее полосатой) из-за слияний полос.

Для оценки изменчивости фенетической структуры *C. nemoralis* во Львове был использован коэффициент инбридинга  $F_{st}$ , рассчитанный по частотам фенотипического проявления некоторых наследуемых признаков (Cameron et al., 2009) или по частотам соответствующих аллелей. В первом случае частоты бесполосых раковин, а также раковин с разным фоновым цветом рассчитывали от общего объема выборки, частоты раковин с одной центральной полосой – от количества полосатых раковин, а частоты трехполосых раковин – от количества многополосых раковин (Cameron et al., 2009), что соответствует известным данным о характере наследования упомянутых признаков (Murray, 1975). Частоты аллелей рассчитывались условно, по формуле Харди-Вайнберга для идеальной панмиктической популяции.

Фенетическое сходство исследованных выборок, представленное в виде дендрограммы на рис. 2, рассчитывали по формуле:

$$r = \sqrt{p_1q_1} + \sqrt{p_2q_2} + \dots + \sqrt{p_mq_m};$$

где  $p_1, p_2 \dots p_i$  – частоты групп фенотипов на одном участке;  $q_1, q_2 \dots q_i$  – частоты тех же групп на другом участке. Для расчетов использовали частоты 9 групп фенотипов, выделяемых по сочетанию фонового цвета и количества полос на раковине (табл. 2). Генетическое сходство оценивали по среднему значению, полученному для частот аллелей четырех генов, ответственных за фоновый цвет раковины, отсутствие всех полос на ней, отсутствие всех полос, кроме центральной, и отсутствие двух верхних полос.

Считается, что диаметр панмиктической единицы для *C. nemoralis* равняется 50-60 м (Lamotte, 1951, цитируется по Jones et al., 1977), по другим данным – до 100 м (Schnetter, 1950) при отсутствии природных или антропогенных (Сверлова, 2002а) барьеров, препятствующих свободному передвижению улиток. Размеры исследованных нами участков иногда в несколько раз превышали указанные величины, однако населяющие их улитки были связаны общностью происхождения, могли свободно перемещаться внутри участков и были надежно пространственно изолированы от других известных колоний *C. nemoralis* во Львове. Мы использовали для обозначения таких скоплений улиток термин «колония», хотя в большинстве случаев (за исключением участков 4, 5 и, возможно, 3) их можно было бы считать уже устоявшимися популяциями.

Часть материалов, использованных в этой работе, переданы на хранение в малакологический фонд Государственного природоведческого музея



Национальной академии наук в г. Львове. Фотографии живых улиток и их раковин с разной окраской размещены на одном из музейных интернет-ресурсов (Гураль-Сверлова, Гураль, 2012-2020).

### **Результаты**

В целом в 15 исследованных колониях *C. nemoralis* было зарегистрировано большое разнообразие фенотипов (табл. 1), большая часть из которых имеет наследственную природу, а некоторые редкие варианты окраски, очевидно, следует рассматривать как модификации. Последнее касается прежде всего раковин со слабо развитыми, нечеткими полосами, обозначенными квадратными скобками (см. Материалы и методы). Более трети всех собранных экземпляров были представлены только одним фенотипом – P00000.

На всех участках отмечен полиморфизм по фоновому цвету раковины (табл. 2), хотя в Зубре (участок № 15) розовые раковины имели лишь единичные особи (табл. 1). На участке № 2, наоборот, более 90% улиток имели розовые раковины, что было связано с очень большой долей фенотипа P00000 (около трех четвертых от всех собранных улиток). В целом в исследованных колониях одинаково часто преобладали улитки с желтым или розовым фоновым цветом раковины (табл. 2).

Коричневые раковины, представленные одним фенотипом B00000, были обнаружены только на трех участках (табл. 2), хотя на участке № 9 такой фоновый цвет раковины имела треть собранных улиток. На том же участке наблюдалась значительная изменчивость интенсивности коричневого цвета – от очень темного до почти белого с легким коричневатым оттенком у нескольких экземпляров (Гураль-Сверлова, Гураль, 2012-2020). На остальных двух участках встречались только особи с темно-коричневыми раковинами (Гураль-Сверлова и др., 2020, рис. 2F).

На участке № 14 не только все коричневые раковины были бесполосыми, но и все бесполосые – коричневыми (табл. 2), что может свидетельствовать о полностью сцепленном наследовании этих двух доминантных признаков. Единственным исключением стали пять бесполосых раковин розового или желтого цвета, которые мы классифицировали как модификации от фенотипов P00300 и Y00300 (табл. 1). По периферии оборотов у каждой из этих раковин проходила светлая спиральная полоса (Гураль-Сверлова, Гураль, 2012-2020). Такая полоса, значительно светлее фоновой окраски, временами бывает отчетливо заметной под темной центральной полосой у фенотипа 00300, но не встречается у 00000. У одной из упомянутых выше раковин

перед устьем также были заметны слабые следы отсутствующей центральной темной полосы (Гураль-Сверлова, Гураль, 2012-2020).

Кроме желтых, розовых и коричневых раковин, во Львове были отмечены также белые раковины без следов желтого, розового или коричневого пигмента (Gural-Sverlova, Gural, 2012-2020), при расчетах объединявшиеся с желтыми (см. Материал и методы). В большинстве выборок они либо отсутствовали, либо были представлены отдельными особями. Однако на участке № 6 20% улиток в выборке имели белые раковины. А среди особей, классифицированных как Y00300, таковых было почти 30%.

В отличие от фонового цвета, часть выборок оказалась мономорфной по одному из трех генов, отвечающих за отсутствие (доминантный признак) всех полос на раковине, двух верхних и двух нижних полос или только двух верхних полос (Murray, 1975), что приводит к образованию, соответственно, бесполосых, центральнополосых и трехполосых раковин. В большинстве случаев, в таких выборках отсутствовали особи с доминантным аллелем одного из перечисленных выше генов, изредка – двух из них (табл. 3).

На участке № 10 было обнаружено три взрослых особи со слабо пигментированными (светло-коричневыми или почти розовыми) или бесцветными и прозрачными (гиалозонатными) полосами. Губа у этих раковин также была не типично светлой для *C. nemoralis* – от розоватой до почти полностью белой (Гураль-Сверлова, Гураль, 2012-2020). Одна молодая особь с диаметром раковины не более 1 см и с гиалозонатными полосами была обнаружена также на участке № 8.

Среди групп фенотипов, выделяемых по сочетанию фонового цвета и количества полос (табл. 2), почти во всех случаях преобладал один из четырех наиболее светлых вариантов окраски раковины (см. Материал и методы), чаще всего R00000, реже Y00000 или Y00300. Совокупная частота упомянутых фенотипов и R00300, в среднем, была несколько выше на открытых участках, раковин со «средней» интенсивностью и отчетливо выраженной гетерогенностью окраски – на участках с разнородной растительностью и чередованием открытых и затененных мест, а наиболее темных фенотипов – в затененных местообитаниях, хотя не всегда эти отличия достигали статистически значимого уровня (табл. 4). Средние частоты желтых, бесполосых раковин и раковин с одной центральной полосой не показали статистически значимых отличий между открытыми, затененными и «мозаичными»

местообитаниями, хотя в последних было больше желтых полосатых раковин (табл. 4).

При построении дендрограмм фенетического и генетического сходства исследованных колоний (рис. 2) наибольшее сходство нередко демонстрировали выборки, собранные в разных частях города и в разных типах биотопов. В первом случае все выборки разделились на три основные группы: 1) с ярко выраженным преобладанием Y00300 (более половины особей в выборках) и отсутствием Y00000 и P00000 (участки №№ 6 и 14); 2) с высокими частотами Y00000 – от 22 до 43% по сравнению с 0-1% в прочих выборках (участки №№ 7, 9, 12, 15); 3) прочие, чаще всего с преобладанием P00000. Во втором случае в одну группу объединилось 6 участков, расположенных в центральной части города (участки №№ 9 и 10) и немного южнее ее (участки №№ 7, 8, 12 и 13). Только на этих участках, за исключением участка № 7, были собраны выборки, не мономорфные ни по одному из трех генов, отвечающих за полное или частичное отсутствие полос на раковинах *C. nemoralis* (табл. 3). В обоих случаях большое подобие продемонстрировали участки №№ 2 и 11, на которых улитки обитают в сходных условиях, на небольших изолированных открытых участках с регулярно подстригаемыми газонами и группами низкорослых можжевельников (см. Материал и методы).

Рассчитанные значения коэффициента инбридинга  $F_{st}$  приведены в таблице 5. Для всех рассмотренных наследуемых признаков они были выше при использовании в расчетах частот их фенотипического проявления, а не аллелей соответствующих генов. Наименьший вклад в фенетическую и генетическую изменчивость *C. nemoralis* во Львове вносят такие признаки, как коричневый цвет раковины и полное отсутствие полос на ней.

### **Обсуждение**

Первая попытка интродуцировать *C. nemoralis* во Львов была предпринята еще в конце XIX в. (Łomnicki, 1899), что, однако, не привело к образованию в местах выпуска улиток устойчивых колоний, сохранившихся бы до наших дней (Gural-Sverlova et al., 2020). На рубеже XX и XXI вв. в городе была известна только одна колония этого вида в одном из парков, отличавшаяся низкой численностью и обедненным фенетическим составом (Sverlova, 2002b; Sverlova et al., 2006), к настоящему времени почти полностью вымершая (Gural-Sverlova, Savchuk, 2019). Ряд колоний *C. nemoralis*, обнаруженных во Львове в 2019 и в 2020 гг. и описанных

в этой статье, очевидно, не имеет отношения к ней, что подтверждается более богатым фенетическим составом, прежде всего, наличием на всех участках улиток с бесполосыми и/или пятиполосыми раковинами (Gural-Sverlova et al., 2020).

Таким образом, недавно обнаруженные колонии следует рассматривать как результат более позднего завоза (или, что более вероятно, нескольких независимых завозов) вместе с декоративными растениями, что подтверждает обнаружение двух колоний возле садовых центров, действующего (участок № 14) или недавно закрытого (участок № 13). На тесную связь расширения ареала *C. nemoralis* с садовой культурой обращал внимание еще Boettger (1926). Точный возраст большинства обнаруженных нами колоний установить невозможно, в некоторых случаях его можно косвенно оценить в 10-20 лет (см. описания участков №№ 2 и 11 в Материале и методах). Это хорошо согласуется с окончанием сильного экономического упадка в Украине в 1990-х гг. и началом активно и практически бесконтрольного завоза сюда саженцев садовых и декоративных растений из других европейских стран.

Считается, что значения Fst могут зависеть от времени заселения городов *C. nemoralis* (Cameron et al., 2009, 2014). Полученные нами результаты (табл. 5) сопоставимы с данными, полученными в других регионах Европы для городов, активная колонизация которых *C. nemoralis* началась только в последние десятилетия (Cameron et al., 2009, 2014). Однако высокие значения этого показателя, рассчитанные для Львова, могут быть связаны не только с относительной молодостью исследованных колоний, но также с их полной изолированностью друг от друга и, возможно, с разным происхождением. В будущем фенетическая и генетическая структура таких изолированных колоний может стать более сходной только в том случае, если они будут однонаправлено изменяться под влиянием климатической селекции, действие которой теоретически должно усиливаться за пределами природного ареала.

Мозаичное распределение частот основных групп фенотипов по исследованной территории, что часто приводит к большему фенетическому сходству удаленных, а не соседних колоний *C. nemoralis* во Львове (рис. 2), является вполне ожидаемым для колоний, возникающих не в результате собственной локомоторной активности моллюсков, а исключительно в результате переноса некоторого количества улиток или их яиц людьми. Более интересным, на наш взгляд, является сходство генетической структуры почти всех колоний, расположенных в центральной части

Львова и немного южнее ее (см. Результаты). Наиболее вероятными причинами этого могут быть следующие: 1) все упомянутые участки или хотя бы часть из них могли быть колонизированы особями из одного общего источника, например, из расположенного недалеко от центра города крупного садового центра (возле участка № 13), работавшего там с XX в. и до 2018 г.; 2) эти участки были колонизированы бóльшим количеством особей-основателей (включая сюда и находящиеся среди корней саженцев кладки яиц) с бóльшим генетическим и фенетическим разнообразием, что препятствовало случайному исчезновению или мономорфизации отдельных наследственных признаков.

Косвенным подтверждением первого предположение могло бы стать обнаружение на некоторых из этих участков также особей *C. hortensis* с не типичной для Львова окраской раковин: желтой полосатой (участки №№ 9, 10, 13), розовой в сочетании с темной губой (около 20% на участке № 10, а также одна анатомически проверенная особь на участке № 7), что наводит на мысль о возможной совместной интродукции этих двух видов. Многочисленные колонии *C. hortensis* во Львове, образованные потомками моллюсков, вселившихся на запад Украины еще в XX в. (Sverlova et al., 2006), представлены только тремя вариантами окраски раковины: желтые бесполосые, белые бесполосые и белые полосатые. С другой стороны, на некоторых участках встречаются варианты окраски, отсутствующие возле садового центра: коричневые раковины у *C. nemoralis* (участки №№ 9 и 10), розовые раковины с темной губой у *C. hortensis* (см. выше). Таким образом, этот садовый центр вряд ли стоит рассматривать как потенциальный источник колонизации всех центральных участков.

К сожалению, нам не удалось узнать, какая фирма (или фирмы) высаживала можжевельники и другие декоративные растения на участках №№ 2 и 11. Поэтому нам не известно, является ли большое сходство фенетической и генетической структуры этих двух колоний (рис. 2) результатом их общего происхождения или обитания в сходных условиях.

В отличие от урбанизированных биотопов юго-востока Польши (Ożgo, 2005), заселение которых *C. nemoralis* началось еще в конце XIX в. (Bałowski, 1880), нам не удалось обнаружить статистически достоверных отличий в частотах желтых раковин на участках с разной степенью затенения. Не достигали статистически значимого уровня и отличия в частотах бесполосых и центрально-полосых раковин. Более значимыми оказались отличия в частотах групп фенотипов, выделяемых по

интенсивности пигментации раковин и независимо от характера наследования тех или иных фенотипических признаков (табл. 4).

В настоящее время при анализе потенциальных селективных изменений фенетической структуры у *C. nemoralis* часто используют частоты фенотипического проявления трех аллелей, ответственных за желтый фоновый цвет раковины, полное отсутствие полос на ней и образование раковин с одной центральной полосой среди полосатых раковин (Silvertown et al., 2011). Однако при таком подходе в каждую из групп неизбежно попадают раковины с разной интенсивностью окраски – от очень светлых до очень темных. К последним, например, можно отнести темно-коричневые раковины среди бесполосых и центрально-полосых, пятиполосые раковины со слившимися полосами среди желтых.

Также при этом не учитывается возможное сцепленное наследование фонового цвета раковины и полного отсутствия полос на ней (Murray, 1975), результатом чего, возможно, является тот факт, что раковины с более светлой (желтой) фоновой окраской относительно чаще бывают полосатыми, а розовые и, особенно, коричневые – бесполосыми (Schilder, Schilder, 1957; Sverlova, 2007). Также не исключено, что на наблюдаемое соотношение оказывает воздействие и отбор, действующий против как наиболее светлых, так и наиболее темных вариантов окраски (Sverlova, 2004), и который может усиливаться в интродуцированных популяциях (Sverlova, 2007), вплоть до полного сцепления желтого цвета с полосатыми, а розового – с бесполосыми раковинами (Gural-Sverlova et al., 2020; Sverlova, 2007).

Такой подход является особенно проблематичным для интродуцированных и относительно молодых колоний, изначальный фенетический состав которых в значительной степени зависит от случайных факторов (эффект основателя и дрейф генов при низкой численности улиток в недавно образованных колониях). Даже при наличии сильной селекции, климатической или визуальной (Jones et al., 1977), дальнейшие изменения в таких колониях могут происходить по-разному, в зависимости от изначального соотношения фенотипов. Именно поэтому мы считаем, что целесообразнее рассматривать частоты не отдельных наиболее темных или наиболее светлых фенотипов, а их совокупности (см. Материал и методы).

Вполне вероятно, что слабая связь интенсивности окраски раковин со степенью затенения местообитаний в исследованных нами львовских колониях *C. nemoralis* связана не только с упомянутыми выше случайными факторами, но и с

относительной молодостью этих колоний. В таком случае со временем она может усилиться, что смогут подтвердить или опровергнуть только дальнейшие многолетние исследования, аналогичные исследованиям *C. hortensis* во Львове (Gural-Sverlova, Gural, 2018; Sverlova et al., 2006). Однако нельзя исключить, что более континентальный по сравнению с природным ареалом *C. nemoralis* климат запада Украины будет способствовать отбору относительно светлых фенотипов и в затененных местообитаниях, как это наблюдается сейчас у *C. hortensis*.

Согласно закону теплового излучения Кирхгофа, светло окрашенные раковины, как и любые другие светло окрашенные поверхности, должны не только медленнее нагреваться на солнце, но и медленнее остывать в результате собственного теплового излучения (Arnason, Grant, 1976; Sverlova, 2004). Поэтому предполагается, что темно окрашенные фенотипы у *Cepaea* должны иметь селективное преимущество в более прохладных, но одновременно относительно стабильных климатических условиях: в лесах, на морских побережьях и пр. (Sverlova, 2004). А более светлая окраска может предотвращать не только перегрев раковин на солнце, но и их слишком быстрое охлаждение при резком снижении температуры окружающей среды (Arnason, Grant, 1976). Поэтому улитки со светло окрашенными раковинами теоретически могут получать селективное преимущество и при более резких температурных колебаниях, характерных для более континентального климата (Sverlova et al., 2006).

## **Выводы**

Проведенные исследования показали не только наличие во Львове ряда относительно молодых колоний интродуцированного вида *C. nemoralis*, но и значительную изменчивость фенетической структуры в пределах города, обычно не имеющую отчетливой связи с пространственным расположением колоний или с характером местообитаний.

В будущем полученные данные могут быть использованы для мониторинга возможных изменений фенетической структуры исследованных колоний для оценки потенциального влияния на эту структуру селективных факторов, прежде всего – климатической селекции за пределами природного ареала *C. nemoralis*.

Arnason E., Grant P.R. 1976. Climatic selection in *Cepaea hortensis* at the northern limit of its range in Iceland. *Evolution*, **30**, 499–508.

- 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.
- 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., 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.
- 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. 2012–2020. Land mollusks of Ukraine: illustrated database [Electronic resource]. State Museum of Natural History, Lviv. URL: <http://www.pip-mollusca.org/page/phg/land/index.php> [In Ukrainian; accessed on 25 November 2020].
- 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].
- Gural-Sverlova N.V., Savchuk S.P. 2019. Anthropochorous species of land molluscs in Western Ukraine. *Naukovi zapysky Derzhavnoho pryrodovnavchoho muzeiu*, **35**, 49–58 [In Ukrainian].
- 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.
- 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.
- Łomnicki M. 1899. *Helix nemoralis* L. *Kosmos*, **23**, 382.
- Murray J. 1975. The genetics of the Mollusca. In: King R.C. (Ed.) *Handbook of genetics*, **3**. Plenum Press, New York: 3–31.



- Ożgo M. 2005. *Cepaea nemoralis* (L.) in southeastern Poland: association of morph frequencies with habitat. *Journal of Molluscan Studies*, **71**, 93–103.
- Schilder F. A., Schilder M. 1957. *Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Schluß: Die Bänderschnecken Europas*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 93–206.
- Schnetter M. 1950. Veränderungen der genetischen Konstitution in natürlichen Populationen der polymorphen Bänderschnecken *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, **13**: 192–206.
- Silvertown, J., Cook, L., Cameron, R. et al. 2011. Citizen science reveals unexpected continental-scale evolutionary change in a model organism. *PLoS ONE*, **6** (4), 1–8.
- Sverlova N.V. 2002a. 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. 2002b. 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**, 267–274.
- Sverlova N. 2004. Landschnecken-Farbpolymerismus aus physikalischen Gründen (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora). *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, **22**, 131–145.
- Sverlova N.V. 2005. Variability of the polymorph structure of the urban colonies of the introduced species *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata). *Vestnik zoologii*, **39** (4), 29–34 [In Russian].
- Sverlova N.V. 2007. Peculiarities of polymorphism structure of introduced populations of *Cepaea nemoralis*. In: *Faltsfeinivski chytannia*. PP Vyshemyrskyi, Kherson, 287–292 [In Russian].
- Sverlova N.V., Khlus L.N., Kramarenko S.S. et al. 2006. *Fauna, ecology and intraspecific variability of land molluscs under urban conditions*. State Museum of Natural History, Lviv, 1–226 [in Russian].
- Ożgo M. 2005. *Cepaea nemoralis* (L.) in southeastern Poland: association of morph frequencies with habitat. *Journal of Molluscan Studies*, **71**: 93–103.
- Taylor J.W. 1914. *Monograph of the land & freshwater Mollusca of British Isles. Zonitidae, Endodontidae. Helicidae*. Taylor brothers publishers, Leeds, 1–522.

Таблица 1. Фенетическая структура выборок *C. nemoralis* с исследованных участков

Фенотипы	N 1a	N 1b	N 2	N 3	N 4	N 5	N 6	N 7	N 8	N 9	N 10	N 11	N 12	N 13	N 14	N 15	Всего**
Y00000	4	–	–	1	–	–	–	17	–	12	–	–	13	5	3*	23	78
Y00300	280	34	4	27	+	9	47	–	1	4	4	–	7	117	60	9	569
Y0[2]300	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1
Y0030[5]	2	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	2	–	–	5
Y003[4]0	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
Y00345	39	7	–	–	–	–	–	9	2	–	2	–	2	12	3	–	69
Y003(45)	24	4	–	–	–	–	–	1	5	1	10	–	2	11	2	–	56
Y00(345)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	1
Y00045	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
Y[1][2]345	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2
Y12345	–	–	10	6	–	1	10	11	7	1	9	3	4	106	–	13	181
Y10345	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	+	1	–	–	2
Y(12)345	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	14	–	–	16
Y1(23)45	–	–	–	–	1	–	1	–	1	–	–	–	–	3	–	1	7
Y123(45)	–	–	2	8	–	–	2	–	1	4	3	4	–	38	–	3	65
Y(123)45	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	3	–	–	3
Y(12)3(45)	–	–	4	2	–	+	11	–	1	7	8	1	1	87	–	1	123
Y1(23)(45)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	+	1
Y(123)(45)	–	–	2	–	2	–	3	–	1	–	2	1	1	35	–	–	47
Y(12)(345)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	1
Y1(2345)	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
Y(12345)	–	–	1	–	–	–	1	–	–	1	2	–	–	3	–	–	8
P00000	590	99	294	37	–	–	–	1	19	2	33	48	6	73	2*	1	1106

Продолжение таблицы 1

Фенотипы	N 1a	N 1b	N 2	N 3	N 4	N 5	N 6	N 7	N 8	N 9	N 10	N 11	N 12	N 13	N 14	N 15	Всего**
P00300	186	31	19	5	1	9	8	–	1	1	5	–	9	63	16	–	323
P0030[5]	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1
P003[4]0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1
P(12)300	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1
P00345	18	4	–	–	1	–	–	3	3	–	+	–	6	12	7	–	50
P003(45)	18	4	–	–	–	–	–	+	1	1	7	–	1	14	1	–	43
P00(34)5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1
P[1]0345	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
P[1][2]3(45)	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2
P12345	–	–	8	1	1	1	1	2	3	–	2	2	5	30	–	1	57
P12045	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1
P10345	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1
P(12)345	–	–	–	1	–	–	1	1	–	–	–	–	–	5	–	–	8
P1(23)45	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1
P123(45)	–	–	29	–	–	–	1	2	–	–	1	2	–	19	–	–	54
P(12)3(45)	–	–	11	5	–	–	1	2	2	–	7	3	1	37	–	1	70
P1(23)(45)	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	2
P(123)(45)	–	–	3	–	–	–	2	–	2	–	2	–	–	32	–	–	41
P1(2345)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	2
P(12345)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	2
B00000	–	–	–	–	–	–	–	–	–	17	3	–	–	–	13	–	33
Всего	1167	183	388	95	7	20	90	50	51	51	103	65	60	732	107	53	3039

Примечания: \* бесполовые модификации от 00300; \*\* без N1b; + только у молодых особей.

Таблица 2. Частоты групп фенотипов на участках с разной степенью затененности, в %

Группы фенотипов	Открытые						Затененные					Мозаичные				
	N 2	N 11	N 12	N 14	N 15	Среднее	N1	N 3	N 9	N 13	Среднее	N 6	N 7	N 8	N 10	Среднее
Фоновый цвет и полосатость																
У-0	–	–	<b>21.7</b>	–	<b>43.4</b>	13.0	0.2	1.1	23.5	0.7	6.4	–	<b>34.0</b>	–	–	8.5
У-1	1.0	–	11.7	<b>58.9</b>	17.0	17.7	21.4	29.5	7.8	16.4	18.8	<b>53.3</b>	–	2.0	3.9	14.8
У-3	–	–	6.7	4.7	–	2.3	5.8	–	2.0	3.1	2.7	–	20.0	13.7	12.6	11.6
У-5	4.9	15.4	10.0	–	34.0	12.8	–	17.9	25.5	<b>39.8</b>	20.8	31.1	24.0	23.5	23.3	<b>25.5</b>
Р-0	<b>75.8</b>	<b>73.8</b>	10.0	–	1.9	<b>32.3</b>	<b>52.3</b>	<b>38.9</b>	3.9	10.0	<b>26.3</b>	–	2.0	<b>37.3</b>	<b>32.0</b>	17.8
Р-1	4.9	–	15.0	16.8	–	7.3	16.4	5.3	2.0	9.0	8.2	8.9	–	2.0	4.9	3.9
Р-3	–	–	11.7	7.5	–	3.8	3.9	–	2.0	3.7	2.4	–	6.0	7.8	6.8	5.2
Р-5	13.4	10.8	13.3	–	3.8	8.3	–	7.4	–	17.3	6.2	6.7	14.0	13.7	13.6	12.0
В-0	–	–	–	12.1	–	2.4	–	–	<b>33.3</b>	–	8.3	–	–	–	2.9	0.7
Количество групп	5	3	8	5	5	5.2	6	6	8	8	7.0	4	6	7	8	6.3
Фоновый цвет																
Желтый	5.9	15.4	<b>50.0</b>	<b>63.6</b>	<b>94.3</b>	45.8	27.4	48.4	<b>58.8</b>	<b>60.0</b>	<b>48.6</b>	<b>84.4</b>	<b>78.0</b>	39.2	39.8	<b>60.4</b>
Розовый	<b>94.1</b>	<b>84.6</b>	<b>50.0</b>	24.3	5.7	<b>51.7</b>	<b>72.6</b>	<b>51.6</b>	7.8	40.0	43.0	15.6	22.0	<b>60.8</b>	<b>57.3</b>	38.9
Коричневый	–	–	–	12.1	–	2.4	–	–	33.3	–	8.3	–	–	–	2.9	0.7
Количество полос																
Бесполодые	<b>75.8</b>	<b>73.8</b>	<b>31.7</b>	12.1	<b>45.3</b>	<b>47.7</b>	<b>52.5</b>	<b>40.0</b>	<b>60.8</b>	10.7	<b>41.0</b>	–	36.0	<b>37.3</b>	35.0	27.1
С центральной полосой	5.9	–	26.7	<b>75.7</b>	17.0	25.1	37.8	34.7	9.8	25.4	26.9	<b>62.2</b>	–	3.9	8.7	18.7
Трехполосые	–	–	18.3	12.1	–	6.1	9.7	–	3.9	6.8	5.1	–	26.0	21.6	19.4	16.7
Пятиполосые	18.3	26.2	23.3	–	37.7	21.1	–	25.3	25.5	<b>57.1</b>	27.0	37.8	<b>38.0</b>	<b>37.3</b>	<b>36.9</b>	<b>37.5</b>

Примечание: Максимальные значения выделены жирным шрифтом и подчеркиванием.

Таблица 3. Выборки, мономорфные по одному из признаков

Наследуемый фенотипический признак	Количество выборок, мономорфных по		Номера участков
	его наличию	его отсутствию	
Желтый цвет	–	1 (3)	(4), (5), 6
Одна центральная полоса	–	2	7, 11
Три нижних полосы	2	5 (6)	1–3, (5), 6, 11, 14, 15
Любой из них	2	5 (7)	1-3, (4), (5*), 6*, 7, 11*, 14, 15

Примечания: цифры в скобках – с учетом двух небольших выборок с участков № 4 и № 5, звездочкой обозначены участки, выборки из которых были мономорфными по двум признакам.

Таблица 4. Различия в частотах отдельных признаков и групп фенотипов на участках с различной затененностью

Признаки или группы фенотипов	Открытые (O)		Затененные (Sh)		Мозаичные (M)		Различия (критерий Манна-Уитни))		
	Min – Max	Среднее	Min – Max	Среднее	Min – Max	Среднее	O–Sh	O–M	M–Sh
Некоторые наследуемые фенотипические признаки									
Желтые	5.9 – 94.3	45.8	27.4 – 60.0	48.6	39.2 – 84.4	60.4	10	8	6
Бесполовые	12.1 – 75.8	47.7	10.7 – 60.8	41.0	0 – 37.3	27.1	8	6	3
С центральной полосой*	0 – 86.2	36.1	25.0 – 79.6	47.7	0 – 62.2	20.5	8	6.5	3
Интенсивность окраски раковин (группы фенотипов)									
Светлые	58.3 – 81.7	70.4	36.1 – 90.3	59.6	36.0 – 62.2	45.0	8	1**	6
Средние	4.6 – 35.0	17.2	5.9 – 25.7	12.4	12.2 – 52.0	33.9	9	3	1**
Темные	6.7 – 18.5	12.5	0 – 56.9	28.0	12.0 – 29.1	21.1	6	4	7

Примечания: \* рассчитано от количества полосатых раковин, \*\* достоверно при  $p = 0.05$ .

Таблица 5. Изменчивость фенетической структуры *C. nemoralis* во Львове

Наследуемый фенотипический признак	Возможные частоты аллелей, рассчитанные от частот фенотипов в выборках			Коэффициент инбридинга $F_{st}$ , рассчитанный от частот	
	Min	Max	Среднее	фенотипов*	аллелей
Фоновый цвет:					
Желтый	0.243	0.971	0.687	0.251	0.185
Розовый	0.029	0.757	0.293	(0.310)	0.220
Коричневый	0	0.184	0.020	0.233	0.127
Количество полос:					
Бесполосые	0	0.508	0.235	0.206	0.124
С центральной полосой	0	0.628	0.217	0.335	0.224
Трехполосые	0	1.000	0.231	0.570	0.654

Примечания: \* рассчитано согласно Cameron et al. (2009, 2014), значение в скобках не рассчитывалось в оригинальной методике.

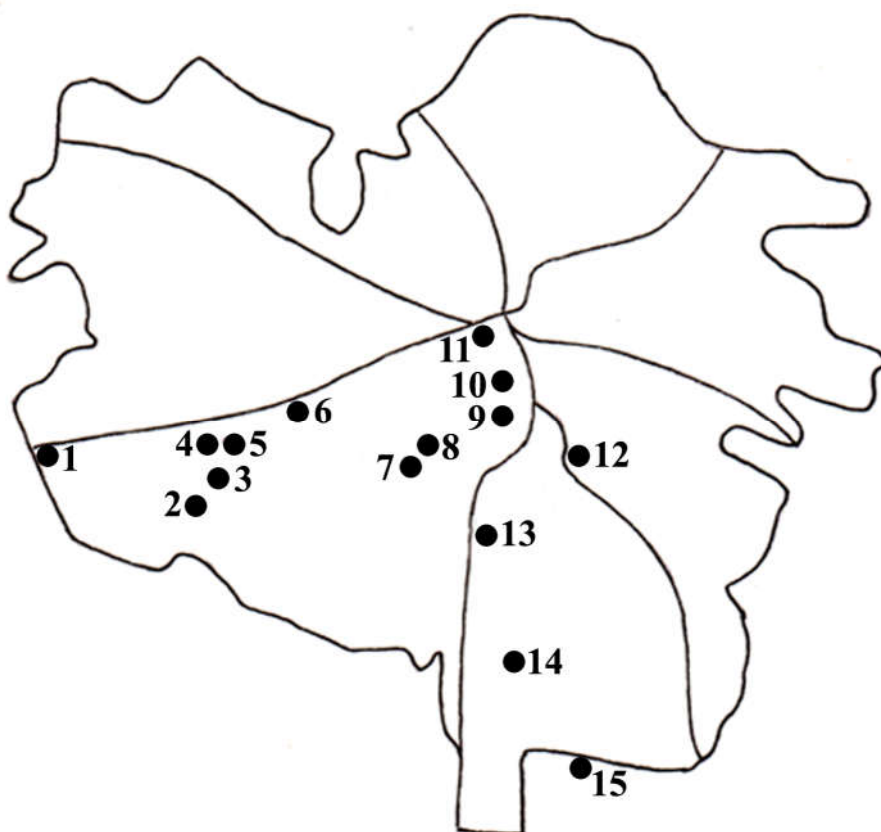


Рис 1. Расположение мест сбора во Львове.

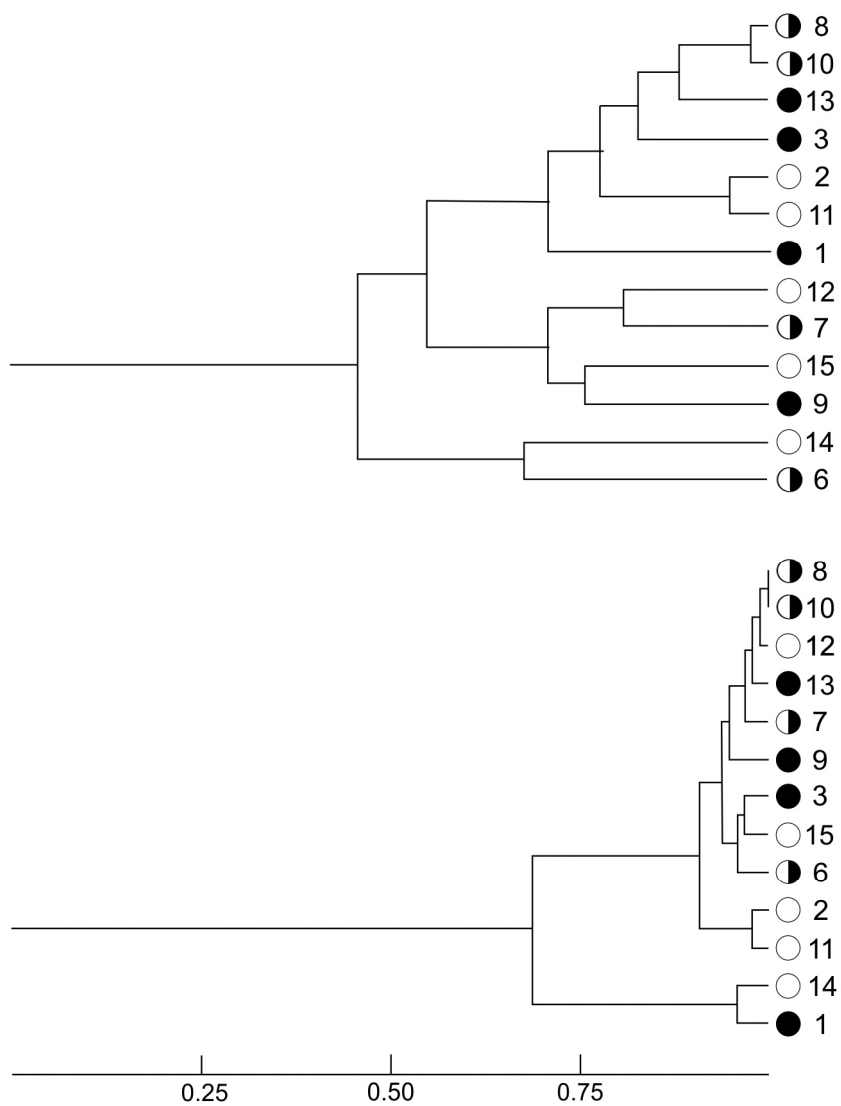


Рис 2. Сходство фенетической (вверху) и генетической (внизу) структуры исследованных выборок. Светлыми кружками обозначены открытые местообитания, черными – затененные, черно-белыми – мозаичные.