

Библиография: Gural-Sverlova N.V., Rodych T.V., Gural R.I. Comparison of the spreading history of two introduced *Serapea* species (Gastropoda, Helicidae) in Ukraine with remarks on their phenotypic variability. – Zoodiversity. – 2024. – Vol. 58, No. 1. – P. 39-58.

<https://doi.org/10.15407/zoo2024.01.039>

УДК 594.38 (477)

СРАВНЕНИЕ ИСТОРИИ РАССЕЛЕНИЯ ДВУХ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДОВ СЕРАЕА (GASTROPODA, HELICIDAE) В УКРАИНЕ С ЗАМЕЧАНИЯМИ ОБ ИХ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Н. В. Гураль-Сверлова^{1*}, Т. В. Родич², Р. И. Гураль¹,

¹Государственный природоведческий музей НАН Украины, Львов

ул. Театральная, 18, Львов, 79008 Украина

E-mail: sverlova@pip-mollusca.org

²Львовская национальная академия искусств

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

E-mail: rodych.taras@gmail.com

*Автор для переписки

Сравнение истории расселения двух интродуцированных видов *Serapea* (Gastropoda, Helicidae) в Украине с замечаниями об их фенотипической изменчивости. Гураль-Сверлова, Н. В., Родич, Т. В., Гураль, Р. И. – Проанализированы тенденции современного расселения *Serapea nemoralis* и *S. hortensis* по территории Украины, тесно связанные с деятельностью различных садовых центров, импортирующих часть реализуемых саженцев декоративных и садовых растений из других европейских стран. На примере Львова и окрестностей проведено сравнение качественного и количественного фенетического состава *S. nemoralis* на участках, куда были недавно интродуцированы оба вида *Serapea* или только *S. nemoralis*. Для первых было характерно, в среднем, более высокое фенетического разнообразие *S. nemoralis*, что может быть связано с бóльшим количеством особей-основателей таких колоний. На участках второй группы чаще отсутствовали наследственные признаки (коричневый фоновый цвет, раковины с тремя нижними полосами) или фенотипы (желтые бесполосые раковины), менее

распространенные на исследованной территории. Также там чаще отмечали отчетливо выраженное преобладание какого-либо одного варианта окраски раковин, чаще всего это были розовые бесполосые или желтые раковины с одной центральной полосой.

Ключевые слова: наземные моллюски, *Cepaea nemoralis*, *Cepaea hortensis*, полиморфизм, Украина.

Введение

Cepaea nemoralis (Linnaeus, 1758) и *C. hortensis* (O.F.Müller, 1774) принадлежат к числу наиболее известных видов европейских наземных моллюсков. Окрасочному полиморфизму их раковин посвящено множество публикаций, в том числе ряд обобщающих и дискуссионных работ (Cameron, 1997; Clarke et al., 1978; Cook, 1998; Jones et al., 1977; Schilder & Schilder, 1957; Sverlova, 2004). Первый вид имеет западно-европейское, а второй – центрально-европейское происхождение (Boettger, 1926; Taylor, 1914), а их природные ареалы частично перекрываются и включают значительные территории Западной, Центральной и Северной Европы.

Для Украины оба вида *Cepaea* являются чужеродными. Хотя первая попытка интродуцировать *C. nemoralis* на запад страны (во Львов) была предпринята еще в конце XIX в. (Łomnicki, 1899), большинство достоверных находок этого вида в Украине было сделано только в последние годы (Gural-Sverlova & Gural, 2021; Gural-Sverlova et al., 2021a). Быстрое расселение *C. nemoralis* по населенным пунктам наблюдается сейчас и в других восточно-европейских странах, что может быть связано как с глобальными климатическими изменениями, так и с деятельностью многочисленных садовых центров, импортирующих саженцы декоративных растений (Gural-Sverlova et al., 2021a).

C. hortensis была интродуцирована на запад Украины не позднее 1970-х гг. (Gural-Sverlov & Gural, 2022b). Уже к началу наших наблюдений в конце 1990-х гг. она была типичным представителем наземной малакофауны Львова. Однако в последнее время, благодаря деятельности все тех же садовых центров, здесь стали появляться варианты окраски раковин, не характерные для потомков первичной интродукции (Gural-Sverlov & Gural, 2022a, 2022b). Нередко такие фенотипы выявляются вместе с относительно молодыми колониями *C. nemoralis*, что может свидетельствовать об их возможной совместной интродукции с декоративными растениями из садовых центров (Gural-Sverlova & Kruglova, 2022).

В этой публикации мы хотим оценить на примере Львова и его ближайших окрестностей, насколько часто могут происходить совместные интродукции *C. nemoralis* и *C. hortensis*, а также сравнить фенетическое разнообразие *C. nemoralis* на участках, где такие интродукции были и не были зафиксированы. Также мы хотим сравнить современные тенденции расселения обоих видов *Seraea* по Украине и, в частности, в ее западном регионе.

Материал и методы

Проанализирован фенотипический состав выборок *C. nemoralis* на 36 участках во Львове и его ближайших окрестностях (Малехов, Подборцы, Солонка, Зубра), где в 2019-2022 гг. удалось найти не менее 10 особей, взрослых или ювенильных с диаметром раковины не менее 1 см. Поскольку темные спиральные полосы у *Seraea* появляются на раковинах ювенильных особей не сразу и не одновременно (Andreassen 1978; Lang, 1904; Sverlova, 2002, 2004), использование более мелких улиток может привести к неправильному определению групп фенотипов. Координаты участков указаны в таблице 1.

Если исследованные колонии были обнаружены недалеко друг от друга и могли иметь общее происхождение, такие участки были одозначены одним номером с разными строчными литерами. Например, это касается разных декоративных насаждений на рынке Пивденный (участки 10а, 10b и 10с), разделенных достаточно большими антропогенными барьерами, препятствующих свободному передвижению улиток.

Для количественного анализа были использованы только 28 участков, на которых удалось собрать не менее 20 половозрелых живых улиток или их пустых раковин. Если на одном и том же участке (участки №№ 2, 10с, 11) было осуществлено два независимых сбора разными авторами, для расчетов использовали средние частоты групп фенотипов.

Как и в предыдущих публикациях (Gural-Sverlova & Gural, 2021b; Gural-Sverlova & Kruglova, 2022; Gural-Sverlova et al., 2021b), собранные фенотипы *C. nemoralis* были разделены на 9 групп, выделенных по сочетанию фонового цвета и опоясанности раковин:

У-0 – желтые бесполосые;

У-1 – желтые с центральной полосой;

У-3 – желтые 3-полосые (с тремя нижними полосами);

У-5 – желтые 5-полосые;

Р-0, Р-1, Р-3, Р-5 – аналогично для розовых раковин;

В-0 – коричневые бесполосые.

Характер наследования перечисленных признаков см. у Murray (1975). В группу желтых раковин традиционно относили не только таковые с разной интенсивностью желтого цвета, но и раковины с белым фоновым цветом (Gural-Sverlova & Gural, 2022b: fig. 12), реже встречающиеся у *C. nemoralis*. У *C. hortensis* белые и желтые раковины рассматривали отдельно, что имеет особое значение для изучения истории расселения этого вида в Украине (Gural-Sverlova & Gural, 2022a, 2022b). Оранжевые раковины у обоих видов относили к группе розовых.

На всех исследованных участках дополнительно отмечали наличие или отсутствие особей *C. hortensis* с такими вариантами окраски раковины, которые не встречаются у потомков первичной интродукции этого вида на запад Украины (см. Введение): желтые полосатые, розовые или коричневые, темная губа (Gural-Sverlova & Gural, 2022a, 2022b: figs 2–5). Еще одним признаком, косвенно указывающем на наличие относительно недавней совместной интродукции *C. hortensis* и *C. nemoralis* на исследованные участки, считали хорошо выраженную изменчивость в окраске тела у *C. hortensis*. У потомков первичной интродукции этого вида на запад Украины тело всегда светлое, без отчетливо выраженной серой или рыжеватой пигментации, а окраска раковины ограничена тремя основными вариантами: белые бесполосые, белые полосатые, желтые бесполосые (Gural-Sverlova & Gural, 2022a, 2022b: fig 1).

Для качественного сравнения фенотипического состава *C. nemoralis* на исследованных участках и построения соответствующей дендрограммы использован коэффициент Жаккара. Для количественного сравнения было рассчитан индекс фенетического сходства выборок:

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

где m – общее количество групп фенотипов, зарегистрированных на двух сравниваемых участках; $p_1, p_2 \dots p_i$ – частоты групп фенотипов на одном участке; $q_1, q_2 \dots q_i$ – частоты тех же групп на другом участке.

Для оценки фенотипического разнообразия в проанализированных выборках, кроме количества групп фенотипов (m) использовали два индекса, предложенных Животовским (1982): показатель внутривидового разнообразия (μ) и долю редких морф (h):

$$\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m})^2;$$

$$h = 1 - \frac{\mu}{m};$$

условные обозначения аналогичны предыдущей формуле.

Согласно Животовскому (1982), показатель μ оценивает степень фенетического разнообразия. Его значения изменяются от 1 в мономорфных популяциях (выборках) до m при одинаковых частотах всех фенотипов (в нашем случае – групп фенотипов). Показатель h оценивает структуру разнообразия. Его значения снижаются до нуля в мономорфных популяциях и при одинаковых частотах всех фенотипов (групп фенотипов) и возрастают с увеличением неоднородности их количественного распределения.

Карты известных находок *C. nemoralis* и *C. hortensis* на территории Украины составлены на основании собственных многолетних исследований, фондовых материалов Государственного природоведческого музея НАН Украины в г. Львове, а также на наблюдениях других лиц, преимущественно размещенных в двух базах данных (iNATURALIST, 2023; UKRBIN, 2023). Частичный обзор соответствующих данных для *C. nemoralis* см. в Gural-Sverlova et al. (2021a: table 1).

Результаты

В 2019-2022 гг. во Львове и его ближайших окрестностях (рис. 1) нами было обнаружено 14 участков с вариантами окраски раковин *C. hortensis*, не типичными для потомков первичной интродукции этого вида на запад Украины (см. Материал и методы). Расположение 12 из них, а также фенетический состав собранных там выборок есть в предыдущих публикациях (Gural-Sverlova & Gural, 2022a: table 3; 2022b: table 2). Оставшиеся два участка, обнаруженные в 2022 г., охарактеризованы ниже.

1) Территория рынка «Південний», несколько клумб с декоративными кустарниками возле скульптуры козака, участок 10с в таблице 1. Одна половозрелая и одна молодая улитка имели полосатые раковины со светло-желтой верхушкой. Доминировал фенотип Y-0. Из собранных в сентябре 50 половозрелых живых улиток 94% имели желтые раковины без темных спиральных полос. Также в выборке присутствовали единичные особи с белой полосатой, белой бесполосой и желтой полосатой (см. выше) раковиной. На прочих озелененных декоративными

растениями территориях рынка (участки 10a, 10b и др.) были обнаружены только *C. nemoralis* и/или типичные для Львова и запада Украины фенотипы *C. hortensis*.

2) Возле здания бизнес-центра «Оптима Плаза» (ул. Наукова, № 7д), участок 12 в таблице 1. Клумба с декоративными кустарниками, заложенная в 2015 году. Специальный сбор *C. hortensis* не проводился, однако в июле-августе там было найдено несколько особей этого вида с желтыми полосатыми и розовыми бесполосыми раковинами. Последние имели темную губу.

На 11 участках с необычными для запада Украины фенотипами *C. hortensis* были обнаружены также колонии *C. nemoralis*. Информация о 10 из них есть в таблице 1. Еще один случай совместного обнаружения двух видов *Cerapea* зарегистрирован возле садового центра «Галсад» между Львовом и Давыдовым (49°45'57.1"N 24°06'29.6"E), где нам удалось собрать только несколько экземпляров *C. nemoralis*.

Только на трех участках во Львове были обнаружены варианты окраски раковины *C. hortensis*, не типичные для потомков первичной интродукции, но при этом отсутствовала *C. nemoralis* (рис. 1):

1) возле садового центра на ул. Городецкая, закрытого в 2022 г., 49°49'50.1"N 23°57'57.1"E, желтая полосатая и розовые бесполосые раковины со светлой губой (Gural-Sverlova & Gural, 2022b: table 2);

2) декоративные кустарники возле особняка с противоположной стороны трассы, 49°49'47.2"N 23°57'50.5"E, одна желтая полосатая раковина *C. hortensis*;

3) декоративные насаждения вдоль улиц генерала Грицяя (49°49'39.0"N 24°02'47.8"E) и Марии Слободивны (49°49'39.3"N 24°02'51.9"E), желтые полосатые и розовые раковины со светлой губой (Gural-Sverlova & Gural, 2022a: table 3; 2022b: table 2).

Темная (от розовой до красновато-коричневой) губа у розовых, изредка у желтых раковин *C. hortensis* была отмечена возле садового центра «Клуб Растений» в Подборцах, на одном участке в Зубре и на четырех участках во Львове (табл. 1). Во всех случаях там же были зарегистрированы колонии *C. nemoralis*.

В целом, с 2019 по 2022 г. нам удалось обнаружить особей *C. nemoralis* и/или *C. hortensis* с регионально редкими вариантами окраски раковины возле 6 садовых центров, расположенных во Львове (3 случая) и окрестностях. Во Львове (участок 16), Подборцах (Клуб Растений), возле Давыдова (Галсад) были зарегистрированы и те, и другие. На участке 17 во Львове и в Малехове нашли только *C. nemoralis*, а *C. hortensis* была представлена исключительно фенотипами, обычными для запада

Украины и, в частности, для окружающих садовые центры территорий. И только в одном случае, описанном выше, возле ограды садового центра были обнаружены нетипично окрашенные особи *C. hortensis*, без *C. nemoralis*.

У *C. nemoralis* частоты проанализированных групп фенотипов и отдельных признаков (разный фоновый цвет или характер опоясанности раковины) были подвержены значительной изменчивости как на участках, куда был недавно интродуцирован только этот вид, так и на участках, где была обнаружена совместная интродукция двух видов *Serapea* (табл. 2). Достоверное отличие было выявлено только для желтых бесполосых раковин, чаще встречающихся во второй группе выборок (табл. 2, рис. 2). Фенетическое разнообразие, в среднем, также оказалось больше во второй группе, о чем свидетельствуют более высокие значения m и μ (табл. 2).

Если сравнивать не количественный, а только качественный фенетический состав *C. nemoralis*, в первой группе выборок чаще отсутствовали не только упомянутые выше желтые бесполосые, но также трехполосые (не зависимо от фонового цвета) и коричневые раковины (рис. 3), т.е. фенотипы, реже встречающиеся на исследованной территории в целом (табл. 2, рис. 2).

Если не учитывать фоновый цвет раковин, в первой группе выборок намного чаще отсутствовали таковые с отсутствием не только двух верхних, но и всех 5 полос (табл. 3). Также здесь чаще наблюдалось отсутствие в одной выборке нескольких наследственных признаков, связанных с полным или частичным отсутствием темных спиральных полос на раковине: бесполосых и 3-полосых, однополосых и 3-полосых.

На участках, где не было обнаружено совместной интродукции двух видов *Serapea*, чаще наблюдалось отчетливо выраженное преобладание какой-либо одного варианта окраски раковин у *C. nemoralis* (рис. 4). В почти половине выборок из этой группы, использованных для количественного анализа (см. Материал и методы), частоты таких раковин превышали 50%. Чаще всего это были розовые бесполосые, вдвое реже – желтые однополосые, в одном случае желтые 5-полосые раковины. Соответственно увеличивалось количество участков с повышенной суммарной долей четырех наиболее светлых фенотипов (желтые бесполосые и однополосые, розовые бесполосые и однополосые), которая превышала 70% почти в половине выборок из первой группы (рис. 5).

В целом, изменчивость как количественного (рис. 6), так и качественного (рис. 7) состава выборок *C. nemoralis* мало зависела от пространственного расположения исследованных участков. Нередко близко расположенные участки, имевшие последовательные номера, оказывались менее похожими, чем более удаленные пары участков. Это же можно сказать о наличии или отсутствии на исследованных участках не типичных для запада Украины фенотипов *C. hortensis*, а также о присутствии среди них редкого для этого вида признака – темно окрашенной губы.

За единичными исключениями, на обоих дендрограммах подобия (рис. 6–7) исследованные участки разделились на две группы. В каждую из этих групп попали участки, на которых были обнаружены только колонии *C. nemoralis* или также варианты окраски раковины *C. hortensis*, отсутствующие у потомков первичной интродукции.

Если сравнивать количественный состав выборок, в первой группе (верхняя часть дендрограммы на рисунке 6) суммарное количество однополосых и 5-полосых раковин почти всегда превышало количество бесполосых и 3-полосых раковин, вплоть до их полного отсутствия на участках 5, 6, 18 и 28. Во второй группе наблюдалась противоположная тенденция. В выборках первой группы, в среднем, в 4,5 раза реже встречались розовые бесполосые раковины и в 5,5 раза чаще – желтые однополосые. Отдельный кластер в первой группе образовали 3 участка, на которых была зарегистрирована совместная интродукция *C. nemoralis* и *C. hortensis*, и одновременно часто встречались желтые бесполосые раковины у *C. nemoralis*.

При сравнении качественного состава фенотипов, зарегистрированных на исследованных участках (рис. 7), в первой группе всегда присутствовали 3-полосые раковины и несколько чаще отмечались раковины, у которых желтый, розовый или коричневый фоновый цвет сочетался с полным отсутствием полос. В этой группе относительно чаще отмечались случаи совместной интродукции двух видов *Serapea*. Во второй группе почти всегда отсутствовали 3-полосые раковины и несколько чаще отмечались розовые пятиполосые раковины.

В настоящее время оба вида *Serapea* зарегистрированы в разных частях Украины, однако наибольшее количество достоверных находок известно на западе страны, особенно во Львовской области (рис. 8). Последняя закономерность особенно заметна для *C. hortensis* (рис. 8B). В Центральной Украине, *C. nemoralis* все чаще обнаруживают в последние годы в Киеве и окрестностях. Пока не поступало

сообщений о находках *Seraea* в Крыму. А наиболее южными находками обоих видов в Украине являются таковые в Одессе.

Несмотря на частую встречаемость *S. hortensis* на урбанизированных и субурбанизированных территориях Львовской области, чаще всего речь идет о потомках первичной интродукции этого вида на запад Украины, с весьма ограниченным фенотипическим составом (см. Материал и методы). Лишь в последние годы на западе и в других регионах Украины начали находить другие варианты окраски раковины, связанные с более поздними и независимыми интродукциями. Пока они отмечены для весьма ограниченного количества населенных пунктов (табл. 4). При этом чаще всего обнаруживают желтые полосатые, несколько реже розовые раковины.

Обсуждение

История расселения обоих видов *Seraea* в Украине тесно связана с декоративными насаждениями. Именно благодаря плановому озеленению декоративными кустарниками, в большом количестве высаживавшимися вдоль улиц, возле вокзалов, административных зданий, учебных заведений, больниц и т.п. в виде живых оград, *S. hortensis* еще во второй половине XX в. широко расселилась по Львову и попала во многие другие населенные пункты Львовской области (Gural-Sverlova & Gural, 2022b).

Единственная достоверная находка *S. hortensis* за пределами Львовской области, датированная ранее конца XX в., была сделана в Шацке, Волынская область. По устному сообщению А. Корнюшина, он обнаружил *S. hortensis* в дендрарии лесного техникума в начале 1990-х гг. (Sverlova & Kirpan, 2002). В 2002 мы нашли на декоративных кустах в дендрарии несколько неполовозрелых особей этого вида с желтыми бесполосыми раковинами. В 2000 г. *S. hortensis* обнаружили также неподалеку от Шацка, на биостационаре Львовского национального университета им. И.Франко (Sverlova & Kirpan, 2002), куда этот вид мог быть завезен с саженцами декоративных кустарников из Львова.

От начала XXI в. и до настоящего времени, отдельные находки *S. hortensis* были сделаны также во всех остальных областях, традиционно относимых к западу Украины (табл. 5): Ивано-Франковской (известны с 2002, собственные данные), Хмельницкой (с 2016 г., наблюдения Г. Романова), Закарпатской (с 2015 г., собственные данные), Черновицкой (2018, согласно iNaturalist, 2023), Ровенской (с

2020 г., тот же источник), Тернопольской (2022, наблюдения Л. Безуглой). Однако только с 2015 г. в отдельных локалитетах на западе Украины начали обнаруживать фенотипы *C. hortensis*, отсутствующие у потомков первичной интродукции этого вида (Gural-Sverlova & Gural, 2021a: table 3; 2022b: figs 2-5, table 3). С 2018 г. (UkrBIN, 2023) стали появляться немногочисленные сообщения о находках *C. hortensis* в других регионах Украины, подтвержденные фотографиями живых улиток или пустых раковин.

Оба последних тренда (появление других вариантов окраски раковины и значительное расширение ареала *C. hortensis* в Украине на восток и юг) практически совпали по времени с началом все более частой регистрации в разных регионах страны родственного вида, *C. nemoralis* (Gural-Sverlova & Gural, 2021; Gural-Sverlova et al., 2021a, 2021b; iNaturalist, 2023, UkrBIN, 2023). В отличие от *C. hortensis*, большинство сообщений о *C. nemoralis* в Украине, сделанных до конца XX в., скорее всего, основывались на неверном определении раковин автохтонного вида *Caucasotachea vindobonensis* (C. Pfeiffer, 1828) (Gural-Sverlova et al., 2021a). Последний широко распространен в Украине, и его ранее также относили к роду *Seraea*.

В частности, к концу XX в. во Львове была известна только одна небольшая колония *C. nemoralis* (Sverlova, 2002), впоследствии почти полностью вымершая (Gural-Sverlova & Savchuk, 2019). Ранее мы предположили, что процесс довольно быстрой колонизации города этим видом начался на рубеже XX и XXI в. или немного позже, в самом начале XXI в. (Gural-Sverlova et al., 2021a). 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. Приблизительно в это же время становится все более заметным и потепление климата в результате его глобальных изменений. Показательно, что быстрое расселение *C. nemoralis* по урбанизированным территориям в последнее время наблюдается также в Беларуси и в Европейской части России (Gural-Sverlova et al., 2021a; iNaturalist, 2023).

Большинство новых (с 2019 по 2022 г.) находок *C. nemoralis* во Львове было сделано на участках, на которых или в непосредственной близости от которых были относительно недавно высажены декоративные растения, особенно модные сейчас хвойные. Несколько типичных случаев продемонстрировано в Gural-Sverlova et al. (2021a: fig. 2). По нашим наблюдениям, особенно способствуют этому

можжевельники и другие низкорослые хвойные, создающие благоприятные условия обитания для улиток даже на постоянно подстригаемых газонах.

Решающую роль садовых центров в современном расселении *Cerpaea* подтверждает частое присутствие возле них как *C. nemoralis*, так и фенотипов *C. hortensis*, до недавнего времени не встречавшихся на западе Украины. Среди последних особый интерес представляет темная губа (Gural-Sverlova & Gural, 2022b: figs 3–4) – наследственный признак, локально встречающийся даже в природном ареале *C. hortensis* (Ozgo, 2010; Schilder & Schilder, 1957). Как нам удалось установить, носители этого признака во Львове и окрестностях распространяются из «Клуба Рослин» (Gural-Sverlova & Gural, 2022a, 2022b), одного из крупнейших местных садовых центров.

Если для *C. hortensis* нам удалось выделить ряд удобных фенотипических маркеров, связанных с разным временем и источниками интродукции этого вида в Украину (Gural-Sverlova & Gural, 2022a, 2022b), этого невозможно сделать для *C. nemoralis*. Более того, общие закономерности фенотипической изменчивости *C. nemoralis* довольно похожи даже в соседних восточноевропейских странах (Gural-Sverlova et al., 2021a; Gural-Sverlova & Gural, 2021; Gural-Sverlova & Kruglova, 2022). Единственным исключением пока можно считать раковины с неравномерно пигментированными (пятнистыми) полосами, обнаруженные в одном из населенных пунктов Тернопольской области (Gural-Sverlova et al., 2021a: fig. 5; Gural-Sverlova & Lyzhechka, 2021).

Во Львове и окрестностях колонии *C. nemoralis* сейчас обнаруживаются значительно чаще, чем нетипичные для запада Украины варианты окраски раковин у *C. hortensis* (рис. 1). Это может косвенно свидетельствовать о том, что и непреднамеренные заносы первого вида из садовых центров на озелененные участки исследованной территории происходят чаще. Другим объяснением могла бы быть худшая выживаемость *C. hortensis* на недавно колонизированных участках. Однако такое предположение вступает в противоречие с успешной интродукцией этого вида на запад Украины еще во второй половине XX в., см. выше.

Показательно, что на участках, куда относительно недавно были интродуцированы оба вида *Cerpaea*, выборки *C. nemoralis* демонстрируют большее фенетическое разнообразие, в них реже отсутствуют фенотипы (желтые бесполосые раковины) или признаки (коричневые раковины, раковины с тремя нижними полосами), менее распространенные на западе Украины (Gural-Sverlova et al., 2021b;

Gural-Sverlova & Gural, 2021), а также в других регионах Восточной Европы и в современном ареале *C. nemoralis* в целом (Gural-Sverlova et al., 2021a; Gural-Sverlova & Gural, 2021). Отсутствие более редких форм в новообразованных колониях может быть связано меньшим количеством особей-основателей, к которым мы относим не только половозрелых и молодых улиток, но и кладки яиц, которые могут находиться в земле на корнях саженцев. Вполне вероятно, что большее количество высаженных на каком-либо участке саженцев, «зараженных» цепеями, увеличивает вероятность образования здесь как смешанной колонии двух видов, так и образования колонии *C. nemoralis* с большим разнообразной окраской раковин.

С изначальным ограничением генетического и фенетического разнообразия может быть связано и сильнее выраженное преобладание какой-либо одной группы фенотипов у *C. nemoralis* на участках, где не была отмечена совместная интродукция двух видов *Serapea* (рис. 4). Однако то, что это происходит чаще всего со светлыми фенотипами, и то, при этом часто увеличивается и суммарная доля 4-х наиболее светлых вариантов окраски раковины (рис. 5), может также указывать и на возможную селективную природу отмеченных закономерностей. Возможные селективные преимущества более светлых фенотипов в интродуцированных популяциях *Serapea*, часто вынужденных приспособляться к обитанию в более континентальном климате, были рассмотрены нами в предыдущей публикации (Gural-Sverlova & Gural, 2021, 2022a). Honěk & Martinkova (2003) показали, что экспериментальное создание колоний *C. nemoralis* с изначальным ограниченным фенетическим составом может привести к заметному увеличению доли одного из светлых фенотипов. Результаты этого эксперимента мы более детально проанализировали раньше (Gural-Sverlova & Gural, 2021).

Выводы

Учитывая участвовавшие находки *C. nemoralis* на территории Украины и общие тенденции современного расселения этого вида по Восточной Европе, можно предположить, что уже в недалеком будущем этот вид может стать обычным компонентом наземной малакофауны урбанизированных территорий, прежде всего на западе Украины и в Киевской области. Хотя *C. hortensis* может распространяться тем же путем, и нередко – из одних и тех же садовых центров, процесс ее расселения по разным регионам Украины может происходить медленнее. Только во Львовской

области, где этот вид успел широко распространиться уже к концу XX в., *C. hortensis* еще долго может оставаться более обычным видом, чем *C. nemoralis*.

Исследования, проведенные во Львове и его ближайших окрестностях показали, что совместная интродукция *C. nemoralis* и *C. hortensis* во время озеленения участков обычно сопровождается образованием колоний первого вида с бóльшим фенетическим разнообразием. Это может быть связано с бóльшим количеством особей-основателей. На участках, куда относительно недавно была интродуцирована только *C. nemoralis*, чаще наблюдалось отсутствие отдельных фенотипов и наследственных признаков, менее распространенных на исследуемой территории. Также там чаще отмечали отчетливо выраженное преобладание какого-либо одного варианта окраски раковин, чаще всего это были розовые бесполосые или желтые раковины с одной центральной полосой.

Благодарности

Мы сердечно благодарим всех лиц, в разное время помогавших нам в сборах *Cepaea*, передавших собранные раковины в малакологический фонд Государственного природоведческого музея во Львове или предоставивших ценную информацию о находках *C. nemoralis* и *C. hortensis* на территории Украины: С. Савчук (руководителя секции ботаники и зоологии Малой академии наук Ивано-Франковского городского совета), О. Лыжечку (Чертков), В. Сверлова (Львов, посмертно), А. Корнюшина (Институт зоологии, Киев, посмертно), С. Писарева (Харьковский национальный университет им. В.Н.Каразина), А. Головачову (Львовский национальный университет им. И.Франко), Е. Рыбку (Институт экологии Карпат), В. Ризуна и И. Коновалову (Государственный природоведческий музей, Львов), Г. Романова (Хмельницкий), Л. Безуглу (Тернополь), О. Петрук (Волинская область).

Литература

- Andreassen, E. M. 1978. Polymorphisme hos hagesnegl, *Cepaea hortensis*. *Fauna Norge*, **31**, 105–114.
- Boettger, C. R. 1926. Die Verbreitung der Landschneckengattung *Cepaea* Held in Deutschland. *Archiv für Molluskenkunde*, **58**: 11–24.
- Cameron, R. A. D. 1997. *Cepaea* research 1900-1950; too many problems for a solution? *Archives of Natural History*, **25** (3), 401–412.

- Clarke, B. C. Arthur, W., Horsley, D. T., Parkin D. T. 1978. Genetic variation and natural selection in pulmonate molluscs. In: Fretter, V. & Peake, J. F., eds. *Pulmonates*. Vol 2A. Academic Press, New York, 219–270.
- Cook, L. M. 1998. Two-stage model for *Cepaea* polymorphism. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences*, **353**, 1577–1593.
- Gural-Sverlova, N., Egorov, R., Kruglova, O., Kovalevich, N., Gural, R. 2021a. Introduced land snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda: Helicidae) in Eastern Europe: spreading history and the shell colouration variability. *Malacologica Bohemoslovaca*, **20**, 75–91.
- Gural-Sverlova, N.V., Gural, R. I., Rodych, T.V. 2021b. Shell banding and color polymorphism of the introduced snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae) in Lviv, Western Ukraine. *Zoodiversity*, **55** (1), 51–62.
- Gural-Sverlova, N. V., Gural, R. I. 2021. Polymorphism of the introduced snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae) from two distant parts of Eastern Europe: accidental similarity or regularity? *Zoodiversity*, **55** (5), 369–380.
- Gural-Sverlova, N. V., Gural, R. I. 2022a. Variability of the phenotypic composition of *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Helicidae) in Western Ukraine: in space and time. *Zoodiversity*, **56** (3), 243–256.
- Gural-Sverlova, N., Gural, R. 2022b. Shell colouration and different introductions of the land snail *Cepaea hortensis* (Gastropoda: Helicidae) into Western Ukraine. *Folia Malacologica*, **30** (4), 221–233.
- Gural-Sverlova N., Kruglova, O. 2022. Comparative analysis of phenotypic variability of introduced land snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda: Helicidae) in two large Eastern European cities. *Malacologica Bohemoslovaca*, **21**, 30–48.
- Gural-Sverlova, N. V., Lyzhechka, O. F. 2021. First record of the grove snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae) in Ternopil region and specificity of the phenotypic composition of the found colony. *Proceedings of the State Natural History Museum*, **37**, 173–180 [in Ukrainian].
- Gural-Sverlova, N. V., Savchuk, S. P. 2019. Anthropochorous species of land molluscs in Western Ukraine. *Proceedings of the State Natural History Museum*, **35**, 49–58 [in Ukrainian].
- Honěk, A., Martinkova, Z. 2003. Persistence and shell band morph frequencies in urban populations of *Cepaea*. In: *BCPC Symposium Proceedings, 80. Slugs & Snails: Agricultural, Veterinary & Environmental Perspectives*, 165–170.

- iNATURALIST, 2023. iNaturalist: A Community for Naturalist. URL: <http://www.inaturalist.org> [Accessed on 30 January 2023].
- 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.
- Lang, A. 1904. Ueber Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätsbildung von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. *Denkschriften der Medizinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena*, **11**, 437–506.
- 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*. Vol. 3. Plenum Press, New York, 3–31.
- Ozgo, M. 2010. Populations of *Cepaea hortensis* (O.F.Müller, 1774), polymorphic for the colour of shell lip in north-western Poland and north-central Germany. *Folia Malacologica*, **18** (2), 93–97.
- Schilder, F. A., Schilder, M. 1957. *Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Schluß: Die Bänderschnecken Europas*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 93–206.
- Sverlova, N. 2002. 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., Kirpan, S. P. 2002. To the study of synanthropic elements in land mollusc communities of Western Ukraine. *Proceedings of the State Natural History Museum*, **17**, 191–195 [in Ukrainian].
- Taylor, J. W. 1914. *Monograph of the land & freshwater Mollusca of British Isles. Zonotidae, Endodontidae. Helicidae*. Taylor brothers publishers, Leeds, 1–522.
- UKRBIN, 2023. UkrBIN: Ukrainian Biodiversity Information Network [public project & web application]. URL: <http://www.ukrbin.com> [Accessed on 30 January 2023].
- Zhivotovsky, L.A., 1982. Indicators of population variability by polymorphic traits. In: *Phenetics of populations*. Nauka, Moscow, 38–44 [in Russian].

Табл. 1. Фенетический состав выборок *C. nemoralis* из Львова и его ближайших окрестностей

Населенные пункты	Координаты	Всего**	Y-0	Y-1	Y-3	Y-5	P-0	P-1	P-3	P-5	B-0	Примечания
Львов-1*	49°49'34.9"N 23°54'34.7"E	203	30	3	–	14	122	14	–	20	–	–
Львов-2*	49°49'16.0"N 23°55'03.5"E	1167	4	282	66	–	590	186	39	–	–	–
Львов-2	Re-sampling	183	–	34	11	–	99	31	8	–	–	–
Львов-3	49°49'31.0"N 23°56'09.2"E	20	–	7	1	11	1	–	–	–	–	–
Львов-4	49°49'31.4"N 23°57'27.9"E	7	–	+	–	4	–	1	1	1	–	–
Львов-5	49°49'33.0"N 23°57'43.1"E	35	–	16	–	3	–	14	–	2	–	–
Львов-6	49°49'53.1"N 23°58'33.0"E	90	–	48	–	28	–	8	–	6	–	–
Львов-7*	49°49'51.8"N 23°58'44.4"E	102	–	+	35	35	24	–	3	5	–	–
Львов-8	49°48'59.6"N 23°57'19.6"E	388	–	4	–	19	294	19	–	52	–	–
Львов-9а*	49°49'09.7"N 23°57'35.0"E	95	1	28	–	17	37	5	–	7	–	–
Львов-9б*	49°49'06.6"N 23°57'36.2"E	41	–	9	–	6	11	13	–	2	–	–
Львов-10а	49°48'49.5"N 23°58'32.6"E	92	–	4	–	42	15	6	–	25	–	–
Львов -10б*	49°48'41.1"N 23°58'24.6"E	21	–	–	–	4	11	–	–	6	–	–
Львов-10с*	49°48'37.0"N 23°58'23.6"E	53	–	9	–	5	20	14	–	5	–	Ch
Львов-10с	Повторный сбор	41	–	8	–	5	18	5	–	5	–	Ch
Львов-11*	49°48'37.2"N 23°58'44.5"E	53	–	29	–	5	–	14	–	5	–	–
Львов-11	Повторный сбор	42	2	27	–	4	1	7	–	1	–	–
Львов-12*	49°48'10.0"N 24°00'06.5"E	10	2	–	–	3	4	–	–	1	–	Ch-DL
Львов-13*	49°48'11.4"N 24°00'29.8"E	22	–	–	–	5	17	–	–	–	–	–
Львов-14*	49°48'10.9"N 24°00'38.6"E	50	2	–	–	23	4	2	–	19	–	–
Львов v-15*	49°48'32.1"N 24°00'57.5"E	13	–	2	1	3	7	–	–	–	–	–
Львов-16	49°48'47.2"N 24°01'21.1"E	732	5	120	23	291	73	66	27	127	–	Ch, GC
Львов-17	49°47'58.7"N 24°02'05.9"E	107	–	63	5	++	–	18	8	++	13	GC
Львов-18	49°47'50.3"N 24°03'00.7"E	20	–	3	–	9	–	4	–	4	–	–
Львов-19	49°49'27.6"N 24°00'23.9"E	51	–	1	7	12	19	1	4	7	–	–
Львов-20	49°49'20.1"N 24°00'01.1"E	82	28	–	20	23	1	–	3	7	–	Ch-DL
Львов-21	49°49'59.2"N 24°00'25.2"E	5	–	5	–	+	–	–	–	+	–	–
Львов-22	49°49'47.8"N 24°01'32.8"E	62	14	5	1	16	2	2	1	–	21	Ch

Львов-23	49°50'06.3"N 24°01'34.3"E	103	–	4	13	24	33	5	7	14	3	Ch-DL
Львов-24	49°50'29.6"N 24°01'20.9"E	65	–	–	–	10	48	–	–	7	–	–
Львов-25	49°49'27.5"N 24°02'49.5"E	60	13	7	4	6	6	9	7	8	–	–
Львов-26	49°49'51.4"N 24°02'50.2"E	53	–	–	1	3	17	–	9	23	–	–
Львов-27	49°50'08.8"N 24°02'30.0"E	8	–	–	3	–	4	–	1	–	–	Ch-DL
Львов-28	49°50'22.5"N 24°02'10.4"E	24	–	4	–	4	–	6	–	10	–	–
Львов-29	49°52'03.1"N 24°00'58.9"E	3	–	+	–	+	1	+	–	+	2	–
Малехов	49°53'00.6"N 24°04'32.2"E	4	–	–	+	1	1	–	–	2	–	GC
Пидбирцы	49°50'30.1"N 24°09'04.9"E	26	5	2	1	5	8	3	2	–	–	Ch-DL, GC
Солонка	49°44'57.2"N 23°59'40.4"E	6	–	–	–	–	–	2	2	2	–	Ch
Зубра	49°46'42.7"N 24°03'05.0"E	53	23	9	–	18	1	–	–	2	–	Ch-DL

Примечания: * – собрано Т. Родичем; ** – количество половозрелых экземпляров; + – варианты окраски, отмеченные только у молодых; ++ – отмечено у взрослых при повторных осмотрах того же участка; Ch – наличие особей *C. hortensis* с окраской раковин, не типичной для потомков первичной интродукции; Ch-DL – аналогично, но есть также раковины с темной губой; GC – собрано возле садовых центров, действующих (Львов-17, Малехов, Пидбирцы) или недавно закрытых (Львов-16). Остальные обозначения см. в разделе Материал и методы. В таблице указаны только участки, на которых было обнаружено не менее 10 взрослых и молодых особей *C. nemoralis* или их пустых раковин.

Табл. 2. Изменчивость фенетической структуры и фенетического разнообразия в двух группах выборок *C. nemoralis*

Группы фенотипов или индексы	Совместная интродукция двух видов <i>Seraea</i>					
	не зарегистрирована			зарегистрирована		
	Min	Max	M±E _M	Min	Max	M±E _M
Сочетание фонового цвета раковины и опоясанности, в %						
*Y-0	0	21.7	2.1±1.21	0	43.4	17.1±6.12
Y-1	0	59.5	18.0±4.59	0	18.2	10.2±2.38
Y-3	0	34.3	3.4±1.72	0	24.4	6.5±3.25
Y-5	0	55.0	20.6±3.56	10.8	39.8	25.8±2.75
P-0	0	77.3	28.1±6.04	1.2	40.8	17.1±5.21
P-1	0	40.0	10.7±2.54	0	19.3	6.8±1.81
P-3	0	17.0	2.4±1.03	0	7.7	3.3±1.04
P-5	0	43.4	14.1±3.02	0	17.3	7.7±2.50
Фоновый цвет раковины, в %						
Желтый	5.9	95.0	44.1±5.35	29.1	94.3	59.7±7.58
Розовый	5.0	94.1	55.3±5.49	5.7	70.9	35.1±8.17
Коричневый	0	12.1	0.6±0.58	0	33.9	5.2±4.72
Количество полос, в %						
Бесполовые	0	75.8	30.8±6.02	10.7	59.7	39.5±5.81
С центральной полосой	0	85.7	28.7±6.34	0	37.6	17.0±3.33
3-полосые	0	37.3	5.8±2.23	0	28.0	9.9±3.70
5-полосые	0	84.0	34.7±5.03	19.2	57.1	33.6±4.52
Индексы фенотипического разнообразия						
*m	3	8	4.9±0.30	5	8	6.7±0.45
*μ	1.84	7.79	4.02±0.26	3.94	6.36	5.59±0.39
h	0.03	0.37	0.17±0.02	0.06	0.24	0.16±0.02

Примечания: E_M – ошибка среднего арифметического; h – доля редких морф; M – среднее арифметическое; m – количество групп фенотипов; μ – индекс внутривидового разнообразия. Частоты коричневых бесполовых раковин (B-0) не указаны, потому что они совпадают с таковыми для коричневых раковин. Звездочкой обозначены достоверные отличия в двух группах выборок.

Табл. 3. Участки, на которых не были обнаружены раковины *C. nemoralis* с отсутствием всех или части полос

Отсутствующие признаки	Номера участков
Совместная интродукция с <i>C. hortensis</i> не зарегистрирована (всего 26 участков)	
Бесполовые	Львов-4, 5*, 6*, 17, 18*, 21*, 28* (=26.9%)
С центральной полосой	Львов-10b*, 13*, 24*, 26, Малехов (=19.2%)
3-полосые	Львов-1, 5*, 6*, 8, 9a, 9b, 10a, 10b*, 11, 13*, 14, 18*, 21*, 24*, 28*, 29 (=61.5%)
Совместная интродукция с <i>C. hortensis</i> зарегистрирована (всего 10 участков)	
Бесполовые	Солонка (=10.0%)
С центральной полосой	Львов-12*, 20, 27 (=30.0%)
3-полосые	Львов-10c, 12*, Зубра (=30.0%)

Примечание: звездочкой обозначены участки, на которых было зарегистрировано отсутствие двух перечисленных признаков.

Табл. 4. Населенные пункты, в которых или возле которых были отмечены варианты окраски *C. hortensis*, не типичные для потомков первичной интродукции этого вида на запад Украины

Область	Населенный пункт	Окраска раковины					Темное тело
		Y-5	P-0	P-5	B-0	DL	
Львовская	Львов	+	+	+	-	+	+
	Возле Давыдова	+	+	-	-	-	+
	Солонка	+	-	+	-	-	?
	Оброшино	+	-	-	-	-	-
	(единичная особь)						
	Пидбирцы	+	+	+	+	+	+
	Жовква	+	-	-	-	-	+
Закарпатская	Зубра	+	+	+	-	+	+
	Ужгород	-	+	-	-	-	+
Житомирская	Возле Подобовца*	-	-	+	-	-	-
	(нуждается в подтверждении)						
Харьковская	Харьков*	+	+	-	-	-	-
Житомирская	Житомир*	+	-	-	-	-	+

Примечание. Звездочкой обозначены локалитеты, приводимые только по информации из баз данных (iNaturalist, 2023; UkrBIN, 2023). Остальные обозначения см. в разделе Материал и методы.

Таблица 5. Хронология и локалитеты, в которых были обнаружены два интродуцированных вида *Ceraea* в Украине

Административная область	Населенный пункт или его окрестности	Впервые обнаружено, год	Источники информации	
			опубликованные	Базы данных (номер наблюдения, год, координаты), прочее
<i>Ceraea nemoralis</i>				
Волынская	Владимир	2022		iNaturalist: No. 108256045 – 2022, 50°50'37.7"N 24°18'47.7"E; No. 126603740 – 2022, 50°50'59.1"N 24°17'56.2"E
	Ковель	2020		iNaturalist: No. 49206754 – 2020, 51°12'28.5"N 24°42'27.2"E (неточные); No.119479440 – 2020, 51°12'26.5"N 24°41'48.2"E
	Нововолынск	2021		iNaturalist: No. 85468683 – 2021, 50°44'14.0"N 24°09'57.2"E
	Рожище	2022		Информация от О. Петрук – 2022, координаты неизвестны
	Свитязь**	2021		Фонды музея** (coll. В. Ризун) – 2021, 51°29'22.4"N 23°52'21.2"E
Днепропетровская	Новоалександровка	2021		UkrBIN: No. 205383–205384 – 2021, 48°21'08.4"N 35°01'02.2"E; No. 215600–215602 – 2021, 48°21'08.2"N 35°01'03.0"E
Житомирская	Житомир Романовский р-н	2018		UkrBIN: No. 70309 – 2018, координаты неизвестны
		2022		iNaturalist: No. 117996294 – 2022, 50°08'58.3"N 27°44'22.4"E
Ивано-Франковская	Богородчаны**	2019	Gural-Sverlova et al., 2020: fig. 1E	
	Ивано-Франковск** Надворная	2019	Gural-Sverlova et al., 2020: fig. 1F	iNaturalist: No. 121619272 – 2022, 48°38'08.5"N 24°34'13.9"E
		2022		UkrBIN: No. 92619 – 2018, 48°57'26.5"N 24°41'25.9"E
Угринов**	2018	Gural-Sverlova et al., 2020		
Киевская	Вышгород	2019	Balashov & Markova, 2021	iNaturalist: No. 34819309 – 2019, 50°34'47.8"N 30°28'56.8"E; UkrBIN: No. 167046 – 2020, 50°34'54.9"N 30°27'41.1"E
	Киев	2019	Balashov & Markova, 2021	iNaturalist: No. 30809918 – 2019, 50°25'25.8"N 30°33'40.0"E ; No. 55963924 – 2020, 50°22'20.4"N 30°27'11.5"E; No. 83429804 – 2021, 50°27'29.3"N 30°31'18.2"E; No. 99612624 – 2021, 50°24'57.6"N

	Севериновка	2020		30°33'22.1"E, и др. iNaturalist: No. 50455338 – 2020, 50°23'50.8"N 29°58'51.9"E
	Софиевская Борщаговка	2020	Balashov & Markova, 2021: fig. 1	iNaturalist: No. 47605276 – 2020, 50°24'12.1"N 30°23'32.3"E ; No. 57015096 – 2020, 50°24'40.7"N 30°22'43.7"E; No. 74124076 – 2021, 50°24'35.7"N 30°23'02.0"E, и др.
	оз. Супий	2021		iNaturalist: No. 105492727 – 2021, 50°19'17.3"N 31°43'32.4"E
	Шкаровка	2021		iNaturalist: No. 95665093 – 2021, 49°45'13.5"N 30°09'23.1"E; No. 95665165 – 2021, 49°45'13.0"N 30°09'25.3"E; UkrBIN: No. 219963 – 2021, 49°45'17.93"N 30°09'29.84"E
Львовская	Возле Давыдова**	2021	Gural-Sverlova et al., 2020: fig. 1D Sverlova, 2002; Gural-Sverlova et al., 2020, 2021b, etc.	Сборы авторов – 2021, 49°45'57.1"N 24°06'29.4"E iNaturalist: No. 115854499–115855500 – 2022, 49°50'22.4"N 24°02'10.4"E
	Зубра**	2019		
	Львов**	1994		
	Малехов**	2022		
	Пидбирцы**	2021	In this publication	
	Солонка**	2021	In this publication	
Одесская	Одесса	2020	Balashov & Markova, 2021	iNaturalist: No. 88704210 – 2021, 46°25'13.8"N 30°45'05.2"E
Полтавская	Кременчук	2020		Информация от Т. Матвиенко – 2020, координаты неизвестны
Ровенская	Ровно	2022		iNaturalist: No. 114748566 – 2022, 50°35'00.3"N 26°15'06.3"E; No. 117468345 – 2022, 50°35'00.1"N 26°15'05.3"E
	Сарны	2018		UkrBIN: No. 90550–90551 – 2018, 51°20'06.2"N 26°35'43.4"E
Тернопольская	Чертков**	2017	Gural-Sverlova et al., 2021a: fig. 5; Gural-Sverlova & Lyzhechka, 2021	UkrBIN: No. 140315 – 2017, 49°01'32.5"N 25°47'34.4"E; No. 145252–145254 – 2020, 49°01'34.3"N 25°47'31.4"E; No. 149617–149621 – 2020, 49°01'34.2"N 25°47'31.4"E
Харьковская	Харьков	2019		iNaturalist: No. 47021513 – 2019, 50°01'54.8"N 36°14'12.4"E
Хмельницкая	Китайгород*	2007 or 2008	Balashov et al., 2013: fig. 2	
	Хмельницкий** и	2020		
				iNaturalist: No. 55127888 – 2020, 49°29'04.6"N

окрестности

26°54'28.4"E; No. 123269764 – 2022, 49°24'27.8"N
26°57'44.4"E; UkrBIN: No. 153275 – 2020,
49°24'00.4"N 26°55'10.5"E

Cepaea hortensis

Волинская	Шацк*	early 1990s	Baidashnikov, 1992; Sverlova & Kirpan, 2002	Информация от А. Корнюшина – начало 1990-х гг., 51°29'23.9"N 23°55'24.8"E
	Шацкий р-н, оз. Песочное**	2000	Sverlova & Kirpan, 2002; Gural-Sverlova & Gural, 2021b	
Житомирская	Житомир	2018		iNaturalist: No. 112490287 – 2022, 50°15'53.3"N 28°39'24.7"E; No. 117325758 – 2022, 50°15'50.1"N 28°39'19.9"E; No. 137625021 – 2022, 50°15'44.5"N 28°41'34.8"E; UkrBIN: No. 69460 – 2018, координаты неизвестны, и др.
Закарпатская	Мукачево**	2018	Gural-Sverlova & Gural, 2021b	iNaturalist: No. 89446698 – 2021, 48°26'43.5"N 22°43'21.2"E
	Возле Подобовца	2021		UkrBIN: No. 178049 – 2021, 48°39'55.1"N 23°16'32.1"E; No. 217518 – 2021, 48°39'53.5"N 23°15'46.3"E
	Ужгород**	2015	Gural-Sverlova & Gural, 2021b: fig. 3E; 2022a	
Ивано-Франковская	Богородчаны**	2019		Сборы авторов – 2019, 48°48'46.8"N 24°32'34.2"E
	Ивано-Франковск**	2002	Sverlova & Kirpan, 2002; Gural-Sverlova & Gural, 2021b	
	Тисменицкий р-н	2021		iNaturalist: No. 87449950 – 2021, 48°54'45.0"N 24°36'26.2"E
	Угринов*	2019		Наблюдения авторов – 2019, 48°57'10.5"N 24°42'01.9"E
Киевская	Киев	2022		iNaturalist: No. 106616457 – 2022, 50°23'53.5"N 30°38'34.5"E; No. 135644543 – 2022, 50°25'39.3"N 30°29'38.6"E
Луганская	Луганск	2018		UkrBIN: No. 65484–65485 и 65560–65561 – 2018, 48°34'18.7"N 39°18'55.1"E
Львовская	Бендюга Бирки**	2019	Rybka 2017 Gural-Sverlova & Gural, 2021b	
	Бобрка*	late 1990s		Наблюдались авторами и другими лицами в разные годы – 49°38'20.2"N 24°17'39.4"E
	Большие	2017		Сборы авторов – 2017, координаты неизвестны

Глибовичи**				
Большие Мосты		Rybka, 2017		
Борислав**	2019	Gural-Sverlova & Gural, 2021b		
Броды	2020			iNaturalist: No. 146426600 – 2020, 50°04'45.5"N 25°08'58.4"E
Брюховичи**	2017	Gural-Sverlova & Gural, 2021b		
Вороняки	2022			iNaturalist: No. 121257217 – 2022, 49°46'51.0"N 24°53'15.3"E (неточные)
Винники**	2019	Gural-Sverlova & Gural, 2021b		
Гирнык		Rybka, 2017		
Городок**	2017	Gural-Sverlova & Gural, 2021b		
Возле Давыдова**	2021	Gural-Sverlova & Gural, 2022a, 2022b		
Дрогобыч**	2009			Сборы авторов – 2009, координаты неизвестны
Дубляны**	2017	Gural-Sverlova & Gural, 2021b: fig.5B		
Жовква**	2018	Gural-Sverlova & Gural, 2021b: figs 3, 5; 2022a		
Запытов*	2005			Наблюдения авторов – 2005, координаты неизвестны
Золочев	2016			iNaturalist: No. 141366963 – 2021, 49°47'51.6"N 24°54'05.2"E; UkrBIN: No. 53439–53443 – 2016, 49°48'24.2"N 24°54'56.3"E; No. 203630 – 2021, 49°47'51.6"N 24°54'05.2"E
Зубра**	2019	Gural-Sverlova & Gural, 2021b, 2022b		
Ивано-Франково**	2006	Gural-Sverlova & Gural, 2021b		
Возле Конопниці**	2005			Сборы авторов – 2005, координаты неизвестны
Лапаивка*	2021			iNaturalist: No. 96489723 – 2021, 49°48'49.0"N 23°53'47.9"E
Львов**	конец 1970-х	Sverlova, 2001; Gural-Sverlova & Gural, 2021b, 2022a, 2022b, etc		Ряд наблюдений в iNaturalist и UkrBIN, не расширяющих опубликованных данных
Малехов**	2019	Gural-Sverlova & Gural, 2021b		
Навария	2021			iNaturalist: No. 75868175 – 2021, 49°45'06.3"N 23°55'34.5"E
Николаев** и окрестности**	2003	Gural-Sverlova & Gural, 2021b		

	Оброшино**	2016	Gural-Sverlova & Gural, 2021b	
	Пидбирцы**	2021	Gural-Sverlova & Gural, 2022a, 2022b: figs 3–5	
	Пустомыты** и окрестности**	2000	Sverlova & Kirpan, 2002; Gural-Sverlova & Gural, 2021b; 2022a	
	Радехов		Rybka, 2017	
	возле Раковца	2021		iNaturalist: No. 99770252 – 2021, 49°39'16.1"N 24°00'35.0"E
	Славское	2020		iNaturalist: No. 56499258 – 2020, 48°51'57.1"N 23°30'37.9"E (неточные); No. 92587106 – 2021, 48°50'43.5"N 23°26'51.1"E
	Солонка**	2019	Gural-Sverlova & Gural, 2021b, 2022a, 2022b	
	Стрый*	2019		Наблюдения авторов – 2019, координаты неизвестны
	Сходница	2018		iNaturalist: No. 19758598 – 2018, 49°12'50.1"N 23°22'38.8"E (неточные); UkrBIN: No. 82440–82443 и 82646–82646 – 2018, 49°14'01.8"N 23°20'34.4"E; No. 83705 – 2018, 49°13'59.3"N 23°20'41.2"E
	Трускавец*	2019		iNaturalist: No. 121360343 – 2019, 49°16'28.3"N 23°30'05.6"E (неточные)
	Червоноград**	2007	Rybka, 2017; Gural-Sverlova & Gural, 2021b	
Одесская	Одесса	2022		iNaturalist: No. 41444956 – 2022, 46°23'51.8"N 30°44'18.3"E
Ровенская	Здолбунов	2020		iNaturalist: No. 53721427 – 2020, 50°31'32.5"N 26°14'30.5"E; No. 131566482 – 2022, 50°31'32.5"N 26°14'32.5"E; No. 131932804 – 2022, 50°31'45.6"N 26°13'35.6"E, etc.
Сумская	Глуховский р-н	2022		iNaturalist: No. 119149823 – 2022, 51°46'43.3"N 33°54'09.7"E (неточные)
Тернопольская	Тернополь	2022		Информация от Л. Безуглой – 2022, 49°33'17.1"N 25°38'53.2"E
Харьковская	Высокий	2021		iNaturalist: No. 79411262 – 2021, 49°53'46.5"N 36°09'07.8"E
	Харьков	2021		iNaturalist: No. 141984138, 141984257, 141984341 (разные фенотипы с одного участка) – 2022, 50°01'42.1"N 36°15'33.0"E; UkrBIN: No. 196202 –

Хмельницкая	Хмельницкий	2016	Gural-Sverlova & Gural, 2021b	2021, 50°01'03.2"N 36°13'55.4"E
Черновицкая	Черновцы	2018		iNaturalist: No. 10771444 – 2018, 48°16'27.9"N 25°56'51.9"E

Примечания. В таблице систематизированы данные от конца XX в. по 2022 г., использованные для карт распространения (рис. 8).

* – наличие вида подтверждено авторами статьи; ** – также присутствуют в малакологическом фонде Государственного природоведческого музея во Львове. Авторы не могут подтвердить точность координат из баз данных.

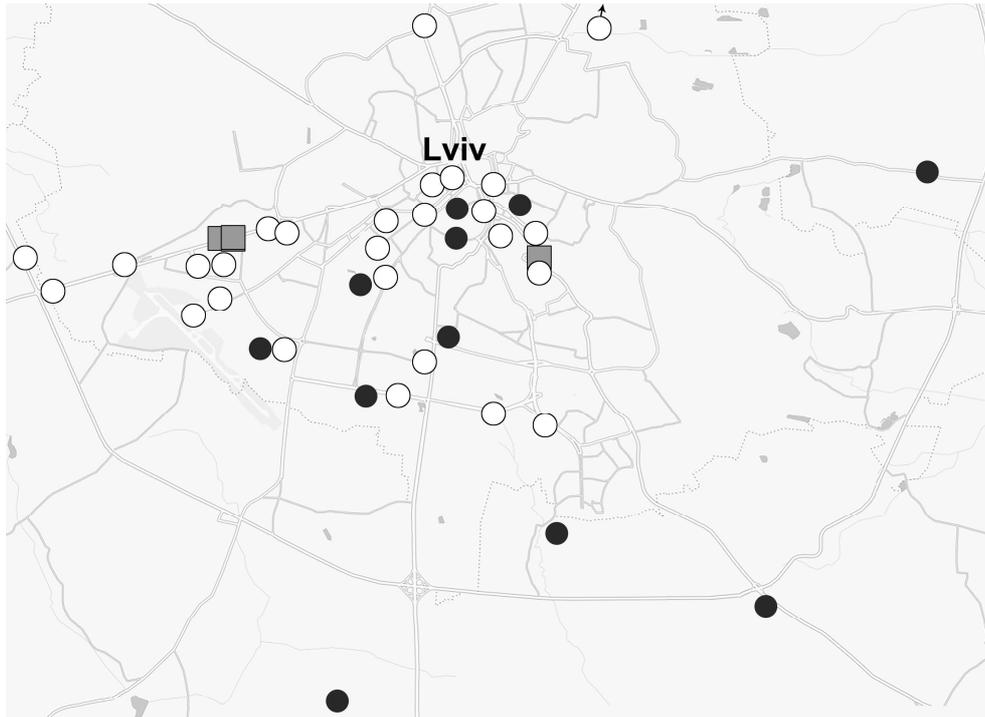


Рис. 1. Расположение участков во Львове и ближайших окрестностях, на которых в 2019-2022 гг. были обнаружены колонии или отдельные особи *C. nemoralis* (белые кружки), фенотипы *C. hortensis*, отсутствующие у потомков первичной интродукции этого вида на запад Украины (серые квадраты), и те, и другие вместе (черные кружки).

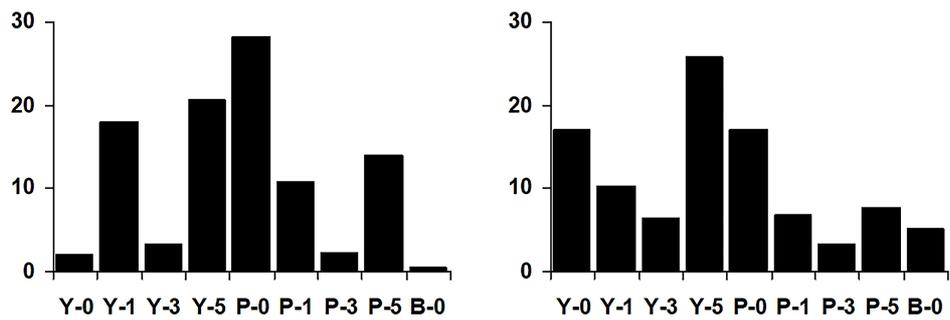


Рис. 2. Средние частоты групп фенотипов *C. nemoralis* на исследованных участках. Слева – для участков, где не была зарегистрирована совместная интродукция *C. nemoralis* и *C. hortensis*, справа – где она была зарегистрирована (см. Материал и методы). Рассчитано для выборок, содержащих не менее 20 половозрелых экземпляров.

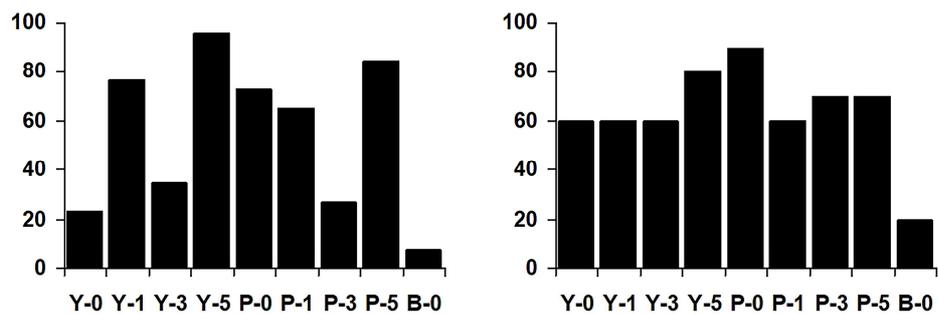


Рис. 3. Процент участков, на которых были обнаружены разные группы фенотипов *C. nemoralis*. Левый и правый графики – аналогично рисунку 2. Рассчитано для всех выборок из таблицы 1.

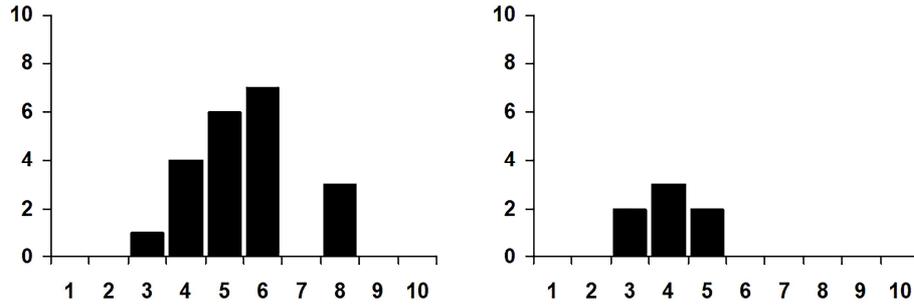


Рис. 4. Количество участков с разными частотами преобладавшей группы фенотипов. По оси абсцисс цифрами обозначены интервалы частот: 1 – до 10%. 2 – от 11 до 20% и т.д. Левый и правый графики – аналогично рисунку 2. Рассчитано для выборок, содержащих не менее 20 половозрелых экземпляров.

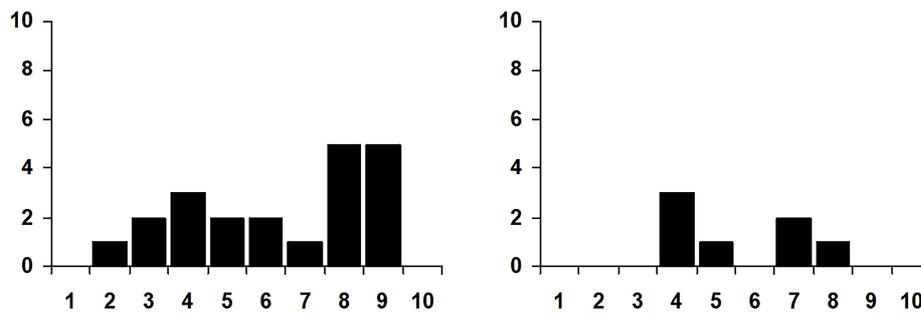


Рис. 5. Количество участков с разными суммарными частотами четырех светлых фенотипов (Y-0, Y-1, P-0, P-1). Аналогично рисунку 4.

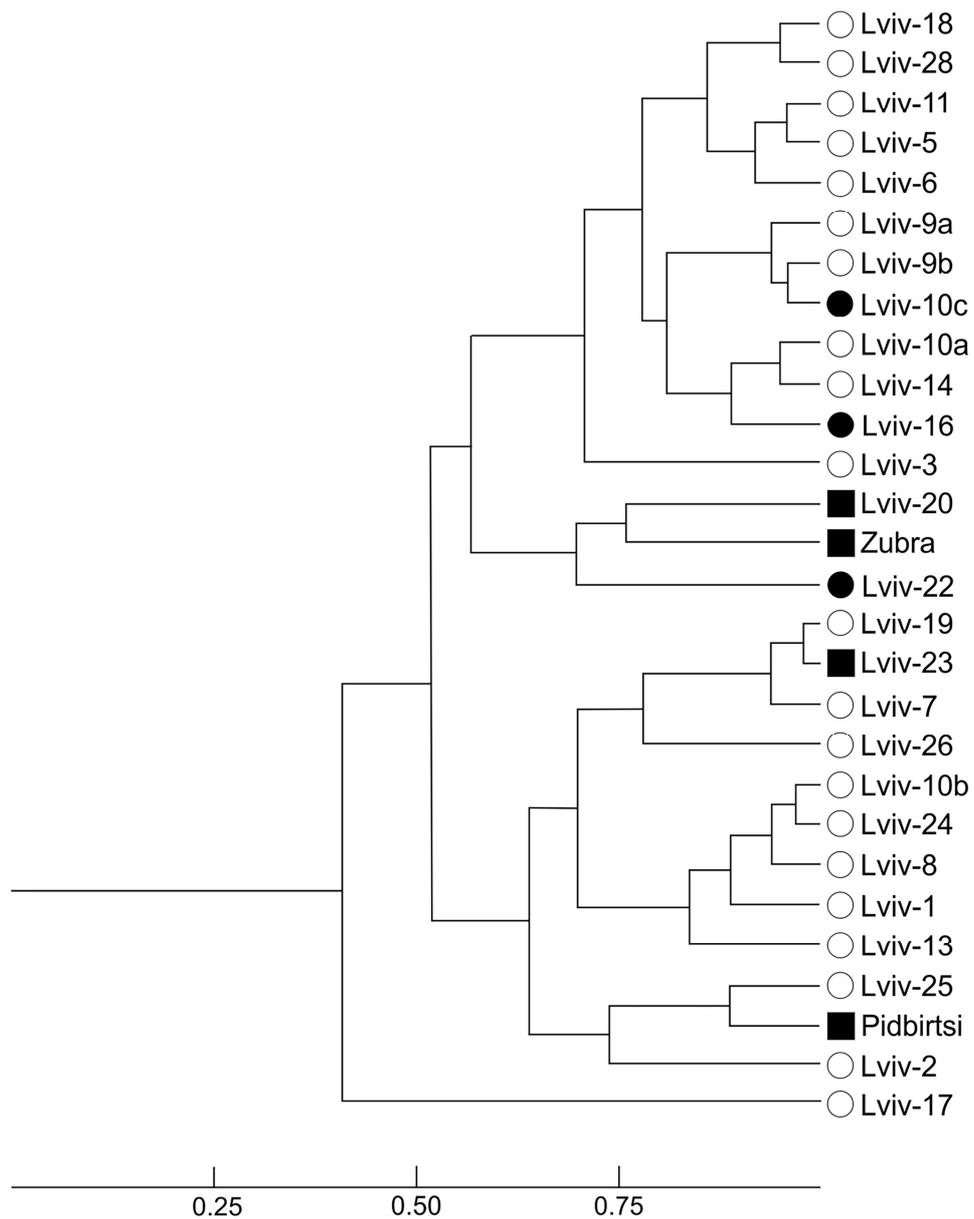


Рис. 6. Сходство количественного состава выборок *C. nemoralis* из Львова и окрестностей, содержавших не менее 20 половозрелых особей: белые кружки – не было найдено *C. hortensis* или встречались только фенотипы этого вида, обычные для запада Украины; черные кружки – обнаружена недавняя совместная интродукция двух видов *Cerpea*; черные квадраты – аналогично, но были также раковины *C. hortensis* с темной губой.

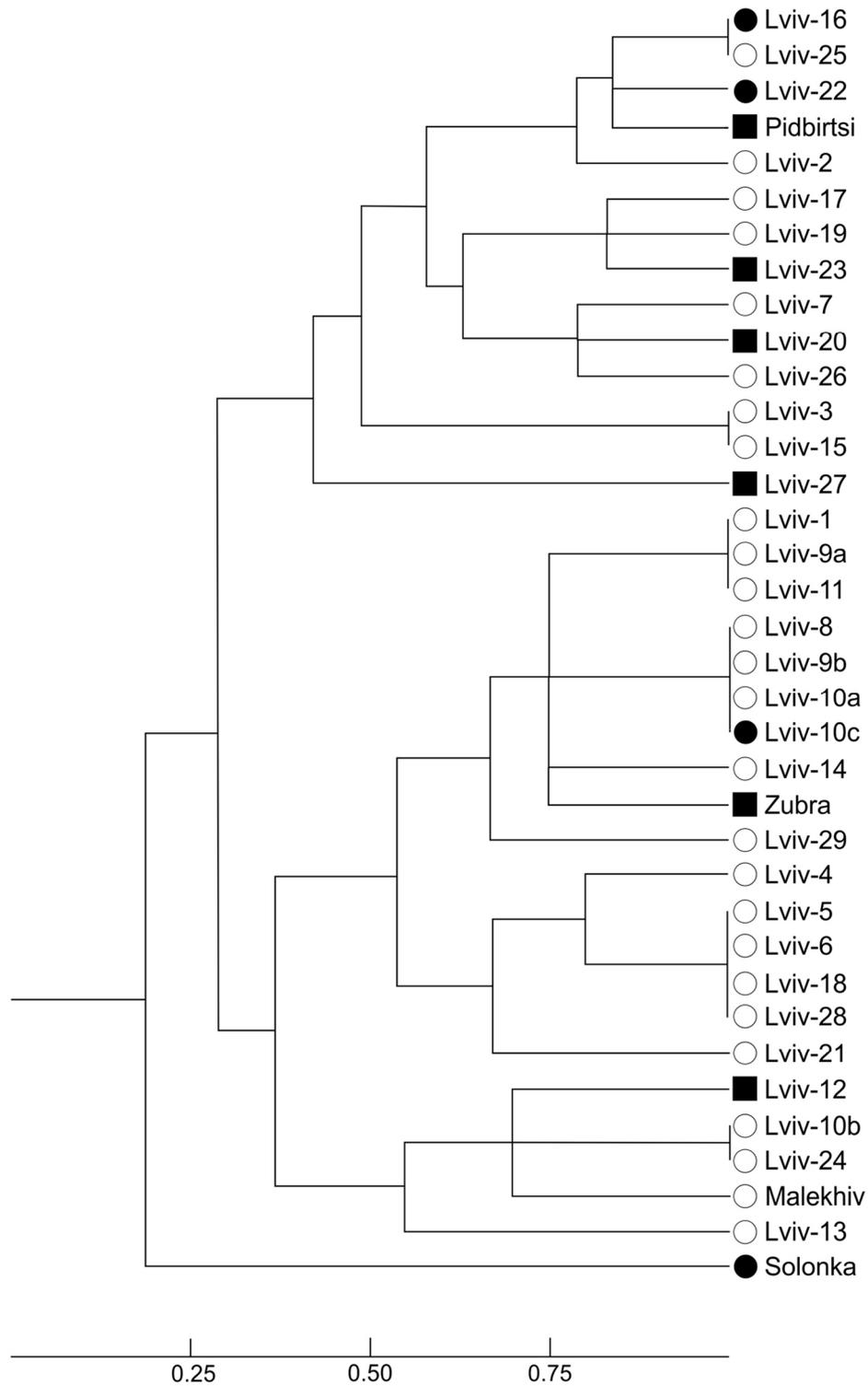


Рис. 7. Качественное сходство фенетического состава *C. nemoralis* (коэффициент Жаккара), рассчитанное для всех участков из таблицы 1. Обозначения аналогично рисунку 6.



Рис. 8. Находки *C. nemoralis* (A) и *C. hortensis* (B) на территории Украины на конец 2022 г. Разные находки в одном населенном пункте или его окрестностях показаны одной точкой.