

Библиография: Gural-Sverlova N. V., Gural R. I. Two introduced *Cerataea* species (Gastropoda, Helicidae) in Ternopil, Western Ukraine, and specifics of their phenotypic composition // *Zoodiversity*. – 2023. – Vol. 57, No. 6. – P. 507-520.

DOI: <https://doi.org/10.15407/zoo2023.06.507>

УДК 594.38 (477.84)

ДВА ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДА *CERATAEA* (GASTROPODA, HELICIDAE) В ТЕРНОПОЛЕ, ЗАПАД УКРАИНЫ, И СПЕЦИФИКА ИХ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО СОСТАВА

Н. В. Гураль-Сверлова*, Р. И. Гураль

Государственный природоведческий музей НАН Украины, Львов

ул. Театральная, 18, Львов, 79008 Украина

E-mail: sverlova@pip-mollusca.org, gural.roman@gmail.com

*Автор для переписки

Два интродуцированных вида *Cerataea* (Gastropoda, Helicidae) в Тернополе, запад Украины, и специфика их фенотипического состава. Гураль-Сверлова, Н. В., Гураль, Р. И. – Исследован полиморфизм окраски раковин *Cerataea* на 6 участках Тернополя. На всех участках встречался *C. hortensis*, его совместное обитание с *C. nemoralis* было зафиксировано в трех случаях. Определены фенотипы у 1166 взрослых улиток или пустых раковин с хорошо сохранившейся окраской (830 *C. hortensis*, 336 *C. nemoralis*). Установлено, что часть территорий в Тернополе, как и в соседней Львовской области, населяют потомки первичной интродукции *C. hortensis* на запад Украины с ограниченной изменчивостью окраски раковины и с исключительно светлым телом. На четырех исследованных участках отмечены окрасочные признаки, свидетельствующие о наличии более поздних завозов *C. hortensis*: желтые полосатые, реже розовые раковины и хорошо выраженная изменчивость окраски тела. Продемонстрирован фенотип 10305 у *C. hortensis*, ранее не известный в Украине. На одном из участков обнаружена достоверная отрицательная корреляция между желтым цветом раковины у *C. nemoralis* и наличием полос на ней, что не типично для запада Украины и редко встречается также в других интродуцированных восточно-европейских популяциях этого вида.

Обсуждается потенциальное значение полученных результатов для документирования истории интродукции двух видов *Cepaea* на территорию Украины.

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

Введение

В последнее время все чаще появляются сообщения о находках двух интродуцированных видов наземных улиток, *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) и *C. hortensis* (O. F. Müller, 1774) в разных регионах Украины (Balashov & Markova, 2021; Gural-Sverlova & Gural, 2020, 2021a, Gural-Sverlova et al., 2021a, 2021b; iNaturalist, 2023; UkrBIN, 2023, etc.). В расселении обоих видов важную роль играют многочисленные садовые центры, импортирующие саженцы из других европейских стран (Gural-Sverlova & Gural, 2022b, Gural-Sverlova et al., 2021a). Несмотря на более интенсивное расселение из таких садовых центров *C. nemoralis*, на западе Украины и особенно во Львовской области более распространенным видом пока остается *C. hortensis*. Это связано с первичной интродукцией *C. hortensis* на запад Украины во второй половине XX в. и последующим расселением этого вида в процессе планового озеленения населенных пунктов декоративными кустарниками (Gural-Sverlova et al., 2021a).

Об общем происхождении большинства известных в настоящее время западноукраинских популяций *C. hortensis* свидетельствует их обедненный и необычный фенотипический состав. Их наиболее надежным фенотипическим маркером является наличие темных спиральных полос только на раковинах с белым фоновым цветом (Gural-Sverlova et al., 2021a), что не типично для других частей современного ареала *C. hortensis* (Gural-Sverlova & Gural, 2022a). Только недавно (начиная с 2015 г.) на западе Украины стали находить другие варианты окраски раковин (Gural-Sverlova et al., 2021a), свидетельствующие о более поздних интродукциях этого вида, не зависящих от первичной (Gural-Sverlova & Gural, 2022a). В отличие от потомков первичной интродукции, такие экземпляры пока встречаются очень локально, что было наглядно показано на примере Львова (Gural-Sverlova & Gural, 2022b: fig. 3), зачастую на участках, длина которых не превышает нескольких десятков метров.

Несмотря на близость Львовской области, где изучение возможных путей расселения (Sverlova, 2002) и полиморфизма окраски раковин *C. hortensis* (Gural-Sverlova & Gural, 2022b; Sverlova, 2001) началось еще в конце 1990-х гг., Тернопольская область до недавнего времени оставалась единственной областью западного региона Украины, для которого не были известны находки этого вида (Gural-Sverlova & Gural, 2022b: 252). Только в начале 2023 г., благодаря сообщениям в Фейсбуке и региональной прессе, нам удалось узнать расположение двух участков в Тернополе, заселенных *C. hortensis* (обозначены как № 1 и № 5 в данной публикации). Во время нескольких однодневных выездов в Тернополь нами были обнаружены и другие участки, заселенные только *C. hortensis* или обоими интродуцированными видами цепей. Через полтора месяца после проведенных нами исследований, в конце июня 2023 г., в базе данных гражданской науки iNaturalist (2023) впервые появились фотографии нескольких особей *C. hortensis*, сделанные в Тернополе.

C. nemoralis впервые отметили в Тернопольской области в 2017 г. в Черткове (UkrBIN, 2023), эта находка была затем описана в отдельной публикации (Gural-Sverlova & Lyzhechka, 2021). Оригинальной особенностью выявленной популяции оказалось наличие неравномерно пигментированных (так называемых пятнистых или прерывистых) полос у части особей (Gural-Sverlova et al., 2021a: fig. 5). Этот признак, известный в природном ареале *C. nemoralis* и имеющий наследственную природу (Murray, 1975: table 2; Richards et al., 2013: fig. 1), пока не был обнаружен в других интродуцированных восточноевропейских популяциях вида (Gural-Sverlova & Gural, 2021b; Gural-Sverlova et al., 2021a). До нашего исследования Тернополя других сообщений о присутствии *C. nemoralis* в Тернопольской области не появлялось ни в публикациях, ни в проанализированных нами базах данных (iNaturalist, 2023; UkrBIN, 2023).

В отличие от первичной интродукции *C. hortensis* на запад Украины, см. выше, более поздние интродукции как этого вида, так и *C. nemoralis* происходят через разные садовые центры и поэтому могут иметь разное происхождение даже в одной административной области или ее центре, как, например, во Львове (Gural-Sverlova & Gural, 2022a, 2022b). Еще больший интерес для документирования истории интродукции и последующего расселения обоих видов *Cerataea* могут иметь сравнительные данные из разных административных областей. Поэтому основной целью этой публикации стало не просто описание фенетической структуры *C.*

hortensis и *C. nemoralis* на исследованных участках Тернополя, но и выяснение его возможных специфических особенностей.

Материал и методы

В апреле-мае 2023 г. исследована фенетическая структура *Serapea* на 6 участках г. Тернополя (рис. 1), Тернопольская область Украины. Большая часть собранных материалов, кроме поврежденных пустых раковин, хранится в малакологической коллекции Государственного природоведческого музея НАН Украины в г. Львове. Соответствующие инвентарные номера указаны в скобках после описаний участков. Собранные материалы (живые улитки и раковины) также частично показаны в иллюстрированной базе данных «Наземные моллюски Украины» (Gural-Sverlova & Gural, 2012–2023).

Участок № 1. Улица Академика Королева, №№ 2–8. Координаты: между 49.554231, 25.647828 и 49.557095, 25.649362. Низко остриженные (высота не более 1 м) живые изгороди вдоль улицы, чаще всего затененные высокими деревьями, но есть и открытые места. В центральной части участка были обнаружены оба вида, преобладал *C. hortensis*. В северной части были собраны в большом количестве пустые раковины *C. nemoralis* с хорошо сохранившейся окраской, оставшиеся на поверхности почвы после зимы. На кустах были также немногочисленные живые особи этого вида. В южной части участка присутствовал только *C. hortensis*. Общая длина исследованного участка около 250 м. *C. hortensis* собирали на протяжении до 200 м, *C. nemoralis* – около 100 м (инв. № 5117 – *C. nemoralis*, №№ 5113 и 5118 – *C. hortensis*).

Участок № 2а. Парк Национального возрождения, юго-западная часть парка, граничащая с проспектом С.Бандеры. Координаты: между 49.549705, 25.628889; 49.551965, 25.630362 и 49.548876, 25.630931. Разреженные древесные насаждения, с довольно большими открытыми газонами и группами декоративных кустов, под которыми были сконцентрированы живые улитки и их пустые раковины, целые или расклеванные птицами. Размеры исследованного участка: около 100 м вдоль проспекта и до 150 м по направлению к центру парка (инв. № 5125 – *C. nemoralis*, № 5124 – *C. hortensis*).

Участок № 2б. Затененный деревьями склон, непосредственно прилегающий к Парку Национального возрождения. Координаты: 49.549222, 25.627444. Длина участка около 20 м (инв. № 5123 – *C. hortensis*).

Участок № 3. Проспект С.Бандеры, №№ 72–88. Координаты: между 49.549953, 25.622509 и 49.549036, 25.626608. Низко стриженные (высота около 0,5–0,7 м) живые изгороди вдоль проезжей части, хорошо освещенные солнцем и только в отдельных местах затененные более высокими кустами или молодыми деревьями. Длина участка около 200 м (инв. № 5114 – *C. hortensis*).

Участок № 4. Проспект С.Бандеры, №№ 44–46. Координаты: 49.551315, 25.616097. Остатки старой живой изгороди (высота не более 1 м), частично затененной молодыми деревьями, растущими за оградой приусадебного участка. Рядом здание, не более 10 лет назад обсаженное туями (возраст установлен по фото в Google картах). Длина участка около 15 м (инв. № 5112 – *C. hortensis*).

Участок № 5. Бульвар Т.Шевченко, № 17, возле бывшего помещения центральной телерадиокомпании. Координаты: 49.554324, 25.595459. Низко стриженные (высота не более 1 м) живые изгороди из вечнозеленых (самшит, сильно поврежден самшитовой огневкой) и листопадных декоративных кустарников, хорошо освещенные солнцем, местами затененные отдельными деревьями. Длина участка около 30 м (инв. № 5115 – *C. hortensis*).

Для количественного анализа фенотипического состава использовали только половозрелых живых улиток или их пустые раковины с хорошо сохранившейся окраской. Всего были определены фенотипы у 830 взрослых экземпляров *C. hortensis* и 336 *C. nemoralis*.

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. В формулах фенотипов не учитывали слабых, размытых, дополнительных (расщепленных) полос. Фоновый цвет раковины обозначали как А – белый, Y – желтый, Р – розовый, В – коричневый.

Для последующего анализа фенетической структуры *C. nemoralis* на участке № 1 и сравнения с другими восточноевропейскими популяциями этого вида, обнаруженные фенотипы были разделены на группы, аналогично нашим

предыдущим публикациям (Gural-Sverlova & Gural, 2021b; Gural-Sverlova & Kruglova, 2022; Gural-Sverlova et al., 2021b):

Y-0 – желтые бесполосые;

Y-1 – желтые с центральной полосой;

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

Y-5 – желтые 5-полосые;

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

B-0, B-1 – аналогично для коричневых раковин.

У *C. hortensis* обращали особое внимание на наличие окрасочных признаков, отсутствующих у потомков первичной интродукции этого вида на запад Украины (Gural-Sverlova & Gural, 2021a, 2022a). Для последних характерны только три основных варианта окраски раковины (желтая без полос, белая без полос, белая полосатая) и светлое тело (Gural-Sverlova & Gural, 2022a: fig. 1).

Результаты

На трех из 6 исследованных участков было зафиксировано совместное обитание двух интродуцированных видов *Cerpea* (обозначены квадратами на рис. 1). На участке № 4 была замечена только одна взрослая особь *C. nemoralis*, имевшая желтую раковину с тремя нижними полосами. Данные о фенотипическом составе выборки *C. nemoralis*, собранных на участках №№ 1 и 2а, обобщены в таблице 1. В обоих случаях выборки были полиморфны как по фоновому цвету раковины, так и по характеру ее опоясанности. В целом в Тернополе были зафиксированы все три основных фоновых цвета (желтый, розовый и коричневый) и все четыре основных варианта опоясанности (бесполосые, с центральной полосой, с тремя нижними полосами, 5-полосые). На участке № 2а не были найдены розовые и трехполосые (что могло быть связано также с небольшим размером выборки), а на участке № 1 – коричневые раковины.

У *C. hortensis* на всех исследованных участках отчетливо преобладали особи с бесполосыми раковинами (табл. 2). Их доля колебалась от 75 до 100%. А основная часть бесполосых особей имела фенотип Y00000 (от 73 до 85% от общего количества собранных улиток и пустых раковин). Варианты окраски раковины, нетипичные для потомков первичной интродукции *C. hortensis* на запад Украины (см. Материал и методы), были обнаружены на четырех участках, обозначенных черным цветом на рисунке 1. Чаще всего это были желтые полосатые, реже -

розовые раковины (табл. 2, 3), в настоящее время известные также для некоторых других административных областей Украины (табл. 3). За исключением участка № 4, наличие таких нетипичных форм окраски раковины сопровождалось хорошо выраженной изменчивостью интенсивности пигментации тела (табл. 3).

На краю Парка национального возрождения (участок № 2а) и прилегающем к нему склоне (участок № 2b) был зафиксирован фенотип 10305 (рис. 2А, В), не известный ранее для Украины. В июне 2023 г. две особи *C. hortensis* с таким же фенотипом, но темными краями устья (рис. 2С, D) были обнаружены нами также возле крупного садового центра в Городке, Львовская обл. (координаты 49.790401, 23.715062).

В отличие от Львовской области (табл. 3, рис. 2С, D), в Тернополе не были обнаружены особи *C. hortensis* с темными краями устья, напоминающие *C. nemoralis*. Хотя на разных участках встречались раковины с розоватым оттенком на прилегающем к столбику фрагменте губы и на париетальной стенке устья, выраженными в разной степени. Наиболее отчетливо эта розоватость проявлялась на участке № 5 (Gural-Sverlova & Gural, 2012–2023), где она была заметна у не менее половины раковин фенотипа Y00000. Аналогичная окраска этого участка раковины, иногда присутствующая и у потомков первичной интродукции, изображена в одной из наших предыдущих публикаций (Gural-Sverlova & Gural, 2022a: fig. 5B). В дальнейшем этот окрасочный признак не рассматривали в качестве фенотипического маркера более поздних независимых завозов *C. hortensis* в Украину, в отличие от истинной темной губы (табл. 3).

Дискуссия

Хотя первые свидетельства присутствия *C. hortensis* в Тернополе появились только в самое последнее время (см. Введение), есть весомые основания полагать, что это вид был завезен в город еще во второй половине или в конце XX в. В таком случае его позднее обнаружение вполне может быть связано с тем, что специальное исследование городской наземной малакофауны Тернополя не проводилось, в отличие от хорошо исследованного в этом отношении Львова.

На двух исследованных нами участках Тернополя (№№ 1 и 3) не было обнаружено вариантов окраски раковин (желтые полосатые, розовые) и улиток с хорошо выраженной серой пигментацией тела, отсутствующих у потомков первичной интродукции *C. hortensis* на запад Украины, однако вполне обычных не

только в природном ареале, но и в других интродуцированных восточно-европейских популяциях этого вида (Gural-Sverlova & Gural 2021a, 2022a). Особенно показательным в этом отношении можно считать отсутствие полосатых раковин с не-белым фоновым цветом (Gural-Sverlova & Gural 2022a) на участке № 1.

На участке № 3 полосатые экземпляры не были обнаружены ни среди взрослых, ни среди молодых особей *C. hortensis* (табл. 2). Это может быть связано либо с полным отсутствием соответствующего рецессивного аллеля, либо с его относительно невысокой частотой, когда большинство его носителей являются гетерозиготами и имеют бесполосые раковины (Gural-Sverlova & Gural 2022b: fig. 4). В этом случае основное внимание было обращено на цвет тела, светлый не только у всех собранных взрослых особей (табл. 2), но и у всех наблюдавшихся на участке молодых особей.

На обоих участках, упомянутых выше, присутствовали невысокие живые изгороди, сыгравшие важную роль в расселение потомков первичной интродукции *C. hortensis* по Львову (Sverlova, 2002) и Львовской области (Gural-Sverlova & Gural 2021a). На вид эти изгороди были довольно старыми и вполне могли быть высажены вдоль улиц еще во второй половине XX в. Хотя бы часть декоративных кустарников в Парке Национального возрождения (участок № 2a), заложенном в 1978 г., также могла сохраниться здесь с конца XX в.

Показательно, что нетипично окрашенные раковины и темное тело у *C. hortensis*, а также отдельные особи *C. nemoralis* были найдены нами только на самом краю парка, где он граничит с застройкой. Вполне вероятно, что в этом месте произошло смешение потомков первичной и более поздней интродукции *C. hortensis*. В последнем случае могла иметь место совместная интродукция двух видов *Cepaea*, довольно часто наблюдаемая в последнее время во Львове и его ближайших окрестностях (Gural-Sverlova & Gural 2022b). Аналогичный процесс мог произойти и на участке № 4, где также были обнаружены оба вида цепей, улиток собирали на остатках старой живой изгороди, все особи *C. hortensis* имели светлое тело, а половина полосатых раковин имела белый фоновый цвет (табл. 2, 3).

До сих пор популяции *C. hortensis*, образованные потомками первичной интродукции, были зарегистрированы преимущественно во Львовской области, и лишь в единичных случаях – в других административных областях на западе Украины (Gural-Sverlova & Gural 2021a), а случаи смешения на одной территории потомков первичной интродукции и более поздних завозов этого вида в Украину

можно наблюдать во Львове и некоторых других населенных пунктах Львовской области (Gural-Sverlova & Gural 2022b). Таким образом, полученные нами результаты расширяют имеющиеся данные о масштабах непреднамеренного расселения *C. hortensis* по западному региону Украины во второй половине XX в.

Ранее мы отмечали, что для большинства западноукраинских популяций *C. hortensis* характерна нетипично высокая доля бесполосых раковин, преимущественно фенотипа Y00000, которая часто наблюдается даже в местообитаниях, сильно затененных деревьями или зданиями (Gural-Sverlova & Gural 2021a). Средняя частота бесполосых раковин у *C. hortensis* на западе Украины обычно превышает 80% (Gural-Sverlova & Gural 2022b), что превосходит аналогичные показатели в любой части природного ареала этого вида (Cameron, 2013: table 6). Если это не связано с общностью происхождения, то может указывать на селективные преимущества более светлых вариантов окраски раковин в условиях более континентального климата по сравнению с природным ареалом (Gural-Sverlova & Gural 2022b).

На исследованных участках Тернополя тенденция к преобладанию бесполосых раковин оказалась выраженной даже несколько сильнее, чем во Львове (Gural-Sverlova & Gural 2022b: table 1), они составляли в среднем около 90% (табл. 2). В целом отчетливое преобладание бесполосых раковин наблюдалось и на участках, заселенных потомками первичной интродукции *C. hortensis* на запад Украины (№№ 1 и 3, см. выше), и там, где есть отчетливые свидетельства более поздней интродукции (остальные участки).

Окрасочные признаки, отсутствующие у потомков первичной интродукции, но зарегистрированные в Украине в последние годы (табл. 3), можно разделить на две группы: 1) обычные в разных частях природного ареала *C. hortensis* и поэтому с большой вероятностью попадающие в интродуцированные популяции (желтые полосатые раковины, розовый фоновый цвет, хорошо выраженная серая пигментация тела); 2) локально встречающиеся даже в пределах природного ареала (темные края устья, коричневая раковина, фенотип 10305).

Первые свидетельствуют только о наличии более поздних интродукций, независимых от первичной, но не дают никакой информации об их возможном источнике. Вторые могут указывать, например, на расселение их носителей из определенных садовых центров (Gural-Sverlova & Gural, 2022a, 2022b). Поэтому они представляют значительно большую ценность для документирования истории

интродукций и последующего расселения *C. hortensis* на западе Украины, а в перспективе – и в других регионах страны. В предыдущих публикациях (Gural-Sverlova & Gural, 2021a, 2022a) мы подробно остановились на одном из таких признаков (темная губа) в интродуцированных восточноевропейских популяциях *C. hortensis*.

Наиболее детальная информация о фенотипе 10305 у *C. hortensis* и его встречаемости в разных регионах Европы (рис. 3) содержится в монографии известных немецких исследователей полиморфизма окраски раковин у *Serapea* (Schilder & Schilder, 1957). Более того, они рассматривали этот фенотип как один из основных наследуемых вариантов окраски раковины у *C. hortensis* (“conspecies”), наряду с бесполосыми, пятиполосыми и раковинами с одной центральной полосой (Schilder & Schilder, 1957), а в более ранней публикации (Schilder & Schilder, 1953: 21) – также с фенотипом (123)(45). Этой форме окраски было присвоено буквенное обозначение «М» от слова «moulinia». Среди более 145 тысяч экземпляров *C. hortensis* из разных частей видового ареала, но преимущественно из Германии, к этой форме было отнесено 2,2% от общего количества и 4,0% от полосатых (Schilder & Schilder, 1957: table 13). Для сравнения – доля раковин с одной центральной полосой была приблизительно в 10 раз меньше.

Сравнивая распространение фенотипа 10305 в Европе с таковым однополосых раковин у *C. hortensis*, Schilder & Schilder (1957: 185) писали: «Auch M erscheint noch lokalisierbar, obgleich die M-freie Zone ringsum (Westengland – Pyrenäen – Bayern – Polen) schmaler ist: wir vermuten ihren Ursprung in Dänemark, von wo aus sie bis Norwegen, England, zu den Alpen und bis Sachsen vordringen konnte; vielleicht aber sind die M von Bayern bis Frankreich hier unabhängig entstanden, da an Main und Mosel eine gewisse M-Armut zu beobachten ist» (М также кажется поддающейся локализации, хотя свободная от М зона вокруг уже (Западная Англия – Пиренеи – Бавария – Польша): мы подозреваем ее происхождение в Дании, откуда она могла проникнуть в Норвегию, Англию, Альпы и Саксонию; но, возможно, М от Баварии до Франции возникла независимо, так как на Майне и Мозеле можно наблюдать некоторую бедность М). Согласно Taylor (1914: 339), фенотип 10305 «not so common» в Великобритании, но «has been quoted from Germany, France, Belgium, Switzerland and Norway».

В более поздних публикациях мы нашли мало упоминаний о фенотипе 10305 у *C. hortensis*. В трех выборках, собранных возле Бергена на западе Норвегии, его

частота варьировала от 3,4 до 9,2% от общего количества (Andreassen, 1978: table 2) или от 4,6 до 37,8% полосатых раковин. Как и фенотипы 12345 и 10345, это был один из наиболее обычных вариантов окраски полосатых раковин в сборах.

Среди почти 75 тысяч *C. hortensis*, собранных по всей Франции, фенотип 10305 имели более 1,5 тысяч (Lamotte & Guerrucci, 1970: table 1). Это составляет 2,1% от общего количества и 6,4% от полосатых. Из 100 выборок *C. hortensis* (Lamotte & Guerrucci, 1970: table 3) фенотип 10305 присутствовал в 33. В целом фенотип 10305 оказался одним из пяти наиболее обычных во Франции, уступая только (в порядке убывания) 00000, 12345 и 00300, и немного обгоняя 10345 (Lamotte & Guerrucci, 1970: table 1).

Даже в тех частях природного ареала *C. hortensis*, где фенотип 10305 встречается чаще обычного, его пространственное распределение может быть довольно мозаичным. Кроме приведенных выше данных из Франции, это можно продемонстрировать на примере германского острова Рюген. Среди 25 крупных (более ста экземпляров) выборок, сведения о которых мы получили из архива Шильдеров, хранящегося в Природоведческом музее Берлинского университета им. А.Гумбольдта (Sverlova, 2004), этот фенотип присутствовал только в 10. Зато в трех случаях его доля среди полосатых раковин превышала 20%. Rensch (1932: 100) приводит фенотипический состав двух выборок из Рюгена, в которых было еще больше раковин с фенотипом 10305. Их доля составляла 23–26% от общего количества и 37–38% от полосатых.

Фенотип 10305 лишь редко и локально встречается в Англии (Taylor, 1914; Schider & Schilder, 1957), см. также рис. 3. Поэтому он нередко полностью отсутствует в выборках (Clarke, 1960: tables 1, 2; Wall et al., 1980: table 1) или, возможно, не указывается отдельно в публикациях британских исследователей (Cameron, 1992; Cameron & Dillon, 1984; Cameron & Pokryszko, 2008). Не удивительно, что даже в обобщающей публикации Cameron (2013), анализирующей географическую изменчивость фенетической структуры *C. hortensis* в большей части современного европейского ареала этого вида, такой вариант окраски не упоминается. Возможно, что на некоторое игнорирование этого фенотипа повлияло и то, что он не соответствует основным вариантам окраски раковины у более изученного родственного вида *Cerpea nemoralis* (бесполосая, одна центральная полоса, три нижних полосы, 5 полос). Также не известен характер его наследования

(Murray, 1975: table 3), хотя сама по себе наследуемость этого фенотипа не вызывает сомнений.

Некоторые дополнительные данные о современном присутствии фенотипа 10305 в разных европейских странах можно найти в базе данных гражданской науки iNaturalist (2023). Среди более 10 тысяч фотографий, определенных (хотя не всегда корректно) как *C. hortensis*, нам удалось отобрать несколько десятков изображений этой формы, преимущественно из Финляндии (Турку) и Германии, но также из Дании, Франции, Норвегии, Словакии, Швейцария и, возможно, Бельгии, Англии и Чехии.

Кроме наших находок в Тернополе и Городке (рис. 2), сделанных в 2023 г., фенотип 10305 пока не известен не только в Украине (табл. 3), но и в других интродуцированных восточноевропейских популяциях *C. hortensis* – в Беларуси (Kruglova & Kolesnik, 2017; iNaturalist, 2023) или в центре Европейской части России (Egorov, 2015, 2018; Gural-Sverlova & Gural, 2021a; iNaturalist, 2023). Также нет данных о присутствии этой формы в интродуцированных популяциях *C. hortensis* в Северной Америке (Cockerell, 1890, 1899; iNaturalist, 2023; Johnson, 1906).

Находки фенотипа 10305 в Тернополе и Городке не связаны друг с другом. Возле садового центра в Городке зафиксирована нетипичная (темная) окраска губы у всех розовых и части желтых полосатых раковин *C. hortensis*, в том числе у обоих обнаруженных нами особей с фенотипом Y10305. Темная губа – редкий наследственный признак, локально встречающийся в природном ареале *C. hortensis* (Schider & Schilder, 1957; Ožgo, 2010) и изредка наблюдаемый в интродуцированных популяциях вида (Egorov, 2018; Gural-Sverlova & Gural, 2021a). В Украине раковины *C. hortensis* с темной губой пока известны только для Львовской области (табл. 3). В настоящее время носители этого признака распространяются по Львову и его ближайшим окрестностям сразу из двух садовых центров – «Клуба Растений» в Подборцах (Gural-Sverlova & Gural, 2022a, 2022b) и «ЭлитФлоры» в Городке (новые данные).

В отличие от *C. hortensis*, набор основных вариантов окраски в интродуцированных популяциях *C. nemoralis* (табл. 4) достаточно однотипен не только в разных административных областях запада Украины или в разных регионах страны, но и при сравнении разных восточноевропейских стран (Egorov, 2018; Gural-Sverlova & Egorov, 2021; Gural-Sverlova & Gural, 2021b; Gural-Sverlova & Kruglova, 2022; Gural-Sverlova et al., 2021a, etc.). Региональные отличия могут проявляться

скорее в соотношениях разных фенотипов или групп фенотипов (Gural-Sverlova & Gural, 2021b; Gural-Sverlova & Kruglova, 2022), а для пятиполосых раковин – также в относительных частотах слияния различных пар полос и повышенной доле некоторых редких фенотипов со слившимися полосами (Gural-Sverlova & Kruglova, 2022; table 7; Gural-Sverlova et al., 2020: table 3).

Несмотря на то, что нам пока удалось собрать и проанализировать только две выборки *C. nemoralis* из Тернополя, для этого города уже известны почти все основные варианты окраски раковин, зарегистрированные в интродуцированных восточноевропейских популяциях вида (Gural-Sverlova et al., 2021a: table 1). Исключением являются только коричневые полосатые раковины (табл. 4), чрезвычайно редкие в сравниваемых странах (Gural-Sverlova & Egorov, 2021; Gural-Sverlova & Kruglova, 2022).

Единственным специфическим окрасочным признаком *C. nemoralis* для Тернопольской области являются зарегистрированные в Черткове (Gural-Sverlova et al., 2021a: fig. 5; Gural-Sverlova & Lyzhechka, 2021) и упомянутые во Введение неравномерно пигментированные полосы. Однако этот признак пока не найден в самом Тернополе. Также не известно происхождение чертковской популяции. Это, возможно, помогло бы выяснить малакологическое исследование местных садовых центров или их ближайших окрестностей, как для *C. hortensis* во Львове (Gural-Sverlova et al., 2022a, 2022b).

Единственная крупная выборка *C. nemoralis*, которую нам удалось пока собрать в Тернополе, демонстрирует достоверную отрицательную корреляцию между желтым фоновым цветом раковины и наличием полос (табл. 4). Для большинства исследованных интродуцированных восточноевропейских популяций этого вида характерна скорее противоположная тенденция (табл. 4), нередко выражающаяся в сильно увеличенной доле розовых бесполосых, а в некоторых случаях – даже в полном отсутствии розовых полосатых и желтых бесполосых раковин (Gural-Sverlova & Egorov, 2021; Gural-Sverlova et al., 2020, 2021b). Даже в выборках с увеличенной долей желтых бесполосых раковин, их количество обычно заметно уступает количеству желтых полосатых (сравните значения $Y0/b$ в таблице 4).

Как известно, фоновый цвет раковины и наличие полос у *Seraea* наследуются сцеплено (Murray, 1975; Richards et al., 2013). При скрещивании рекомбинации происходят редко или, согласно Gonzalez et al. (2019), не происходят вообще. Последнее косвенно подтверждается нашими многолетними наблюдениями над

западноукраинскими популяциями *C. hortensis*, образованными потомками первичной интродукции, см. выше. Эти популяции вообще не имеют желтых полосатых раковин при большом количестве желтых бесполосых; а в некоторых случаях в них отсутствуют и белых бесполосые раковины, несмотря на наличие белых полосатых и желтых бесполосых (Gural-Sverlova & Gural, 2022a).

В Польше было обнаружено смещение неравновесия по сцеплению (shift in linkage disequilibrium) между фоновой окраской раковины и наличием полос у *C. nemoralis* от «розовых без полос / желтых полосатых» на севере до «желтых бесполосых / розовых полосатых» на юге, последнее было охарактеризовано как «unusual» (необычное). Было высказано предположение, что это связано с разным происхождением польских популяций (OZGO et al., 2019). Необычное соотношение фенотипов на отдельно взятом участке может быть вызвано случайными причинами, прежде всего эффектом основателя. Поэтому в будущем желательно проанализировать корреляцию желтого цвета и наличия полос на раковине на разных участках Тернополя, где будет обнаружена *C. nemoralis*. Это особенно касается местных садовых центров, откуда может происходить непреднамеренное расселение *C. nemoralis*.

Выводы

Проведенные исследования существенно расширили данные о современном распространении, окрасочном полиморфизме раковин, а также истории интродукции обоих видов *Serapea* на территории Тернопольской области и, в целом, на западе Украины. Анализ изменчивости окраски раковины и тела у *C. hortensis* позволяет с высокой вероятностью предположить, что заселение Тернополя этим видом началось еще во второй половине XX в.

Наряду с территориями, заселенными исключительно потомками первичной интродукции *C. hortensis* на запад Украины, в Тернополе имеются надежные свидетельства более поздней интродукции (интродукций) этого вида. Среди фенотипических маркеров такой повторной интродукции (интродукций), наибольший интерес представляет обнаружение фенотипа 10305, локально встречающегося в природном ареале *C. hortensis* и ранее не известного для интродуцированных восточноевропейских популяций этого вида.

В отличие от *C. hortensis*, собранные в Тернополе выборки *C. nemoralis* были представлены только вариантами окраски, встречающимися в разных

восточноевропейских странах. Представляет некоторый интерес статистически значимая отрицательная корреляция желтого цвета раковины и наличия полос на одном из участков, не характерная для большинства исследованных ранее восточноевропейских популяций *C. nemoralis*.

Благодарности

Авторы благодарны Любови Безуглой (Тернополь, группа «Тваринний світ України» в Фейсбуке) за детальную информацию о местонахождении участка № 1 и Оресту Лыжечке (Чертков) за ссылку на сообщение в региональной прессе, позволившее найти участок № 5, заселенный *C. hortensis* (см. Введение).

- Andreassen, E. M. 1978. Polymorfisme hos hagesnegl, *Cepaea hortensis*. *Fauna*, **31**, 105–114.
- Balashov, I. & Markova, A. 2021. The first records of an invasive land snail *Cepaea nemoralis* (Stylommatophora: Helicidae) in Central and Southern Ukraine. *Ruthenica*, **31** (3), 121–125. [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31\(3\).2](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31(3).2)
- Cameron, R. A. D. 1992. Change and stability in *Cepaea* populations over 25 years: a case of climatic selection. *Proceedings of the Royal Society of London*, **248**, 181–187. <https://doi.org/10.1098/rspb.1992.0060>
- Cameron, R. A. D. 2013. The poor relation? Polymorphism in *Cepaea hortensis* (O.F.Müller) and the Evolution Megalab. *Journal of Molluscan Studies*, **79** (2), 112–117. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyt001>
- Cameron, R. A. D. & Dillon, P. J. 1984. Habitat stability, population histories and patterns of variation in *Cepaea*. *Malacologia*, **25** (2), 271–290.
- Cameron, R. A. D. & Pokryszko, B. M. 2008. Variation in *Cepaea* populations over 42 years: climate fluctuations destroy a topographical relationship of morph-frequencies. *Biological Journal of the Linnean Society*, **95**, 53–61.
- Clarke, B.C. 1960. Divergent effects of natural selection on two closely-related polymorphic snails. *Heredity*, **14** (3-4), 423–443.
- Cockerell, T. D. A. 1890. *Helix hortensis* in America. *The Nautilus*, **3**: 139–140.
- Cockerell, T. D. A. 1899. Variations of *Helix hortensis* at Rockport, Mass. *The Nautilus*, **13**: 32.

- Egorov, R. 2015. The first record of introduced snail *Cepaea hortensis* (Müller, 1774) (Stylommatophora: Helicidae) in the central part of European Russia. *Ruthenica*, **25** (3), 93–97.
- Egorov, R. 2018. On the distribution of introduced species of the genus *Cepaea* Held, 1838 (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae) in European Russia. *Nachrichtenblatt der Ersten Vorarlberger Malakologischen Gesellschaft*, **25**, 79–102.
- Gonzalez, D. R., Aramendia, A. C., Davison, A. 2019. Recombination within the *Cepaea nemoralis* supergene is confounded by incomplete penetrance and epistasis. *Heredity* **123**, 153–161. <https://doi.org/10.1038/s41437-019-0190-6>
- Gural-Sverlova, N. V. & Egorov, R. V. 2021. Shell colour and banding polymorphism in *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) from the Moscow region. – *Ruthenica*, **31** (1). 27–38. [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31\(1\).4](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31(1).4)
- 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. <https://doi.org/10.5817/MaB2021-20-75>
- Gural-Sverlova, N. V. & Gural, R. I. 2012–2022. 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 27 July 2022]
- Gural-Sverlova, N. V. & Gural, R. I. 2021a. Shell banding and colour polymorphism of introduced snail *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) from some parts of Eastern Europe. *Ruthenica*, **31** (2), 59–76. [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31\(2\).2](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31(2).2)
- Gural-Sverlova, N. V. & Gural, R. I. 2021b. 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. <https://doi.org/10.15407/zoo2021.05.369>
- Gural-Sverlova, N. & Gural, R. 2022a. Shell colouration and different introductions of the land snail *Cepaea hortensis* (Gastropoda: Helicidae) into Western Ukraine. *Folia Malacologica*, **30** (4), 221–233. <https://doi.org/10.12657/folmal.030.025>

- Gural-Sverlova, N. V. & Gural, R. I. 2022b. Variability of the phenotypic composition of *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Helicidae) in Western Ukraine: in space and time. *Zoodiversity*, **56** (3), 243–256. <https://doi.org/10.15407/zoo2022.03.243>
- 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. <https://doi.org/10.15407/zoo2021.01.051>
- 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*, **30** (2), 75–86. [In Russian] [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.30\(2\).1](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.30(2).1)
- 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. <https://doi.org/10.5817/MaB2022-21-30>
- 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] <https://doi.org/10.36885/nzdpm.2021.37.173-180>
- iNaturalist 2023. iNaturalist: A Community for Naturalist. URL: <http://www.inaturalist.org> [Accessed on 27 July 2023].
- Johnson, C. W. 1906. On the distribution of *Helix hortensis* Mueller, in North America. *The Nautilus*, **20** (7), 73–80.
- Kruglova, O. Yu. & Kolesnik, V. G. 2017. Phenetic structure of populations of *Cepaea hortensis* (O.F.Müller, 1774) (Gastropoda, Pulmonata) in the conditions of Minsk City and Minsk region. In: Snegin, E. A., ed. *Actual issues of modern malacology*. Publishing House Belgorod, Belgorod: 66–70. [In Russian]
- Lamotte, M. & Guerrucci, M.-A. 1970. Traits généraux du polymorphisme du système de bandes chez *Cepaea hortensis* (Mollusque Hélicide) en France. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, **111**, 393–409.
- Murray, J. 1975. The genetics of the Mollusca. In: King, R. C., ed. *Handbook of genetics*. Vol. 3. Plenum Press, New York, 3–31.
- Ostrovsky, A. M. & Prokofieva, K. V. 2017. Phenotypic structure of introduced populations of *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae)

- in urban environments. In: Snegin, E. A., ed. *Actual issues of modern malacology*. Publishing House Belgorod, Belgorod, 85–89. [In Russian]
- 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. <https://doi.org/10.2478/v10125-010-0011-2>
- Ozgo, M., Cameron, R. A. D., Horsák, M. et al. 2019. *Cepaea nemoralis* (Gastropoda: Pulmonata) in Poland: patterns of variation in a range-expanding species. *Biological Journal of the Linnean Society*, **20**, 1–11. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz029>
- Rensch, B. 1932. Über den Unterschied zwischen geographischer und individueller Variabilität und die Abgrenzung von der ökologischen Variabilität. *Archiv für Naturgeschichte: Zeitschrift für systematische Zoologie*, Neue Folge **1**, 95–113.
- Richards, P. M., Liu, M. M., Lowe, N., Davey, J. W., Blaxter, M. L. & Davison, A. 2013. RAD-Seq derived markers flank the shell colour and banding loci of the *Cepaea nemoralis* supergene. *Molecular Ecology*, **22**, 3077–3089. <https://doi.org/10.1111/mec.12262>
- Schilder, F.A. & Schilder, M. 1953. *Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 1–92.
- 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. V. 2001. Polymorphism of the introduced species *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) in Lvov. 1. General regularities of polymorphism. *Zoologicheskij Zhurnal*, **80** (5), 520–524. [In Russian]
- Sverlova, N. V. 2002. The influence of anthropogenic barriers on phenotypical structure of populations of *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata) under urban conditions. *Vestnik Zoologii*, **36** (5), 61–64. [In Russian]
- Sverlova, N. 2004. Zur Auswertung der Diversität und Struktur des Polymorphismus bei den Bänderschnecken *Cepaea hortensis* (Müller 1774) und *C.nemoralis* (Linné 1758) am Beispiel isolierter Populationen. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin, Zoologische Reihe*, **80** (2), 159–179. <https://doi.org/10.1002/mmnz.20040800203>
- Taylor, J. W. 1914. *Monograph of the land & freshwater Mollusca of British Isles. Zonitidae, 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 27 July 2023].

Wall, S., Carter, M.A., Clarke, B. 1980. Temporal changes of gene frequencies in *Cepaea hortensis*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 14: 303–317.

Табл. 1. Фенотипический состав выборки *C. nemoralis* из Тернополя

Полосатость по вертикали, фоновый цвет по горизонтали	Участки			
	№. 1		№. 2а	
	Желтый	Розовый	Желтый	Коричневый
00000	79	85	–	2
00300	14	104	1	–
00345	1	4	–	–
003(45)	1	18	–	–
12345	*	5	8	–
123(45)	1	3	3	–
(12)3(45)	–	5	*	–
(123)(45)	–	1	–	–
1(23)45	–	1	–	–
Желтые, %	29.8		85.7	
Розовые, %	70.2		0	
Коричневые, %	0		14.3	
Бесполосые, %	50.9		14.3	
С центральной полосой, %	36.6		7.1	
3-полосые, %	7.4		0	
5-полосые, %	5.0		78.6	
Живые улитки	4		5	
Пустые раковины	318		9	
В целом	322		14	

*Фенотип отмечен только у неполовозрелых особей. В таблице не указана одна особь с участка № 4, имевшая желтую раковину с тремя нижними полосами (см. Результаты).

Табл. 2. Фенотипический состав выборок *C. hortensis* из Тернополя

Фенотипы	Участки					
	No. 1	No. 2a	No. 2b	No. 3	No. 4	No. 5
A00000	50	11	13	34	1	6
A12345	5	2	–	–	8	–
A(12)345	–	1	–	–	1	–
Y00000	185	125	95	125	52	69
Y10305	–	3	6	–	–	–
Y12345	–	1	*	–	9	7
Y(12)345	–	1	8	–	–	–
Y(12)3(45)	–	1	4	–	–	–
Y(123)(45)	–	1	1	–	–	–
Y1(23)(45)	–	–	1	–	–	–
Y12045	–	–	1	–	–	–
P00000	–	1	–	–	–	2
Бесполодые, %	97.9	93.2	83.7	100	74.6	91.7
Желтые бесполодые, %	77.1	85.0	73.6	78.6	73.2	82.1
**Нетипичные, %	0	5.4	16.3	0	12.7	10.7
Живые улитки	134	92	123	159	70	84
Пустые раковины	106	55	6	–	1	–
В целом	240	147	129	159	71	84

*Фенотип отмечен только у неполовозрелых особей. **Варианты окраски, нетипичные для запада Украины (желтые полосатые, розовые, 10305).

Табл. 3. Окрасочные признаки, отсутствующие у потомков первичной интродукции *C. hortensis* в Украину

Участки или области	Раковина				Губа	Тело
	желтая полосатая	розовая	коричневая	10305	темная	темное (серое)
Исследованные участки в Тернополе						
Site No. 2a	+	+	–	+	–	+
Site No. 2b	+	–	–	+	–	+
Site No. 4	+	–	–	–	–	–
Site No. 5	+	+	–	–	–	+
Количество участков	4	2	0	2	0	3
Административные области на западе Украины						
Закарпатская	–	+	–	–	–	+
Львовская	+	+	+	+	+	+
Тернопольская	+	+	–	+	–	+
Прочие административные области Украины						
Житомирская	+	–	–	–	–	+
Киевская	+	+	–	–	–	+
Кировоградская	–	+	–	–	–	–
Харьковская	+	+	–	–	–	–
Количество областей	5	6	1	2	1	5

При составлении таблицы использованы личные наблюдения (Львов и Львовская область, Тернополь и Ужгород) и фотографии из двух баз данных гражданской науки (iNaturalist, 2023; UkrBIN, 2023).

Табл. 4. Состав выборок и корреляция между желтым фоновым цветом и наличием полос на раковине в восточноевропейских популяциях интродуцированного вида *C. nemoralis*

Населенные пункты	N	Проценты										Y0/b	Корреляция	
		Y-0	Y-1	Y-3	Y-5	P-0	P-1	P-3	P-5	B-0	B-1		D	r
Украина, Тернопольская область, новые данные														
Ternopil (No. 1)	322	24.5	4.3	0.6	0.3	26.4	32.3	6.8	4.7	–	–	4.65	-0.09	-0.41**
Украина, Тернопольская область (Gural-Sverlova & Gural, 2021b; Gural-Sverlova & Lyzhechka, 2021)														
Chortkiv	224	1.3	2.7	15.2	12.5	0.9	2.2	34.4	30.8	–	–	0.04	-0.01	-0.09
Украина, Ивано-Франковская область (Gural-Sverlova & Gural, 2021b; Gural-Sverlova et al., 2020)														
Bohorodchany	95	–	–	–	30.5	69.5	–	–	–	–	–	0	0.21	1.00**
–П–	359	–	0.8	–	16.2	27.0	1.4	–	54.6	–	–	0	0.05	0.28**
Украина, Львовская область (Gural-Sverlova & Kruglova, 2022)														
Lviv	1167	0.3	24.2	5.7	–	50.6	15.9	3.3	–	–	–	0.01	0.15	0.65**
–П–	388	–	1.0	–	4.9	75.8	4.9	–	13.4	–	–	0	0.04	0.44**
–П–	95	1.0	29.5	–	17.9	38.9	5.3	–	7.4	–	–	0.02	0.18	0.75**
–П–	82	34.1	–	24.4	28.0	1.2	–	3.7	8.5	–	–	0.65	-0.04	-0.22*
–П–	51	–	2.0	13.7	23.5	37.2	2.0	7.8	13.7	–	–	0	0.15	0.62**
–П–	62	22.6	8.1	1.6	25.8	3.2	3.2	1.6	–	33.9	–	0.64	0.12	0.50**
–П–	103	–	3.9	12.6	23.3	32.0	4.8	6.8	13.6	2.9	–	0	0.14	0.60**
–П–	65	–	–	–	15.4	73.8	–	–	10.8	–	–	0	0.11	0.72**
–П–	60	21.7	11.7	6.7	10.0	10.0	15.0	11.7	13.3	–	–	0.76	-0.06	-0.25

–П–	732	0.7	16.4	3.1	39.7	10.0	9.0	3.7	17.3	–	–	0.01	0.06	0.38**
–П–	107	–	58.9	4.7	–	–	16.8	7.5	–	12.1	–	0	0.08	0.49**
–П–	92	–	4.3	–	45.6	16.3	6.5	–	27.2	–	–	0	0.08	0.44**
–П–	53	–	–	1.9	5.7	32.1	–	17.0	43.4	–	–	0	0.02	0.20
Zubra	53	43.4	17.0	–	34.0	1.9	–	–	3.8	–	–	0.85	-0.01	-0.06
Украина, Львовская область, неопубликованные данные, 2023														
Horodok	85	16.5	8.2	3.5	23.5	17.6	9.4	–	8.2	12.9	–	0.47	0.08	0.32**
Беларусь, Минская область (Gural-Sverlova & Kruglova, 2022)														
Minsk	1264	–	23.5	0.2	5.0	0.2	65.3	0.1	5.5	0.2	–	0	0.001	0.04
–П–	66	3.0	90.9	–	1.5	–	3.0	–	1.5	–	–	0.03	-0.001	-0.04
–П–	76	1.3	67.1	1.3	1.3	–	18.4	–	1.3	9.2	–	0.02	0.06	0.44**
–П–	73	1.4	47.9	–	45.2	–	5.5	–	–	–	–	0.01	-0.001	-0.03
–П–	267	2.2	24.7	1.5	3.0	0.7	58.4	8.2	1.1	–	–	0.08	-0.01	-0.16**
–П–	124	0.8	35.5	4.0	–	–	54.0	4.8	0.8	–	–	0.02	-0.005	-0.11
–П–	219	22.4	15.1	–	48.9	3.6	0.9	–	3.6	5.5	–	0.35	0.05	0.30**
–П–	739	24.5	4.7	1.2	27.2	6.2	4.9	0.5	15.4	15.3	–	0.74	0.02	0.08*
–П–	331	24.2	47.1	1.8	11.5	2.7	11.8	0.3	0.3	0.3	–	0.40	-0.01	-0.07
–П–	73	38.4	2.7	2.7	2.7	27.4	9.6	1.4	9.6	5.5	–	4.67	-0.05	-0.23*
–П–	167	18.6	41.3	1.8	32.3	0.6	3.6	0.6	0.6	0.6	–	0.25	<0.001	0.002
–П–	50	12.0	12.0	–	10.0	2.0	28.0	–	12.0	24.0	–	0.55	0.01	0.04
–П–	99	12.1	6.1	9.1	8.1	12.1	11.1	25.2	16.2	–	–	0.52	-0.04	-0.17

–II–	81	22.2	2.5	9.9	7.4	11.1	8.6	17.3	12.3	8.6	–	1.13	-0.05	-0.19
Беларусь, Могилевская область (Ostrovsky & Prokofieva, 2017)														
Babrujsk	280	–	5.0	2.1	10.0	30.4	28.2	4.6	14.3	5.4	–	0	0.06	0.34**
Россия, Московская область (Gural-Sverlova & Gural, 2021b)														
Moscow	447	0.2	21.0	–	21.5	14.8	19.5	0.2	22.8	–	–	0.01	0.06	0.35**
–II–	51	21.6	2.0	–	2.0	27.4	2.0	–	19.6	25.5	–	5.50	-0.03	-0.14
Dmitrov	160	–	1.9	–	–	16.2	71.2	–	10.6	–	–	0	0.003	0.06
Dolgoprudnyi	246	1.2	4.1	2.4	40.6	8.5	6.5	7.3	29.3	–	–	0.03	0.03	0.24**
Malakhovka	66	–	3.0	–	4.5	–	21.2	–	37.9	33.3	–	0	0.03	0.20
Mytishchi	228	–	16.2	3.5	17.1	41.2	9.2	0.9	11.4	0.4	–	0	0.15	0.65**
Nakhabino	568	–	1.2	17.4	25.3	56.0	–	–	–	–	–	0	0.25	1.00**
–II–	112	–	7.1	1.8	16.1	25.0	3.6	8.0	8.0	30.4	–	0	0.14	0.64**
Zagoryansky	152	0.7	0.7	–	0.7	2.0	14.5	–	23.0	57.9	0.7	0.50	0.01	0.08

D – коэффициент неравновесного сцепления (linkage disequilibrium), N – размер выборки, r коэффициент корреляции, Y0/b – отношение бесполосых к полосатым среди желтых. Звездочкой обозначены значения r, достоверные при p = 0.01 (**), или 0.05 (*). Прочие обозначения см. в разделе «Материал и методы». Выборки менее 50 экземпляров или с полным отсутствием бесполосых раковин не использовали.

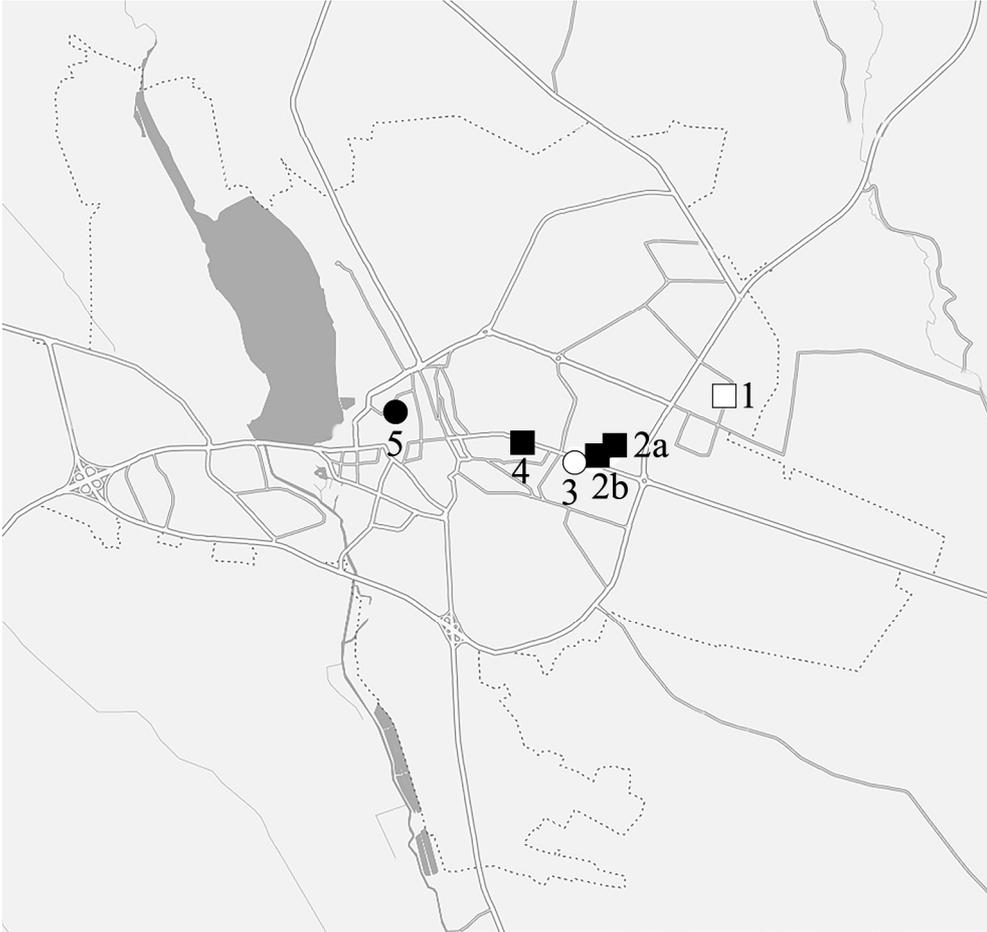


Рис. 1. Расположение исследованных участков. Штриховой линией показаны административные границы Тернополя. Квадраты – два вида *Seraea*, круги – только *S. hortensis*, черный цвет – есть варианты окраски, отсутствующие у потомков первичной интродукции *S. hortensis* на запад Украины, белый – нет таких вариантов окраски.

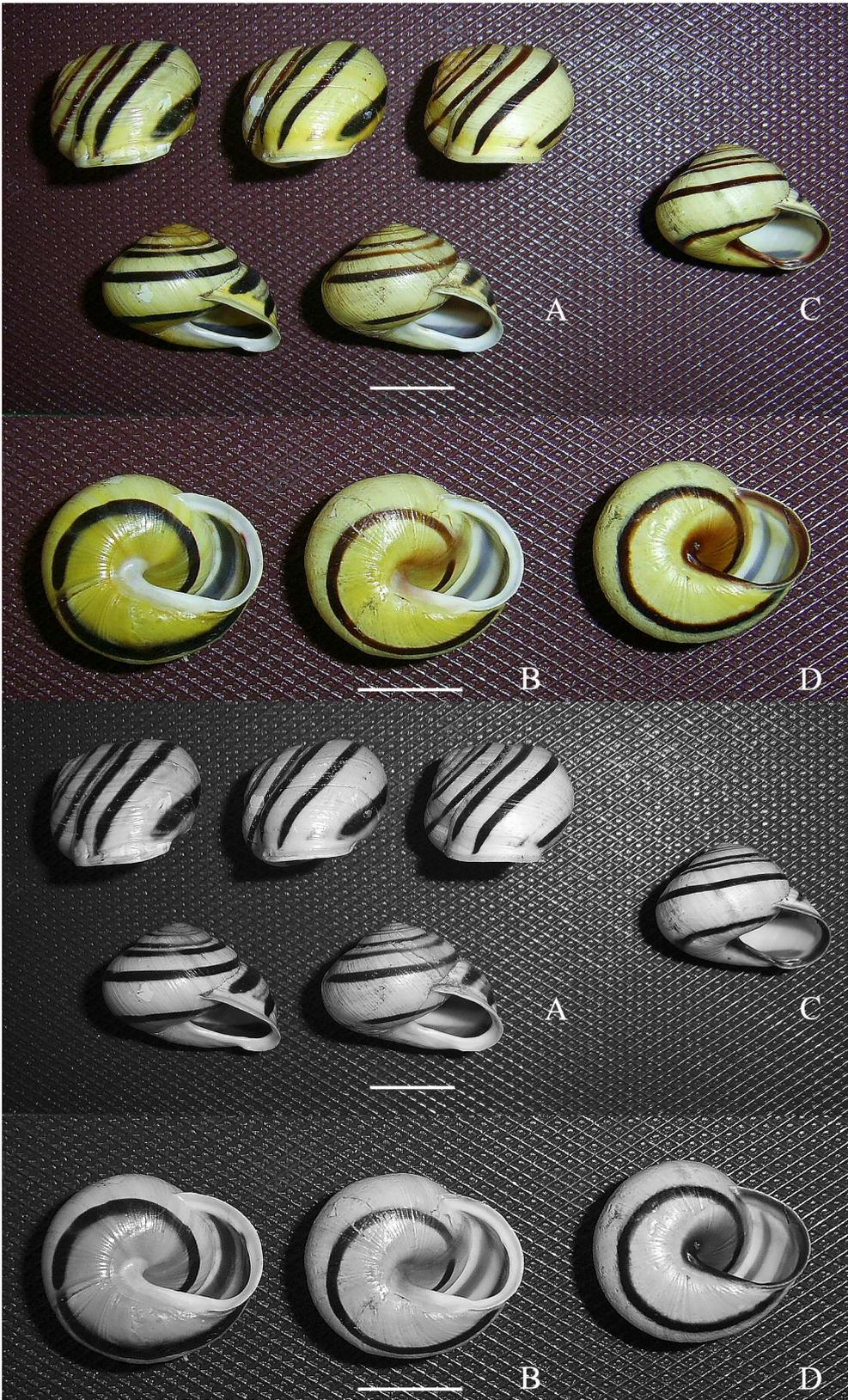


Рис. 2. Раковины *C. hortensis*, имеющие фенотип 10305, из Тернополя (А, В) и Городка, Львовская область (С, D). Масштаб 1 см.

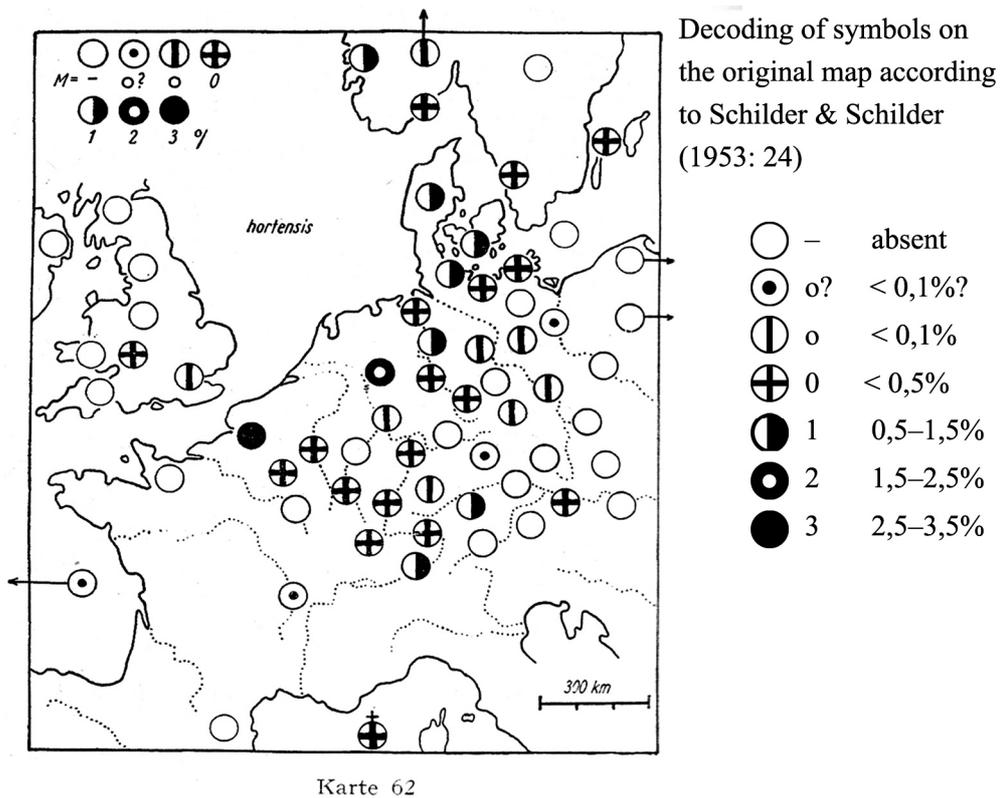


Рис. 3. Схема встречаемости фенотипа 10305 у *C. hortensis* в Европе по монографии Schilder & Schilder (1957: 186, map 62).