

Первоначальный русский текст статьи: Gural-Sverlova N., Egorov R., Kruglova O., Kovalevich N., Gural R.. Introduced land snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda: Helicidae) in Eastern Europe: spreading history and the shell colouration variability. – *Malacologica Bohemoslovaca*, 2021. – Vol. 20. – P. 75-91.

Интродуцированная наземная улитка *Cepaea nemoralis* (Gastropoda: Helicidae) в Восточной Европе: история расселения и изменчивость окраски раковины

Проанализированы имеющиеся данные о современном распространении *Cepaea nemoralis* на Украине, в Беларуси и в Европейской части России, истории и возможных путях проникновения этого вида в разные регионы Восточной Европы, а также об окрасочном полиморфизме его раковин. Высказано предположение, что процесс быстрого расселения *C. nemoralis* в трех сравниваемых восточноевропейских странах начался приблизительно в одно и то же время (конец XX – начало XXI в.) и что он может быть вызван активным и фактически бесконтрольным завозом саженцев из других европейских стран, а также с глобальными климатическими изменениями, которые могут способствовать лучшему выживанию улиток за пределами их природного ареала. Несмотря на возможное изначальное ограничение фенетического и генетического разнообразия, связанное со случайным переносом ограниченного количества особей, в восточноевропейских колониях, в целом, сохраняется значительное разнообразие наследуемых окрасочных признаков раковины. Это касается прежде всего полиморфизма по фоновому цвету раковины (желтый, розовый, реже коричневый) и основных вариантов ее опоясанности (бесполодые, центральнополосые, пятиполосые, реже трехполосые).

Введение

Лесная цепя *Cepaea nemoralis* (Linneus, 1758) – вид западноевропейского происхождения [ВОЕТТГЕР 1926, ТАЙЛОР 1914], подтверждением чего считают характер его современного распространения в Западной и Центральной Европе [ВОЕТТГЕР 1926], а также палеонтологические данные [ТАЙЛОР 1914]. Считают, что на территории Германии восточная граница природного ареала этого вида проходит восточнее Эльбы, в некоторых местах доходя до Одера [ВОЕТТГЕР 1926]. Значительно дальше на восток природный ареал *C. nemoralis* может простирается только вдоль побережья Балтийского моря, где может достигать восточных стран Балтии или даже Ленинградской и

Псковской областей на северо-западе Европейской части России [SHIKOV 2007]. Однако не исключено, что в этой части современного ареала лесная цепя также является интродуцированным видом [WIKTOR 2004].

В любом случае, на территории Украины, Беларуси и большей части Европейской России *C. nemoralis* мог появиться только в результате антропохории. Показательно, что большинство известных находок было сделано здесь в конце XX или начале XXI в. [BALASHOV & MARKOVA 2021; EGOROV 2018, GURAL-SVERLOVA et al. 2020, 2021, MUKHANOV & LISITSYN 2018 etc.], что может быть связано с усилением транспортных и торговых связей с другими европейскими странами, ослаблением контроля за импортируемыми саженцами, а также с глобальными климатическими изменениями, способствующими лучшему выживанию улиток далеко за пределами их природного ареала, подобно другим инвазивным видам животных и растений [SIMBERLOFF 2000]. В частности, в тот же период времени во Львове, запад Украины, были впервые обнаружены колонии двух видов наземных улиток крымского происхождения, ранее известных только для юга страны: *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) [SVERLOVA 1998] and *Monacha fruticola* (Krynicky, 1833) [GURAL-SVERLOVA & GURAL 2020].

В последние годы появился ряд публикаций, посвященных как распространению [EGOROV 2018, GURAL-SVERLOVA et al. 2020], так и фенетической структуре *C. nemoralis* [GURAL-SVERLOVA et al. 2020, 2021, GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021, KOLESNIK & KRUGLOVA 2016, KRUGLOVA 2018, KOVALEVICH & VOSCHANKO 2019, OSTROVSKY & PROKOFIEVA 2017 etc.] в отдельных регионах Восточной Европы. Однако опубликованные до сих пор данные не всегда полные, и их зачастую сложно сравнить друг с другом для получения общей картины. Поэтому основной целью этой статьи стало обобщение имеющихся данных (опубликованных и неопубликованных) об известных находках и окраске раковин *C. nemoralis* в Восточной Европе, а также, по возможности, выявление тенденций, общих для разных частей этой территории.

Материал и методы

Основным материалом для написания данной статьи послужили многочисленные данные о находках и фенетической структуре *C. nemoralis* на западе Украины, в Беларуси и в Московской области России, накопленные авторами статьи и частично опубликованные ранее [EGOROV 2018, GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021, GURAL-SVERLOVA et al. 2020, 2021, KRUGLOVA 2018 etc.]. Также были использованы некоторые

литературные данные о фенетическом составе исследованного вида в отдельных населенных пунктах [BALASHOV & MARKOVA 2021; MUKHANOV & LISITSYN 2018, OSTROVSKY & PROKOFIEVA 2017], и подтвержденная отчетливыми фотографиями информация о находках отдельных особей из двух баз данных [iNATURALIST, 2021, UKRBIN, 2021].

При обработке собственных сборов фоновый цвет и характер полосатости раковин записывали по стандартной методике [CLARKE 1960]. Затем отдельные фенотипы объединяли в группы по сочетанию фонового цвета (желтый, розовый или коричневый) и 4-х основных вариантов полосатости (бесполосые, с одной центральной полосой, с тремя нижними полосами, 5-полосые), как и в предыдущих публикациях [GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021, GURAL-SVERLOVA et al. 2020, 2021]. Если в выборках встречались отдельные особи с белыми или почти белыми раковинами без следов желтого, розового или коричневого пигмента, их объединяли в одну группу с желтыми [CLARKE 1960, GURAL-SVERLOVA et al. 2021]. Оранжевые раковины, изображенные в одной из наших предыдущих публикаций [GURAL-SVERLOVA et al. 2020, fig. 2B], относили к розовым, аналогично SCHILDER & SCHILDER 1953, p. 18.

На западе Украины, где часто встречается конхологически похожий вид *Serapea hortensis* (O.F.Müller, 1774), в большинстве случаев собирали только половозрелых улиток с отвернутыми краями устья на раковинах. В Московской области России и Беларуси нередко дополнительно учитывали молодых особей с диаметром раковины не менее 1 см. Такие выборки отмечены звездочкой в таблице 1. Остальные особенности сбора материала в сравняемых частях Восточной Европы, описания исследованных участков, а также их координаты и фенетический состав выборки даны в ряде предыдущих публикаций [GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021, GURAL-SVERLOVA et al. 2020, 2021 etc.].

Для обозначения скопления особей *C. nemoralis* или других интродуцированных видов наземных моллюсков, обнаруженных на определенной ограниченной территории, мы предпочитаем использовать термин «колония», а не «популяция». Зачастую речь идет о недавно образованных изолированных скоплениях с ограниченным количеством особей, поэтому неизвестно, смогут ли они в дальнейшем стать полноценными популяциями, способными поддерживать свою численность на протяжении длительного времени, что является одним из критериев популяции.

Все находки *C. nemoralis* на территории Украины, Беларуси и Европейской части России, упомянутые в статье, показаны на рисунке 1.

Результаты и обсуждение

Первая попытка интродуцировать *C. nemoralis* на запад Украины была предпринята в 1892 г., когда несколько сотен улиток, привезенных из Жешува, было выпущено на 3-х участках, расположенных в центральной части современного Львова [ŁOMNICKI 1899]. Интересно, что это произошло всего лишь через несколько лет после того, как *C. nemoralis* был впервые обнаружен на юго-востоке Польши (в замковом парке Ланцута), куда, предположительно, он мог быть занесен вместе с растениями из Германии [WAJKOWSKI 1880]. Однако, если в Польше этот вид успешно прижился в ряде населенных пунктов [OZGO 2005], во Львове выпущенные улитки не смогли образовать устойчивой популяции, сохранившейся бы до наших дней [GURAL-SVERLOVA et al. 2020]. В 1926 г. URBANSKI [1933] обнаружил на Лычаковском кладбище во Львове несколько неполовозрелых особей *Sepaea*, которые он определил как *C. nemoralis*, хотя, судя по описанной окраске раковин (4 однотонно-желтые, одна желтая с 5 темно-коричневыми полосами) речь могла идти и о *C. hortensis* [GURAL-SVERLOVA et al. 2020]. В конце XX – начале XXI в. обнаружить *C. nemoralis* там не удалось.

В 1994 г. небольшая колония *C. nemoralis*, к настоящему времени почти полностью вымершая, была обнаружена в Стрыйском парке Львова. Не исключено, что она также была образована улитками, завезенными с юго-востока Польши [GURAL-SVERLOVA et al. 2020]. В пользу этого предположения говорит как территориальная близость, так и сходство фенетической структуры. Хотя количественный анализ фенетической структуры в Стрыйском парке был затруднен крайне низкой численностью улиток, среди немногочисленных зарегистрированных там вариантов окраски раковины [SVERLOVA 2002, SVERLOVA et al. 2006] преобладали раковины с одной центральной полосой, чаще всего желтые (табл. 1), реже розовые. А около половины особей *C. nemoralis*, встречающихся сейчас в Подкарпатском воеводстве Польши, имеют желтые центрально-полосые, еще около 17% – розовые центрально-полосые раковины [OZGO 2005].

В 2019-2020 гг. *C. nemoralis* был зарегистрирован на 15 участках во Львове и окрестностях, детально описанных в одной из предыдущих публикаций [GURAL-SVERLOVA et al. 2021]. Все обнаруженные колонии являются относительно молодыми,

хотя их точный возраст определить затруднительно. Исключением являются только два случая, когда улитки были найдены на небольших изолированных участках, реконструированных и озелененных около 20 (рис. 2А) и 10 (рис. 2В) лет назад. Новые колонии не имеют отношения к улиткам из Стрыйского парка, что подтверждается, как правило, большим фенетическим разнообразием, и, прежде всего, наличием на всех участках улиток с бесполосыми и/или пятиполосыми раковинами [GURAL-SVERLOVA et al. 2020, 2021], соответственно полностью или почти полностью отсутствовавшими в Стрыйском парке [SVERLOVA et al. 2006]. Косвенным подтверждением их независимого происхождения можно считать и тот факт, что в двух случаях *C. nemoralis* был обнаружен возле садовых центров, действующего и недавно закрытого [GURAL-SVERLOVA et al., 2021]. Также во многих случаях на заселенных улитками частных или общественных территориях присутствовали можжевельники (рис. 1) и другие декоративные кустарники, которые могли быть поставлены из этих или других садовых центров.

В целом можно с большой вероятностью предположить, что процесс довольно быстрого заселения Львова *C. nemoralis*, наблюдающегося в последние годы, начался на рубеже XX и XXI в. или немного позже, в самом начале XXI в. Это хорошо согласуется с окончанием сильного экономонического упадка в Украине в 1990-х гг. и началом активно и практически бесконтрольного завоза сюда саженцев садовых и декоративных растений из других европейских стран. Одновременно произошло заметное потепление климата во Львове, связанное с глобальными климатическими изменениями и уже успевшее отразиться на фенетической структуре другого интродуцированного вида, *C. hortensis* [GURAL-SVERLOVA & GURAL 2018].

По-видимому, подобные процессы происходят сейчас и в других административных областях Украины, прежде всего в крупных населенных пунктах, однако выявление колоний *C. nemoralis*, которые уже могли образоваться там, сильно затруднено отсутствием лиц, интересующихся наземными моллюсками. Кроме Львова и расположенного на его южной окраине с. Зубра [GURAL-SVERLOVA & GURAL 2020, 2021], к настоящему времени удалось количественно исследовать изменчивость окраски раковины только на нескольких участках в Ивано-Франковской [GURAL-SVERLOVA & GURAL 2020] и Тернопольской (Чертков, см. табл. 1) областях. Кроме того, имеются единичные наблюдения *C. nemoralis* в других западных областях Украины (Ровенской, Хмельницкой и Волынской), в ее центральной части (Киев и Киевская область,

Житомир), а также на юге (Одесса), востоке (Днепропетровская область) и северо-востоке страны (Харьков) (табл. 1).

Начиная с конца XIX в, *C. nemoralis* также время от времени ошибочно упоминался для разных регионов Украины, и даже для Украинских Карпат в результате неправильного определения конхологически похожего автохтонного вида *Caucasotachea vindobonensis* (C. Pfeiffer, 1828), ранее тоже относимого к роду *Serapea*. Эти указания были детально рассмотрены в монографии [SVERLOVA et al. 2006]. Главная причина ошибок заключалась в том, что в ключах для определения наземных моллюсков бывшего СССР утверждалось, что у *C. vindobonensis* пупок не бывает полностью закрытым, как у *C. nemoralis* и *C. hortensis*, а на его месте всегда остается узкая щель, что не соответствовало действительности [SVERLOVA 1996].

Для окрестностей Москвы *C. nemoralis* был впервые упомянут еще в начале XIX в. [DWIGUBSKY 1802], хотя впоследствии многие считали это указание ошибочным. Позднее этот вид не находили в Московской области вплоть до начала 1980 гг., когда он был умышленно завезен из Берлина и выпущен на дачном участке возле Загорянского [EGOROV 2018; GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021]. Первые известные сборы *C. nemoralis* из Загорянского, хранящиеся в музейных коллекциях (рис. 3), датируются 1985 г. В настоящее время *C. nemoralis* зарегистрирован в разных местах Москвы и Московской области [EGOROV 2018], причем есть весомые основания предполагать, что обитающие там колонии имеют разное происхождение [GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021]. Они часто связаны с садовыми питомниками или местами, где используется выращенная там продукция. Кроме 11 локалитетов, недавно описанных в специальных публикациях [EGOROV 2018, GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021], в Москве и Московской области (табл. 1) уже известен ряд других находок *C. nemoralis*, еще требующих исследования.

Наиболее восточным населенным пунктом, в котором пока был обнаружен *C. nemoralis*, является Нижний Новгород [МУКХАНОВ & ЛИСИТСЫН 2018]. Улитки этого вида впервые были зарегистрированы тут в 2014 г. Отдельные находки в лесных биотопах северо-запада Европейской части России (Ленинградская и Псковская области) были сделаны еще в 1977 и 1980 гг. и интерпретированы как возможные маргинальные популяции, сохранившиеся на краю природного ареала *C. nemoralis* [ШНИКОВ 2007], см также Введение.

В Белоруси *C. nemoralis* встречается сейчас во всех 6 административных областях (табл. 1), однако наибольшее количество указаний относится к двум городам и их

окрестностям – столице Минску и расположенному на юго-западе страны Бресту. К сожалению, первые находки лесной цепеи на территории Беларуси не были должным образом задокументированы в малакологической литературе. На рубеже XX и XXI в. этот вид был зарегистрирован в Бресте [IVANKOVA & ZEMOGLYADCHUK 2001], а уже с 2002 г. отдельные обнаруженные тут колонии стали объектом студенческих исследований [SINYAVSKAYA 2010]. Фенетическую структуру отдельных колоний *C. nemoralis* в Минске начали изучать с 2014 года, эти исследования были продолжены и в последующие годы [KOLESNIK & KRUGLOVA 2016, KRUGLOVA 2018]. В 2017 г. аналогичные исследования были проведены также в Бобруйске, Могилевская область [OSTROVSKY & PROKOFIEVA 2017] и в Гродно [KRUGLOVA 2018].

К сожалению, в Бресте на начальных этапах исследования *C. nemoralis* окраска раковины записывалась не по стандартной методике, например, фенотип (12)3(45) считали трехполосым, а (123)(45) и 003(45) – двухполосым. Также выделялись необычные варианты фоновой окраски – бежевая, серая и даже зеленая [SINYAVSKAYA 2010], очевидно, вызванные сочетанием цвета раковины и просвечивающего сквозь нее тела улитки (более поздние исследования показали наличие в Бресте только желтых и розовых раковин). Собранных улиток затем выпускали, что делает невозможным переопределение этих ранних материалов.

В настоящее время *C. nemoralis* чаще встречается на территории Восточной Европы по сравнению с другим интродуцированным видом того же рода, *C. hortensis* [EGOROV 2018; iNATURALIST 2021]. Исключением является только запад Украины (и особенно Львовская область), куда *C. hortensis* был интродуцирован не позднее второй половины 20 в. и уже успел расселиться по многим населенным пунктам [GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021].

Несмотря на возможное случайное выпадение отдельных наследуемых признаков, связанное с переносом ограниченного количества особей за пределы природного ареала *C. nemoralis*, во всех трех сравниваемых восточноевропейских странах наблюдается довольно большая изменчивость окраски раковин. Лишь в очень редких случаях собранные выборки оказывались мономорными по фоновому цвету [GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021] или один из двух фоновых цветов (желтый или розовый) был представлен немногочисленными особями [GURAL-SVERLOVA et al., 2020, 2021], что теоретически могло бы привести к его полному исчезновению в будущем.

В то же время коричневый фоновый цвет встречается на территории Восточной Европы очень спорадически, он пока не был зарегистрирован во многих населенных пунктах или даже административных областях (табл. 1). Например, в Московской области коричневые раковины были обнаружены только в 5 из 11 исследованных локалитетов, хотя в Загорянском такой фоновый цвет имело более половины собранных особей [GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021], а на западе Украины – только на нескольких участках во Львове [GURAL-SVERLOVA et al. 2021, SVERLOVA et al. 2006]. В Беларуси коричневые раковины у *C. nemoralis* пока отмечены только в Минске, Фаниполе (Минская область) и Бобруйске (Могилевская область) (табл. 1).

Кроме того, обнаруженные коричневые раковины почти всегда были бесполосыми, за исключением единичных особей в нескольких населенных пунктах (табл. 1). Поскольку в природном ареале *C. nemoralis* коричневые раковины также встречаются реже, чем желтые и розовые, а коричневые полосатые – реже, чем коричневые бесполосые, это можно считать вполне закономерным следствием случайного переноса ограниченного количества особей, при котором в первую очередь выпадают более редкие наследственные признаки [GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021].

В Московской области [GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021] и на двух из трех участков во Львове, где коричневые раковины были обнаружены в 2019-2020 гг. [GURAL-SVERLOVA et al. 2021] все коричневые раковины были темными [GURAL-SVERLOVA et al. 2020, fig. 2F]. И только на одном участке Львова была отмечена хорошо выраженная изменчивость интенсивности окраски коричневых раковин, вплоть до почти белых раковин с легким коричневатым оттенком (рис. 4). В то же время среди желтых и, особенно, среди розовых раковин [GURAL-SVERLOVA et al. 2020, fig. 1-2] часто наблюдается значительная изменчивость оттенков.

Среди четырех основных вариантов опоясанности раковин в отдельных выборках [GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021, GURAL-SVERLOVA et al. 2020, 2021, KRUGLOVA 2018, МУКХАНОВ & ЛИСИТСЫН 2018], реже – в отдельных населенных пунктах (Табл. 1) чаще всего отсутствовали раковины с тремя нижними полосами. Хотя трехполосые раковины достаточно обычны для *C. nemoralis*, они встречаются, в среднем, реже трех остальных форм [SCHILDER & SCHILDER 1957, table 13, SVERLOVA 2002, table 3]. Кроме того, их частоты неравномерно распределены в пределах природного ареала этого вида [SCHILDER & SCHILDER 1957, map 71], что также должно влиять на вероятность случайного переноса особей, являющихся носителями соответствующего аллеля.

Из более редких окрасочных признаков, спорадически встречающихся в природном ареале *C. nemoralis* [SCHILDER & SCHILDER 1957] и имеющих наследственную природу [MURRAY 1975], в одном локалитете на западе Украины отмечены особи с неравномерно пигментированными полосами, на которых чередуются более светлые и более темные участки, что может создавать впечатление пятнистости, прерывистости полос, так называемая форма *interrupta* Moquin-Tandon 1855 (рис. 5). В единственной исследованной выборке из Тернопольской области (Чертков) такие неравномерно пигментированные полосы имели около 18% улиток с полосатыми розовыми раковинами и около 41% улиток с полосатыми желтыми раковинами. В некоторых случаях это сопровождалось также продольным расщеплением одной из полос (рис. 5D).

На одном из 14 исследованных участков во Львове было обнаружено также 3 взрослых особи со светло окрашенной губой и со слабо пигментированными или гиалозонатными полосами (рис. 6), на другом – одна молодая улитка с гиалозонатными полосами [GURAL-SVERLOVA et al. 2021]. Хотя упомянутые признаки, в целом, имеют наследственную природу [MURRAY 1975], не исключено, что в данном случае были обнаружены модификации. Для других регионов Восточной Европы подобные экземпляры пока не были зафиксированы. В то же время в Москве и Львове уже обнаружено по одной колонии интродуцированного родственного вида *C. hortensis*, часть особей в которых имеют не типичную (темную) окраску губы [GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021].

При сравнении четырех участков Восточной Европы, где зарегистрировано наибольшее количество находок *C. nemoralis* и одновременно накоплено наибольшее количество данных о фенетической структуре этого вида (рис. 7), можно заметить несколько большую долю желтых раковин в сборах из Беларуси. Возможно, это связано с более редкой встречаемостью здесь наиболее светлого из розовых фенотипов (розовый бесполосый) (рис. 8), который был отмечен у более чем четверти экземпляров, собранных в Московской области [GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021] и более трети из Львова [GURAL-SVERLOVA et al. 2021]. При этом доля розовых полосатых раковин была более стабильной и колебалась от 22% во Львове до 35% в Минской области.

По типу опоясанности в Минске преобладали раковины с одной центральной полосой, во Львове – однополосые, в Бресте – пятиполосые; в сборах из Московской области почти одинаково часто встречались бесполосые и пятиполосые раковины (рис.

7). Только в Бресте количество многополосых раковин (с 3-5 полосами) преобладало над более светлыми вариантами окраски (бесполосые, центрально-полосые). Учитывая относительную молодость исследованных колоний, эти отличия могут быть связаны с эффектом основателя. В частности, в Бресте низкие частоты бесполосых раковин были отмечены уже в начале исследований фенетической структуры этого вида [SINYAVSKAYA 2010]. Хотя на одном из первых исследованных участков, расположенном на перекрестке улиц Ленина и Машерова, за период с 2002 по 2009 г. доля бесполосых раковин несколько увеличилась (табл. 2).

Как и в других частях современного ареала *C. nemoralis* [SVERLOVA 2007], в Восточной Европе часто наблюдается разное соотношение типов опоясанности среди раковин с разным фоновым цветом, что хорошо заметно на обобщающей диаграмме (рис. 8). Следствием этого является уже упомянутое выше почти полное отсутствие полосатых фенотипов среди коричневых раковин, а также относительно редкая встречаемость бесполосых особей среди желтых раковин, что уже отмечалось ранее для Московской области [GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021]. Такая диспропорция, которая может быть хотя бы частично связана со сцепленным наследованием фонового цвета раковины и наличия/отсутствия полос на ней [MURRAY 1975], оказалась менее выраженной в Беларуси по сравнению с другими исследованными восточноевропейскими территориями (рис. 7).

Таким образом, с конца XX – начала XXI в. в разных регионах Восточной Европы наблюдается как процесс быстрого расселения *C. nemoralis*, так и усиление интереса к изучению окрасочного полиморфизма раковин этого вида за пределами его природного ареала. Несмотря на то, что случайный перенос ограниченного количества особей (или находящихся на корнях растений кладок яиц) часто связан с изначальным ограничением фенетического и генетического разнообразия, на Украине, в Беларуси и в Европейской части России обнаружены как все три основных фоновых цвета, так и все четыре основных варианта опоясанности раковин. При этом в отдельно взятых колониях или населенных пунктах чаще всего отсутствует коричневый фоновый цвет и раковины с тремя нижними полосами, регулярно, но относительно реже встречающиеся и в природном ареале *C. nemoralis*. Лишь в отдельных исследованных колониях были обнаружены более редкие окрасочные признаки (пятнистые, светло окрашенные или гиалозонатные полосы, светлая губа) или сочетания признаков (коричневые полосатые раковины).

Значительное фенетическое разнообразие, сохраняющееся на территории Восточной Европы, и относительная молодость большинства обнаруженных здесь колоний *C. nemoralis*, делает их перспективными объектами для мониторинга последующих изменений фенетической структуры, которые могут иметь как селективный, так и неселективный характер. Не менее интересным может оказаться параллельное наблюдение за возможными будущими изменениями этой структуры, проводимое в разных регионах Восточной Европы, отличающихся как климатическими условиями, так и соотношением основных наследуемых вариантов окраски раковин.

Благодарности

Мы благодарим всех лиц, которые помогли нам подготовить эту публикацию и собрать данные о распространении и окрасочном полиморфизме раковин *C. nemoralis* на западе Украины (старшего преподавателя Львовской национальной академии художеств Т. Родича; руководителя секции ботаники и зоологии Малой академии наук Ивано-Франковского городского совета С. Савчук; О. Лыжечку, Чертков; ведущего научного сотрудника Государственного природоохранного музея во Львове В. Ризуна), в Беларуси (зав. лабораторией молекулярной зоологии Государственного научно-практического объединения «Научно-практический центр Национальной Академии Наук Беларуси по биоресурсам» М. Никифорова; заместителя начальника Главного управления науки Белорусского государственного университета, начальника отдела организации и сопровождения инновационной деятельности О. Синчука; ведущего специалиста отдела организации и сопровождения инновационной деятельности ГУН БГУ Д. Жорова; старшего преподавателя кафедры зоологии БГУ А. Рогинского; ассистента кафедры зоологии БГУ М. Волосач, ведущего лаборанта кафедры зоологии БГУ З. Людвиг; доцента факультета биологии и экологии Гродненского государственного университета имени Янки Купалы Е. Гляковскую; доцента кафедры морфологии и физиологии человека и животных Белорусского государственного педагогического университета К. Земоглядчука; выпускниц биологического факультета БГУ В. Колесник, А. Гуминскую, студентов биологического факультета БГУ Я. Волк, Е. Наваковскую, Д. Гришкевич, А. Гриневич, П. Прудникова, В. Литвина, В. Курган, Д. Балашко, учащегося гимназии № 32 г. Минска Е. Круглова; доцентов Брестского государственного университета им. А.С.Пушкина А. Иванькову и Е. Климец; выпускников биологического факультета БрГУ К. Воцанко, Д. Жижейко, А. Лютич,

А. Домаш, В. Шманеву, Н. Иванюка, М. Товмасян, О. Демидович, Д. Казакову, И. Бритвич, студентов биологического факультета БрГУ Е. Петручик, В. Филичкину) и в Московской области России (куратора коллекции брюхоногих и двустворчатых моллюсков Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова А. Сысоева; А. Мазаева, Палеонтологический институт РАН, Москва; А. Зубарева, Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН, Москва).

Литература

- BAKOWSKI J., 1880: Mięczaki zebrane w r. 1879 w okolicy Rzeszowa [Molluscs collected in 1879 in the vicinity of Rzeszow]. – Sprawozdanie Komisji Fizyograficznój, 14(2): 254–257.
- BALASHOV I.O., BAIDASHNIKOV A.A., ROMANOV G.A. & GURAL-SVERLOVA N.V., 2013: Наземные моллюски Хмельницкой области (Подольская возвышенность, Украина) [Terrestrial molluscs of Khmel'nitsky region (the Podolian Upland, Ukraine)]. – Zoologicheskij Zhurnal, 92 (2): 154–166.
- BALASHOV I. & MARKOVA A., 2021: The first records of an invasive land snail *Cepaea nemoralis* (Stylommatophora: Helicidae) in Central and Southern Ukraine. – Ruthenica, Russian Malacological Journal, 31(3): 121–125.
- BOETTGER C.R., 1926: Die Verbreitung der Landschneckengattung *Cepaea* Held in Deutschland [The distribution of the land snail genus *Cepaea* Held in Germany]. – Archiv für Molluskenkunde, 58: 11–24.
- CLARKE B.C., 1960: Divergent effects of natural selection on two closely-related polymorphic snails. – Heredity, 14(3–4): 423–443.
- DWIGUBSKY J., 1802. Primitiae faunae Mosquensis, seu Enumeratio animalium, quae sponte circa Mosquam vivunt [Start of learning of the Moscow fauna, or an enumeration of the animals that live freely near the Moscow]. – Typis Caesariae Mosquensis Universitatis, Mosquae, 219 p. (in Latin)
- EGOROV R., 2018: On the distribution of introduced species of the genus *Cepaea* Held, 1838 (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae) in European Russia. – Nachrichtenblatt der Ersten Vorarlberger Malakologischen Gesellschaft, 25: 79–102.
- GURAL-SVERLOVA N.V. & EGOROV R.V., 2021: Shell colour and banding polymorphism in *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) from the Moscow region. – Ruthenica, Russian Malacological Journal, 31(1): 27–38.
- GURAL-SVERLOVA N.V. & GURAL R.I., 2018: Многолетняя динамика фенетической структуры в колониях интродуцированного вида *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) [Long-term dynamic of phenetic structure in colonies of the introduced species, *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae)]. – Zoologicheskij Zhurnal, 97(7): 751–761.
- GURAL-SVERLOVA N.V. & GURAL R.I., 2020: First records of of the land snail *Monacha fruticola* (Gastropoda, Stylommatophora, Hygromiidae) in Western Ukraine. – Zoodiversity, 54(2): 95–98.
- GURAL-SVERLOVA N.V. & GURAL R.I., 2021: Shell banding and colour polymorphism of introduced snail *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) from some parts of Eastern Europe. – Ruthenica, Russian Malacological Journal, 31(2): 59–76.

- GURAL-SVERLOVA N.V., GURAL R.I. & SAVCHUK S.P., 2020: Новые находки *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) и фенетическая структура колоний этого вида на западе Украины [New records of *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) and phenotypic composition of its colonies in Western Ukraine]. – Ruthenica, Russian Malacological Journal, 30(2): 75–86.
- GURAL-SVERLOVA N.V., GURAL R.I. & Rodych T.V., 2021: Shell banding and color polymorphism of the introduced snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae) in Lviv, Western Ukraine. – Zoodiversity, 55(1): 51–62.
- iNATURALIST, 2021. iNaturalist: A Community for Naturalist. Available online at <http://www.inaturalist.org> [Accessed on 29 July 2021].
- IVANKOVA A.F. & ZEMOGLYADCHUK K.V., 2001: Наземные моллюски в урбанизированных и природных ландшафтах Брестского района [Land molluscs in urbanized and natural landscapes of the Brest district]. – In: Влияние антропогенных факторов на состояние и динамику экосистем Полесья [Influence of anthropogenic factors on the state and dynamics of ecosystems in Polesie], Brest State University, Brest: pp.123–125.
- KOLESNIK V.G. & KRUGLOVA O.YU., 2016: Фенотипическая изменчивость в популяциях *Cepaea nemoralis* Linnaeus, 1758 (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) из г. Минска и Минского района [Phenotypic variability in the populations of *Cepaea nemoralis* Linnaeus, 1758 (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) from Minsk city and Minsk region]. – In: Актуальные проблемы экологии [Actual problems of ecology], Grodno State University, Grodno: pp. 102–103.
- KOVALEVICH N.F. & VOSCHANKO K.S., 2019: Фенотипическая изменчивость окрасочных признаков раковины *Cepaea nemoralis* L. из- популяций г. Бреста [Phenotypic variability of shell colouration traits in *Cepaea nemoralis* L. from populations of Brest]. – In: Зоологические чтения [Zoological readings], YurSaPrint, Grodno: pp. 131-134.
- KRUGLOVA O.YU., 2018: Сравнительный анализ фенотипов городских колоний *Cepaea nemoralis* Linnaeus, 1758 (Gastropoda, Pulmonata) [Comparative analysis of the phenotypes of urban colonies of *Cepaea nemoralis* Linnaeus, 1758 (Gastropoda, Pulmonata)]. – In: Биологические ресурсы: изучение, использование, охрана [Biological resources: study, use, protection], Vologda State University, Vologda: pp. 291–296.
- KRUGLOVA O.YU. & GUMINSKAYA A.S. Оценка фенотипического разнообразия популяций *Cepaea nemoralis* Linnaeus, 1758 (Gastropoda, Pulmonata), населяющих парки г. Минска и Бреста [Assessment of the phenotypic diversity of populations of *Cepaea nemoralis* Linnaeus, 1758 (Gastropoda, Pulmonata) inhabiting parks in Minsk and Brest]. – In: Зоологические чтения [Zoological readings], YurSaPrint, Grodno: pp. 148–151.
- KRUGLOVA O.YU., GUMINSKAYA A.S. & KOLESNIK V.G., 2018: Полиморфизм интродуцированного вида брюхоногих моллюсков *Cepaea nemoralis* Linnaeus, 1758 в условиях г. Минска [Polymorphism of introduced species of gastropods *Cepaea nemoralis* Linnaeus, 1758 in Minsk]. – In: Современные проблемы адаптации [Modern problems of adaptation], Belgorod State University, Belgorod: pp. 141–143.
- ŁOMNICKI M., 1899: *Helix nemoralis* L. – Kosmos, 23: 382.

- MUKHANOV A.V. & LISITSYN P.A., 2018: New data on distribution of two alien species of the land snail of the family Helicidae in European Russia. – Russian Journal of Biological Invasions, 9(1): 57–62.
- MURRAY J., 1975: The genetics of the Mollusca. – In: Handbook of genetics, 3, King R.C. (Ed.) Plenum Press, New York, pp. 3–31.
- OSTROVSKY A.M. & PROKOFIEVA K.V., 2017: Фенотипическая структура интродуцированных популяций *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) в условиях городской среды [The phenotypic structure of introduced populations of *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) in urban environments]. – In: Актуальные вопросы современной малакологии [Actual issues of modern malacology], Publishing House Belgorod, Belgorod: pp. 85–89.
- OŽGO M., 2005: *Cepaea nemoralis* (L.) in southeastern Poland: association of morph frequencies with habitat. – Journal of Molluscan Studies, 71: 93–103.
- SCHILDER F. A. & SCHILDER M., 1953: Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. [*Cepaea*. A study of the animal evolution]. – Gustav Fischer Verlag, Jena, 92 pp.
- SCHILDER F. A. & SCHILDER M., 1957: Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Schluß: Die Bänderschnecken Europas [*Cepaea*. A study of the animal evolution. Conclusion: Europe's *Cepaea*]. – Gustav Fischer Verlag, Jena, 93–206 pp.
- SHIKOV E.V., 2007: Новые находки наземных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) на Русской равнине [New finds of terrestrial molluscs (Gastropoda, Pulmonata) of Russian plain]. – Bulletin of Tver State University, Series Biology and Ecology, 6: 119–123.
- SIMBERLOFF D., 2000: Global climate change and introduced species in United States forests. – The Science of the Total Environment, 262: 253–261.
- SINYAVSKAYA A.S., 2010: Пространственная дифференциация и направление микроэволюционных процессов в формирующихся периферийных популяциях *Cepaea nemoralis* [Spatial differentiation and direction of microevolutionary processes in emerging peripheral populations of *Cepaea nemoralis*]. – Graduate work, Brest State University, Brest, 61 pp.
- SVERLOVA N., 1996: Анализ некоторых анатомических и конхиологических признаков, используемых для определения подродов и видов рода *Cepaea* (Stylommatophora, Helicidae) [Analysis of some anatomical and conchological characters used to identification of subgenera and species of the genus *Cepaea* (Stylommatophora, Helicidae)]. – Zoologicheskij Zhurnal, 75(6): 933–936.
- SVERLOVA N., 1998: Знахідка *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Buliminidae) у Львові [Finding of *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Buliminidae) in Lviv]. – Vestnik Zoologii, 32(5-6): 72.
- SVERLOVA N., 2002: Einschleppung und Polymorphismus der *Cepaea*-Arten am Beispiel von Lwow in der Westukraine (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae) [Introduction and polymorphism of *Cepaea* species by the example of Lvov in Western Ukraine (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae)]. – Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden, 20: 267–274.
- SVERLOVA N.V., 2007: Особенности фенетической структуры интродуцированных популяций *Cepaea nemoralis* [Peculiarities of polymorphism structure of introduced populations of *Cepaea nemoralis*]. – In: Фальцфейнівські читання [Falz-Fein's memory readings], PP Vyshemyrskyi, Kherson, pp. 287–292.

- SVERLOVA N.V., KHLUS L.N., KRAMARENKO S.S. et al., 2006: Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде [Fauna, ecology and intraspecific variability of land molluscs under urban conditions]. – State Museum of Natural History, Lviv, 226 pp.
- TAYLOR J.W., 1914: Monograph of the land & freshwater Mollusca of British Isles. Zonitidae, Endodontidae. Helicidae. – Taylor brothers publishers, Leeds, 522 p.
- UKRBIN, 2021. UkrBIN: Ukrainian Biodiversity Information Network [public project & web application]. Available online at <http://www.ukrbin.com> [Accessed on 29 July 2021].
- URBANSKI J., 1933. Mięczaki z okolic Rawy Ruskiej i z kilku innych miejscowości na Roztoczu Lwowsko-Tomaszowskim [Molluscs from the vicinity of Rawa Ruska and from some other localities in Lviv-Tomaszów Roztocze]. Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej Polskiej Akademji Umiejętności, 67: 43–98.
- WIKTOR A., 2004: Ślimaki lądowe Polski [Land molluscs of Poland]. – Mantis, Olsztyn, 302 p.

Табл. 1. Фенетический состав *C. nemoralis* из разных местонахождений в Восточной Европе (* – выборки включали также молодых сообей с диаметром раковины не менее 1 см; ** – вариант окраски отмечен только у молодых сообей; *** – только в пределах МКАД; ? – невозможно точно установить фенотип по фотографиям в базах данных; В-0 – коричневые бесполосые; В-b – коричневые полосатые (все типы); Р-0 розовые бесполосые; Р-1 – розовые с центральной полосой; Р-3 – розовые с тремя нижними полосами; Р-5 – розовые пятиполосые; SMNH NANU – Государственный природоведческий музей НАН Украины, г. Львов; SO – единичные наблюдения; Y-0 – желтые бесполосые; Y-1 – желтые с центральной полосой; Y-3 – желтые с тремя нижними полосами; Y-5 – желтые пятиполосые; ZM MSU – Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова)

Области	Населенные пункты	Годы	N	Y-0	Y-1	Y-3	Y-5	P-0	P-1	P-3	P-5	B-0	B-b	Источники
УКРАИНА														
Днепропетровская	Новоалександровка	2021	SO	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	[UkrBIN 2021]
Ивано-Франковская	Ивано-Франковск	2019	12	–	**	–	–	9	3	–	–	–	–	[GURAL-SVERLOVA et al. 2020]
	Богородчаны	2019	454	–	3	–	87	163	5	–	196	–	–	[GURAL-SVERLOVA et al. 2020]
	Угринов	2018	SO	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	[UkrBIN 2021]
		2019	7	–	–	1	1	2	**	–	3	–	–	[GURAL-SVERLOVA et al. 2020]
Харьковская	Харьков	2019	SO	–	?	–	–	–	?	–	–	–	–	[iNaturalist 2021]
Хмельницкая	Хмельницкий (окрестности)	2020	SO	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	[iNaturalist 2021; UkrBIN 2021]
	Китайгород	2007 или 2008	SO	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	[BALASHOV et al., 2013]
Киевская	Киев	2019-2021	SO	**	–	–	–	–	+	–	+	–	–	[BALASHOV & MARKOVA 2021; iNaturalist 2021]
	Севериновка	2020	SO	–	?	?	–	–	–	–	–	–	–	[iNaturalist 2021]
	Софиевская	2020-2021	SO	+	?	?	+	+	–	+	–	–	–	[iNaturalist 2021]
	Борщаговка	2020	≈20	–	+	+	+	–	+	–	+	–	–	[BALASHOV & MARKOVA 2021]

	Вышгород	2019-2020	SO	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	[iNaturalist 2021; UkrBIN 2021]
		2020	24	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	[BALASHOV & MARKOVA 2021]
	Забирье (Заборье)	2018	SO	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Львовская	Львов	1994-2004	SO	-	+	+	-	-	+	+	+	-	+	[SVERLOVA et al. 2006: 65]
		1994-2002	11*	-	6	-	-	-	2	1	1	-	1	Коллекция SMNH NANU
		2019-2020	2986	52	570	129	437	1103	328	97	237	33	-	[GURAL-SVERLOVA et al. 2021]
	Зубра	2019-2020	53	23	9	-	18	1	-	-	2	-	-	[GURAL-SVERLOVA et al. 2021]
Одесская	Одесса	2020	2	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	[BALASHOV & MARKOVA 2021]
		2021	SO	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Ровенская	Сарны	2018	SO	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	[UkrBIN 2021]
Тернопольская	Чертков	2017	SO	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	[UkrBIN 2021]
		2020	224*	3	6	34	28	2	5	77	69	-	-	Данные Н. Гураль-Сверловой, 1 участок
Волынская	Свитязь	2021	15*	2	1	-	1	4	+	-	7	-	-	Коллекция SMNH NANU, наблюдение В. Ризуна
Житомирская	Житомир	2018	SO	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	[UkrBIN 2021]
БЕЛАРУСЬ														
Брестская	Брест	2010-2011	189	13	51	45	20	1	32	24	3	-	-	Данные Н.Ковалевич, 2 участка
		2017-2020	2228	134	105	204	715	456	32	148	434	-	-	Данные Н. Ковалевич, 11 участков
		2018, 2020	116*	-	16	15	30	1	20	8	26	-	-	[KRUGLOVA & GUMINSKAYA 2019] и более поздние данные О. Кругловой, всего 2 участка
		2015-2020	SO	-	?	?	+	+	+	+	-	-	-	[iNaturalist 2021]

	Брест, в целом	2010-2020	2533*	147	172	264	765	458	84	180	463	–	–	См. выше
	Дрогичин	2021	SO	–	?	?	–	–	–	–	–	–	–	[iNaturalist 2021]
	Иваново	2020	SO	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	[iNaturalist 2021]
	Кобрин	2020	SO	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	[iNaturalist 2021]
	возле оз. Белое	2020	SO	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	[iNaturalist 2021]
Гомельская	Гомель	2016	SO	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	[iNaturalist 2021]
		2020	212	–	27	1	152	32	–	–	–	–	–	Данные О. Кругловой
Гродненская	Гродно	2017	297*	2	22	1	115	1	58	–	98	–	–	[KRUGLOVA 2018] и 2 дополнительные выборки
	Лида	2020	54	11	11	–	3	9	14	–	6	–	–	Данные О. Кругловой
Минская	Минск	2014–2015	682*	61	185	6	86	5	220	1	45	72	1	Данные В. Колесник
		2017–2018	766*	51	225	3	127	8	320	1	19	12	–	Данные А. Гуминской
		2019–2020	519*	65	126	24	48	42	87	56	41	30	–	Данные О. Кругловой и Я. Волк
		2016–2020	1061*	228	196	21	239	49	183	10	83	52	–	Данные О. Кругловой
		2019-2021	SO	+	+	?	+	+	+	?	+	–	–	[iNaturalist 2021]
	Минск, в целом	2014–2020	3028*	405	732	54	500	104	810	68	188	166	1	См. выше
	Боровляны	2020	SO	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	[iNaturalist 2021]
	Черкассy	2020	SO	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	[iNaturalist 2021]
	Фаниполь	2017	60	–	–	–	46	13	–	–	–	1	–	Данные О. Кругловой
	Гончаровка	2020	SO	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	[iNaturalist 2021]
Колодищи	2015, 2017-2018	403	61	86	–	245	7	3	1	–	–	–	Данные О. Кругловой , В, Колесник и А. Гуминской	
Лесковка	2020	113	2	16	2	–	5	70	6	12	–	–	Данные Е. Наваковской	
Лесной	2019	47	–	17	–	5	–	24	–	1	–	–	Данные Е. Наваковской	

	Мажа	2020	75	11	1	–	1	–	51	5	6	–	–	Данные Е. Наваковской
	Мигдаловичи	2019	SO	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	[iNaturalist 2021]
	Михановичи	2017	5	–	–	–	–	1	1	–	3	–	–	Данные О. Кругловой
	Прилесье	2017	151	–	42	2	16	–	71	–	20	–	–	Данные О. Кругловой
	Прусы	2019	48	–	23	–	–	–	25	–	–	–	–	Данные Е. Наваковской
	Слуцк	2019	40	–	16	1	2	–	18	1	2	–	–	Данные Е. Наваковской
	засулье	2020	SO	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	[iNaturalist 2021]
	Зенковичи	2020	85	5	25	1	–	7	40	2	5	–	–	Данные О. Кругловой и Е. Наваковской
	Ждановичи	2019	50	–	42	–	–	–	8	–	–	–	–	Данные О. Кругловой
Могилевская	Могилев	2020-2021	SO	?	+	–	?	?	–	–	?	–	–	[iNaturalist 2021]
	Бобруйск	2017	280	–	14	6	28	85	79	13	40	15	–	[OSTROVSKY & PROKOPIEVA 2017]
		2021	SO	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
Витебская	Бегомль	2020	SO	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	[iNaturalist 2021]
	Полоцк	2020	39	–	2	–	2	18	14	–	3	–	–	Данные О. Кругловой
Европейская часть РОССИИ														
Брянская	Новозыбков	2021	SO	–	–	–	–	–	?	?	+	–	–	[iNaturalist 2021]
Ивановская	Богородское	2021	SO	–	–	–	–	–	–	–	?	–	–	[iNaturalist 2021]
Московская	Москва***	2015-2018	498*	12	95	–	97	80	88	1	112	13	–	[GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021]
		2014, 2020-2021	SO	–	+	+	+	+	+	+	+	–	–	[iNaturalist 2021]
	Апрелевка	2021	SO	–	?	?	–	–	–	–	–	–	–	[iNaturalist 2021]
	Бузланово	2021	SO	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	[iNaturalist 2021]
	Чашниково	2021	SO	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	[iNaturalist 2021]
	Дмитров	2014-2017	160*	–	3	–	–	26	114	–	17	–	–	[GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021]

		2019, 2021	SO	-	+	-	-	-	?	?	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Долгопрудный	2017, 2019	290*	3	10	6	100	21	47	27	76	-	-	-	[GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021]
	2019-2020	SO	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Дуброво	2021	SO	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Фрязино	2017-2021	SO	+	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Глазынино	2020	SO	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Химки	2020	SO	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Котляково	2021	SO	-	?	?	-	-	-	-	-	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Королев	2021	SO	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Крёкшино	2020	SO	-	+	-	-	-	+	+	?	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Лобня	2018-2020	28*	1	1	9	1	15	1	-	-	-	-	-	[GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021] и дополнительные сборы в 2020 г.
Малаховка	2015-2017	66*	-	2	-	3	-	14	-	25	22	-	-	[GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021]
Марьино	2020	SO	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Медвежьи Озера	2021	SO	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Мытищи	2017-2018	228*	-	37	8	39	94	21	2	26	1	-	-	[GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021]
Нахабино	2006	129	-	2	23	28	76	-	-	-	-	-	-	[GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021]
	2017-2018	551*	-	13	78	134	270	4	9	9	34	-	-	[GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021]
Обушково	2020	SO	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Осоргино	2020	SO	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Пушино	2016	10*	-	3	-	2	1	2	-	2	-	-	-	[GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021]
	2020-2021	SO	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Северный	2021	SO	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Загорянский	1985	39*	-	2	-	1	2	7	-	27	-	-	-	Коллекции ZM MSU и SMNH

														NANU
		2016, 2018	152	1	1	-	1	3	22	-	35	88	1	[GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021]
	Зеленоград	2018-2021	SO	-	+	-	+	-	+	-	+	-	?	[iNaturalist 2021]
Нижегородская	Нижний Новгород	2014-2016	218	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	[MUKHANOV & LISITSYN 2018]
		2019, 2021	SO	-	?	+	+	-	+	-	+	-	-	[iNaturalist 2021]
Псковская	Пустошка	2017	SO	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	[iNaturalist 2021]
Тульская	Тула	2021	SO	-	+	-	+	-	+	+	+	-	-	[iNaturalist 2021]
Тверская	Осташков	2013	SO	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	[iNaturalist 2021]

Табл. 2. Частоты бесполовых раковин на одном из участков Бреста, исследованном в первом десятилетии XXI в. [SINYAVSKAYA 2010]

Год	2002	2003	2004	2005	2008	2009
Размер выборки	70	145	200	204	107	100
Бесполовые, %	7.1	11.7	10.0	17.1	14.0	24.0



Рис. 1. Карта распространения *C. nemoralis* в Украине, Беларуси и Европейской части России, упомянутые в статье.



Рис. 2. Два небольшие изолированные местообитания *S. nemoralis* во Львове, запад Украины, озелененные низкорослым можжевельником и другими декоративными растениями (А – возле памятника, длина до 15 м, В – на троллейбусном кольце, менее 20 м в диаметре). Фото Н. Гураль-Сверловой.

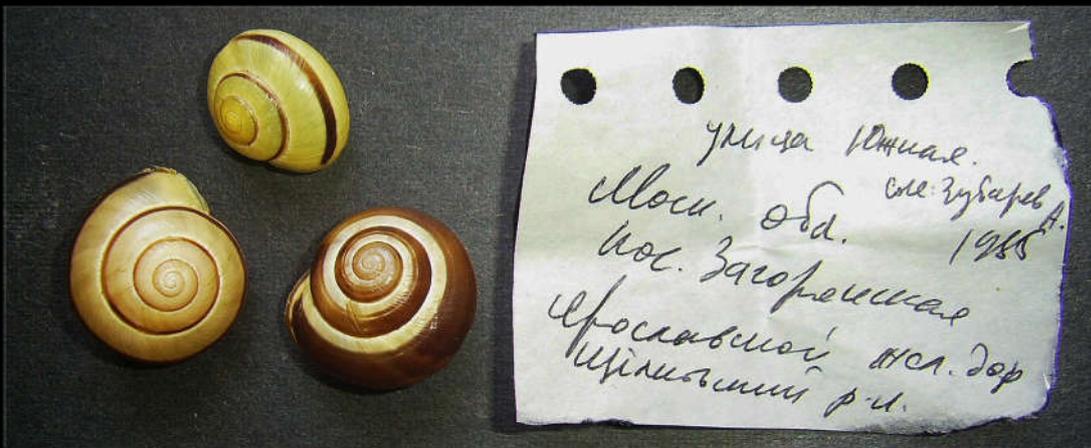
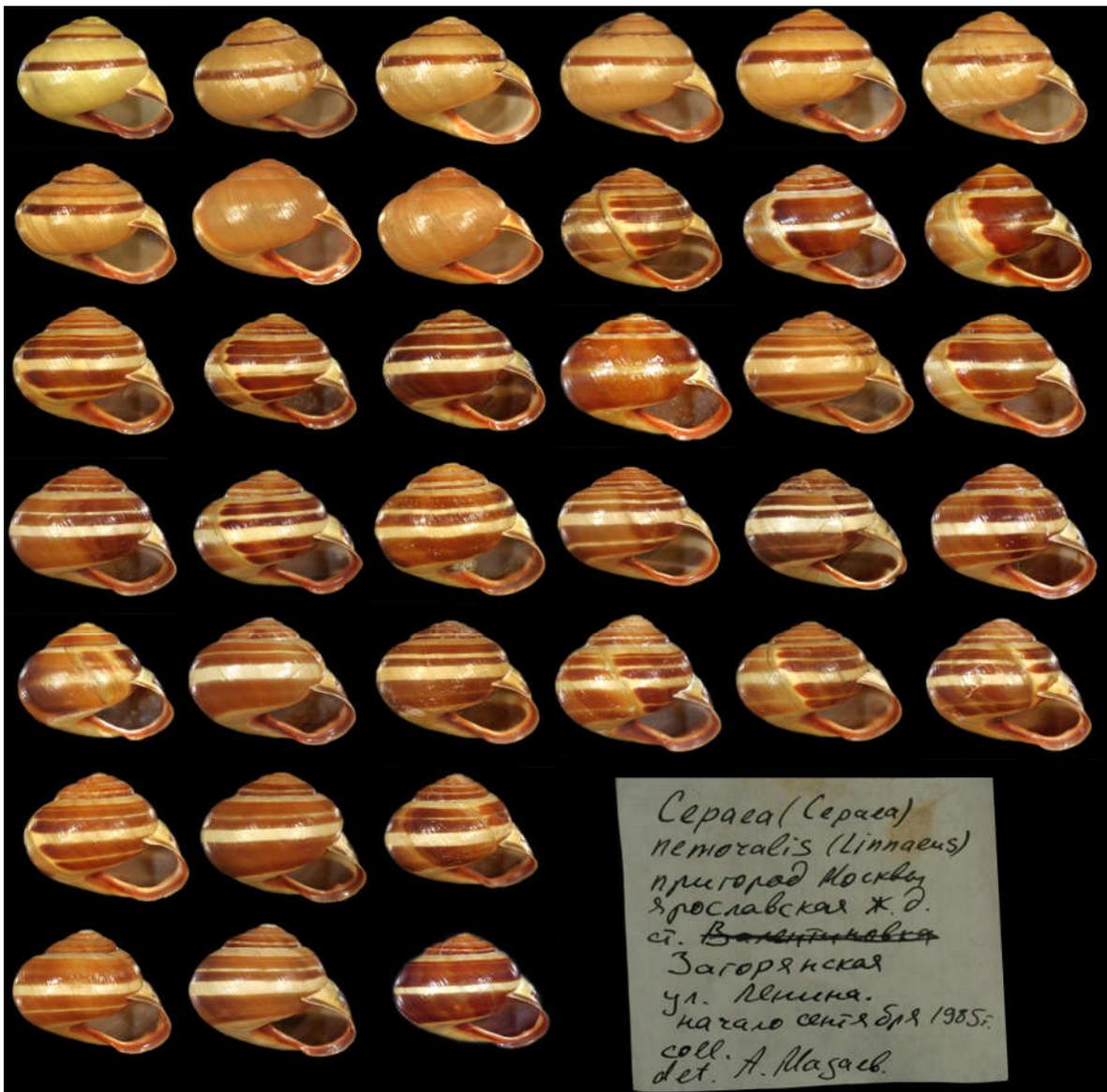


Рис. 3. Первые известные сборы *C. nemoralis* из Загорянского, датированные 1985 г. и хранящиеся в коллекциях Зоологического музея Московского государственного университета, Лс-41093 (вверху, фото А. Сысоева) и Государственного природоведческого музей во Львове, 4396 (внизу, фото Н. Гураль-Сверловой).



Рис. 4. Изменчивость интенсивности коричневой окраски, обнаруженная на одном единственном участке на западе Украины, Львов (А – живые улитки; В – пустые раковины). Во всех остальных случаях коричневые раковины отсутствовали или были темными. Фото Н. Гураль-Сверловой.

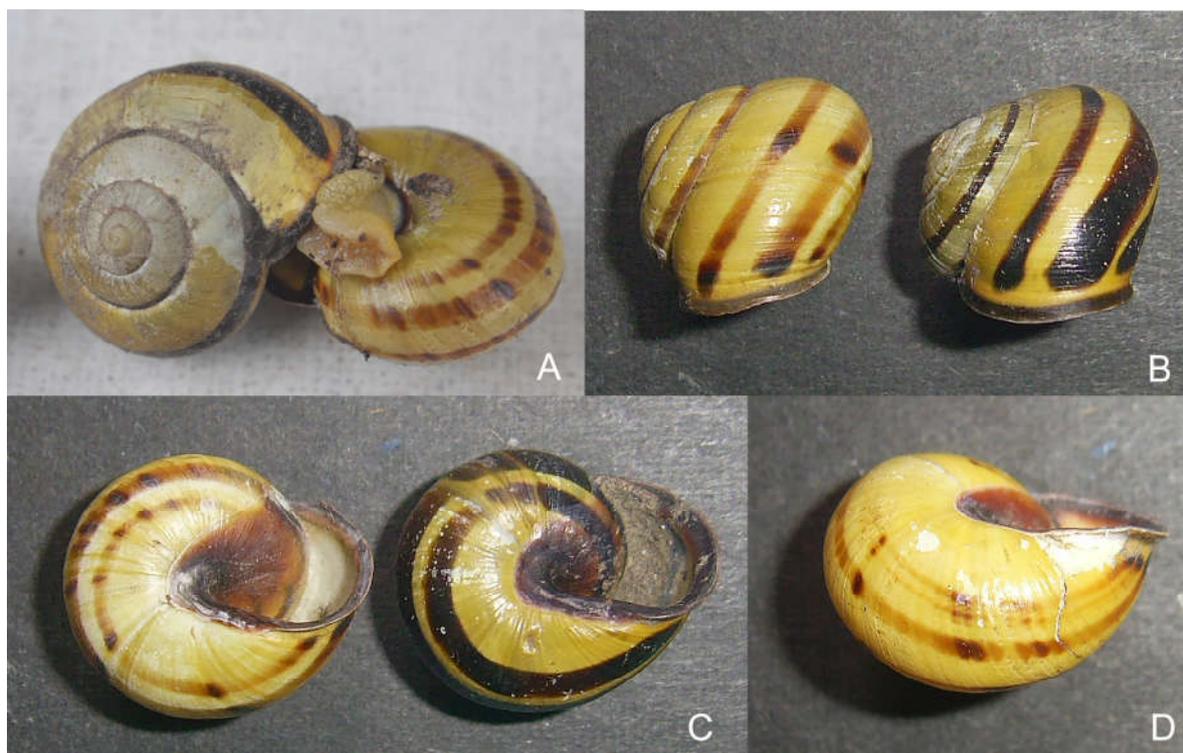


Рис. 5. Неравномерно пигментированные полосы у части особей из Черткова, Тернопольская область Украины, создающие впечатление пятнистости (А-С – в сравнении с нормально пигментированными полосами; D – расщепленная надвое пятая полоса).



Рис. 6. Не типично светлая окраска полос и губы у единичных особей *C. nemoralis*, собранных во Львове, запад Украины (А – розовато-коричневые полосы, розоватая губа; В – светло-коричневая полоса, розоватая губа; С – гиалозонатные полосы, почти полностью белая губа). Фото Н. Гураль-Сверловой.

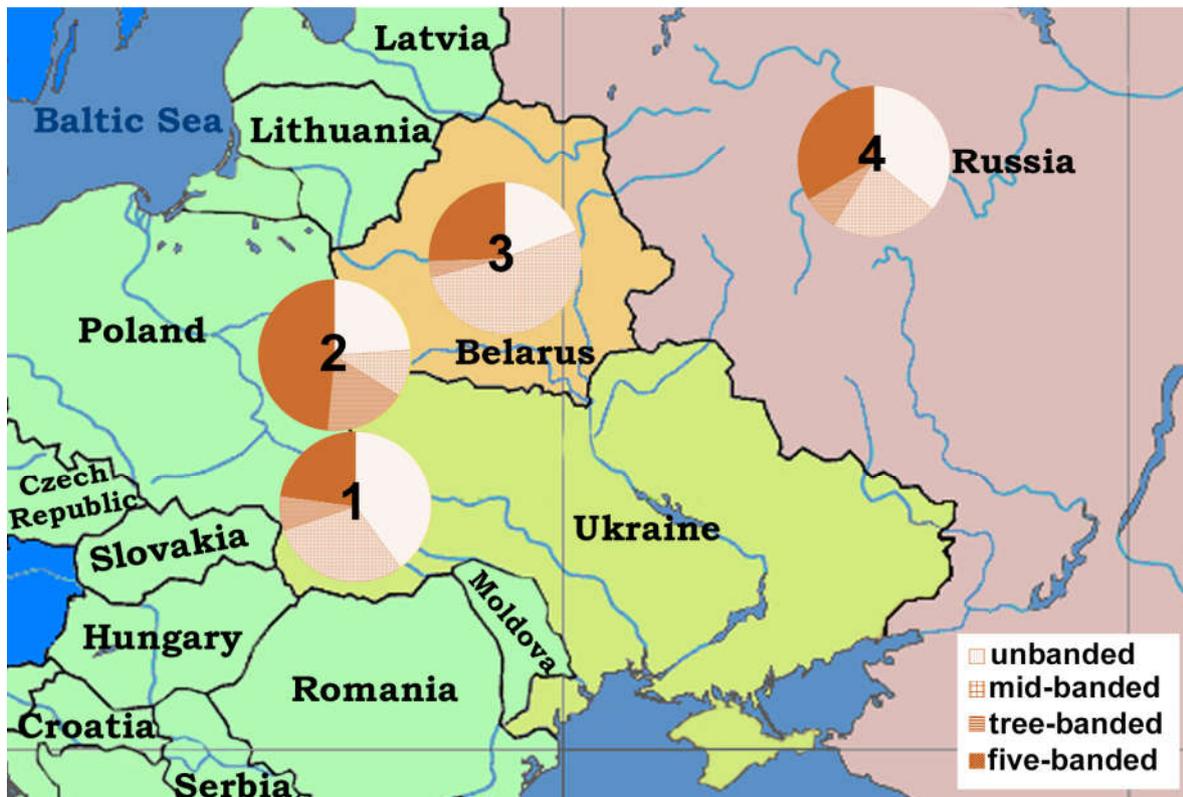


Рис. 7. Соотношение разных вариантов фоновой окраски (сверху) и опоясности (снизу) раковин на четырех наиболее изученных территориях Восточной Европы: 1 – Львов и его окрестности (N = 3039); 2 – Брест (N = 2533); 3 – Минск и Минская область (N=4105); 4 – Москва и Московская область (N = 2112). Проценты высчитывали от общего количества раковин, собранных на каждой из территорий и указанных в скобках. Для Львова и Московской области не учитывали немногочисленных раковин, собранных в конце XX в. (см. табл. 1).

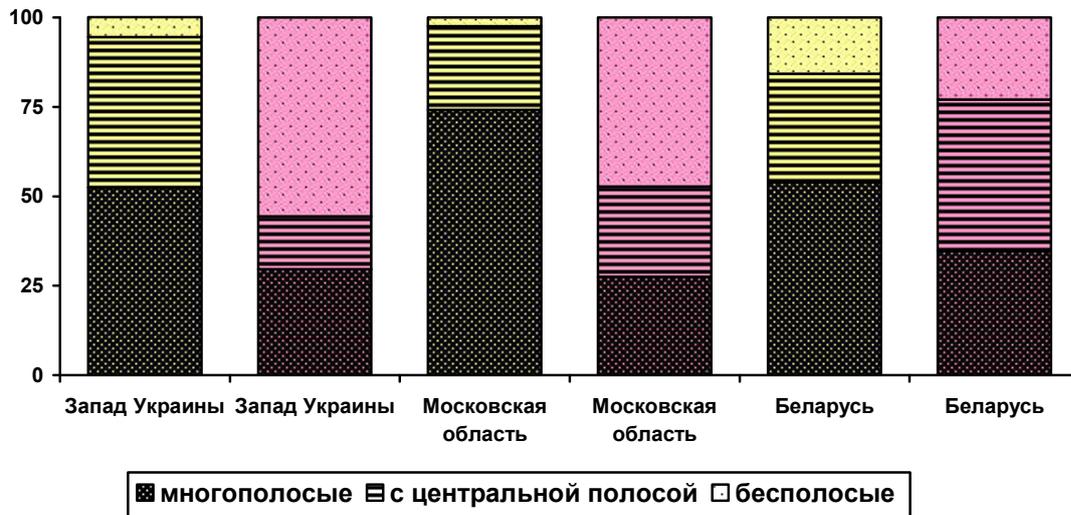


Рис. 8. Соотношение разных типов опоясанности среди раковин с желтым и розовым фоновым цветом в трех сравниваемых восточноевропейских странах, в процентах. Цвет столбцов соответствует фоновому цвету раковин.