

Новые находки *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) и фенетическая структура колоний этого вида на западе Украины

Н. В. ГУРАЛЬ-СВЕРЛОВА¹, Р. И. ГУРАЛЬ¹, С. П. САВЧУК²

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

**Секция ботаники и зоологии Малой академии наук Ивано-Франковского городского совета, ул. Ивасюка, 38а, Ивано-Франковск 76018, УКРАИНА. E-mail: savchuksofija@ya.ru

РЕЗЮМЕ. Описан фенетический состав интродуцированных колоний *Cepaea nemoralis* в 5 населенных пунктах Ивано-Франковской и Львовской областей Украины, обследованных в мае-августе 2019 г. Наиболее крупные колонии обнаружены в Богородчанах (Ивано-Франковская область) и Львове. В большинстве случаев отмечено отчетливо выраженное доминирование (от 40% и более) особей с бесполосыми или пятиполосыми раковинами (розовыми, реже – желтыми). Среди улиток с пятиполосыми раковинами преобладали фенотипы со слиянием двух или большего количества полос, среди которых во Львове чаще всего встречался фенотип (12)3(45), а в Богородчанах – (123)(45). Только в одной из исследованных колоний были обнаружены моллюски с коричневыми раковинами. В Богородчанах отмечена дифференциация фенетической структуры колоний *C. nemoralis*, разделенных автомобильной трассой. Проанализированы имеющиеся данные о характере современного распространения на западе Украины двух интродуцированных видов рода *Cepaea*: *C. nemoralis* и *C. hortensis*.

New records of *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) and phenotypic composition of its colonies in Western Ukraine

N. V. GURAL-SVERLOVA¹, R. I. GURAL¹, S. P. SAVCHUK²

*State Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine, Teatralna str. 18, Lviv 79008, UKRAINE. E-mail: sverlova@pip-mollusca.org

**Section of Botany and Zoology, Junior Academy of Sciences of Ivano-Frankivsk City Council, Ivasyuk str. 38a, Ivano-Frankivsk 76018, UKRAINE. E-mail: savchuksofija@ya.ru

ABSTRACT. The phenotypic composition of the introduced colonies of *Cepaea nemoralis* in five settlements of Ivano-Frankivsk and Lviv regions of Ukraine, studied from May to August 2019, is described. The largest colonies were found in Bohorodchany (Ivano-Frankivsk region) and Lviv. In most cases, there was a pronounced dominance (from 40% or more) of the individuals with unbanded and five-banded shells – pink, less often yellow. Among the snails with five-banded shells, phenotypes with the fusion of two or more bands prevailed, among which the phenotype (12)3(45) most often occurred in Lviv, while that (123)(45) – in Bohorodchany. Molluscs with brown shells were found in only one of the studied colonies. In Bohorodchany a differentiation of the phenotypic structure of the *C. nemoralis* colonies separated by a highway, was noticed. The available data on the present distribution in Western Ukraine of two introduced species of the genus *Cepaea*: *C. nemoralis* and *C. hortensis* are analyzed.

Введение

Хотя первая документально зафиксированная попытка интродуцировать *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) на запад современной Украины была предпринята еще в конце XIX в. [Łomnicki, 1899], большинство более поздних упоминаний этого вида для указанной территории, детально проанализированных в одной из наших предыдущих публикаций [Sverlova *et al.*, 2006], базировалось, очевидно, на ошибочных определениях конхологически похожего и широко распространенного на Украине вида *Cepaea vindobonensis* (C. Pfeiffer, 1828), который в последнее время предлагают относить к другим родам: *Caucasotachea* Boettger, 1909 [Neiber, Hausdorf, 2015] или *Austrotachea* Pfeiffer, 1930 [Korábek *et al.*, 2015]. До недавнего времени единственной достоверно зарегистрированной на территории Украины колонией *C. nemoralis* считали небольшую колонию этого вида, обнаруженную в середине 1990-х гг. в одном из городских парков Львова [Sverlova *et al.*, 2006], детальному анализу фенетической структуры которой препятствовала ее малочисленность [Sverlova, 2002b]. Отдельных особей *C. nemoralis*, очевидно, занесенных из нее людьми, изредка находили также на других участках Львова, что не сопровождалось образованием там новых колоний. В 2007 или 2008 г. одна пустая раковина этого же вида была обнаружена также возле с. Китайгород на юге Хмельницкой обл. [Balashov *et al.*, 2013].

Осенью 2018 г. появились подтвержденные фотографиями сведения о присутствии *C. nemoralis* в отдельных населенных пунктах Ивано-Франковской (с. Угринов под Ивано-Франковском) и Ровенской (г. Сарны) областей [UkrBIN, 2017]. Проведенная нами в мае 2019 г. проверка одного из этих сообщений подтвердила наличие колонии *C. nemoralis* в Угринове, одновременно была обнаружена другая небольшая колония этого вида в самом Ивано-Франковске. Несколько позже было зарегистрировано и обследовано еще несколько колоний *C. nemoralis* в Ивано-Франковской (пгт Богородчаны) и Львовской (г. Львов, с. Зубра подо Львовом) областях. Накопившийся в процессе исследований материал позволил проанализировать особенности фенетической структуры западноукраинских колоний *C. nemoralis* и сравнить их с данными, полученными для других частей современного ареала модельного вида.

Материал и методы

Материал собран в мае-августе 2019 г. в описанных ниже локалитетах. В скобках приведены инвентарные номера конхологических материалов, переданных на хранение в малакологический фонд Государственного природоохранного музея НАН Украины в г. Львове. В большинстве случаев моллюсков собирали после прошедших накануне дождей, реже – в утренние часы, при наличии обильной росы на траве (преимущественно на участке Львов-2).

1) Ивано-Франковская область, г. Ивано-Франковск, ул. Галицкая, возле дома № 136, 48°56.82'N, 24°41.81'E, древесные насаждения (альча и другие плодовые деревья) с юго-западной стороны от 5-этажного здания, 10.05.2019 г. (№ 4294) и 25.06.2019 г. (№ 4328), coll. Гураль-Сверлова Н.В.

2) Ивано-Франковская область, Богородчанский р-н, пгт Богородчаны, ул. Т.Шевченко, юго-восточная сторона улицы на участке между домами №№ 27 и 47, от 48°48.77'N, 24°32.59'E до 48°48.65'N, 24°32.49'E, в основном палисадники перед 2-этажными зданиями с низко стриженными живыми изгородями из декоративных кустарников и липы, молодыми деревьями и отдельными высокими кустами, а также приусадебные участки возле одноэтажных особняков, 12.05.2019 г. (№ 4293), coll. Гураль-Сверлова Н.В., Савчук С.П. Далее в тексте участок обозначен как «Богородчаны-1».

3) Ивано-Франковская область, Богородчанский р-н, пгт Богородчаны, ул. Т.Шевченко, северо-западная сторона улицы, возле дома № 26, 48°48.78'N, 24°32.57'E, древесно-кустарниковые насаждения между 5-этажным зданием и проезжей частью и низко стриженная живая изгородь на краю участка, 12.05.2019 г. (№ 4292), coll. Гураль-Сверлова Н.В., Савчук С.П. Далее в тексте участок обозначен как «Богородчаны-2».

4) Ивано-Франковская область, Тисменицкий р-н, с. Угринов, ул. Полевая, возле домов №№ 5/2, 7, 9/1, 48°57.42'N, 24°41.43'E, приусадебные участки, сбор моллюсков производился за их пределами (на заборах, по обо-

чине дороги), 10.05.2019 г. (№ 4296) и 25.06.2019 г. (№ 4329), coll. Гураль-Сверлова Н.В. Месторасположение колонии впервые указано Заморокой А.М. (Прикарпатский национальный университет) осенью 2018 г. на сайте [UkrBIN, 2017].

5) Львовская обл., г. Львов, ул. И.Чмолы, от 49°48.87'N, 24°01.21'E до 49°48.87'N, 24°01.48'E, на территории бывшего садового центра и возле нее, ряд высоких елей, высаженных вдоль забора (Рис. 1А), местами с растущими между ними молодыми листовыми деревьями и кустарниками, многократные сборы в период с 9.06.2019 г. по 6.07.2019 г. (две первые выборки №№ 4325, 4326, отдельные морфы из более поздних сборов №№ 4333, 4334, 4339, 4342), coll. Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И. Далее в тексте участок обозначен как «Львов-1».

6) Львовская обл., г. Львов, между ул. Зеленая и ул. Крымская, возле системы из двух небольших проточных прудов, получивших название «Зелене Око», 49°49.48'N, 24°02.70'E, нижняя часть крутого открытого склона северо-западной экспозиции, заросшего травой и постепенно зарастающего молодой древесной порослью, по краям – с отдельными высокими деревьями (Рис. 2А), 11-12.07.2019 г. (№ 4330), 14-17.07.2019 г. (№ 4338), coll. Гураль Р.И., Гураль-Сверлова Н.В. Колония была впервые обнаружена Родичем Т.В. (Львовская национальная академия искусств) в конце мая – начале июня 2019 г. Далее в тексте участок обозначен как «Львов-2».

7) Львовская обл., г. Львов, в палисадниках нескольких многоквартирных домов, расположенных возле бывшей виллы «Засвितтя» на ул. Каличьа Гора, № 24 (рис. 2Е), 49°50.09'N, 24°01.61'E, 11-15.08.2019 г. (№№ 4350-4353), coll. Гураль-Сверлова Н.В. Возможно, что большая часть обнаруженной колонии находится на недоступной для наблюдений территории виллы, огороженной высоким кирпичным забором. Далее в тексте участок обозначен как «Львов-3».

8) Львовская обл., Пустомытовский р-н, с. Зубра, 49°46.70'N, 24°03.06'E, пустырь между домами, разреженно растущие по краю пустыря кусты и молодые деревья (Рис. 1С), а также окружающие их заросли крапивы, 19.05.2019 г. (№ 4297), 8.06.2019 г. (№ 4327), coll. Гураль-Сверлова Н.В.

При изучении окрасочного полиморфизма раковин учитывали их фондовый цвет – желтый (Y), розовый (P) или коричневый (B), а также количество и характер взаимного расположения темных спиральных полос, записываемый в виде цифровых формул по стандартной методике [Clarke, 1960; Sverlova *et al.*, 2006]. Полосы считали слившимися, если они полностью или частично объединялись не менее чем за четверть оборота до устья раковины.

Не считали нормально развитыми полосами их слабые, размытые, часто едва заметные следы, изредка появляющиеся на раковинах с отсутствием всех или части полос (фенотипы 00000, 00300, 00345), в особенности на последнем обороте или непосредственно возле устья. Подобные следы, скорее всего, либо являются модификациями, либо появляются при определенных внешних условиях у гетерозиготных особей. Зафиксированный на участке Львов-1 редкий слу-



РИС 1. Биотопы и отдельные особи *Cepaea nemoralis* из колоний на западе Украины. А, В. Львов-1. С. Зубра. D. Первый сбор из Зубры, половозрелые особи. E. Богородчаны-2, отдельные фенотипы, в верхнем ряду – изменчивость интенсивности фоновой окраски у розовых бесполосых раковинах. F. Ивано-Франковск, второй сбор, половозрелые особи.

FIG. 1. Biotopes and some specimens of *Cepaea nemoralis* from colonies in Western Ukraine. A, B. Lviv-1. C. Zubra. D. First sample from Zubra, adults. E. Bohorodchany-2, some phenotypes, above – the variability of the ground color intensity in pink unbanded shells. F. Ivano-Frankivsk, second sample, adults.

чай изменения фенотипа раковины после зимовки (Рис. 2 С, D) был записан как P00000. Похожее изменения характера спиральной опоясности раковины после временной приостановки ее роста зимой наблюдались нами ранее у родственного вида *Cepaea hortensis* (O.F.Müller, 1774) [Sverlova, 2001a, рис. 2].

Учитывая возможные изменения характера

спиральной опоясности раковин у моллюсков рода *Cepaea* в онтогенезе, проявляющиеся сначала в постепенном появлении на раковинах молодых особей самих полос, а позже – их слияний [Sverlova, 2004], для изучения фенетической структуры западноукраинских колоний *C. nemoralis* были использованы почти исключительно половозрелые особи или их пустые раковины

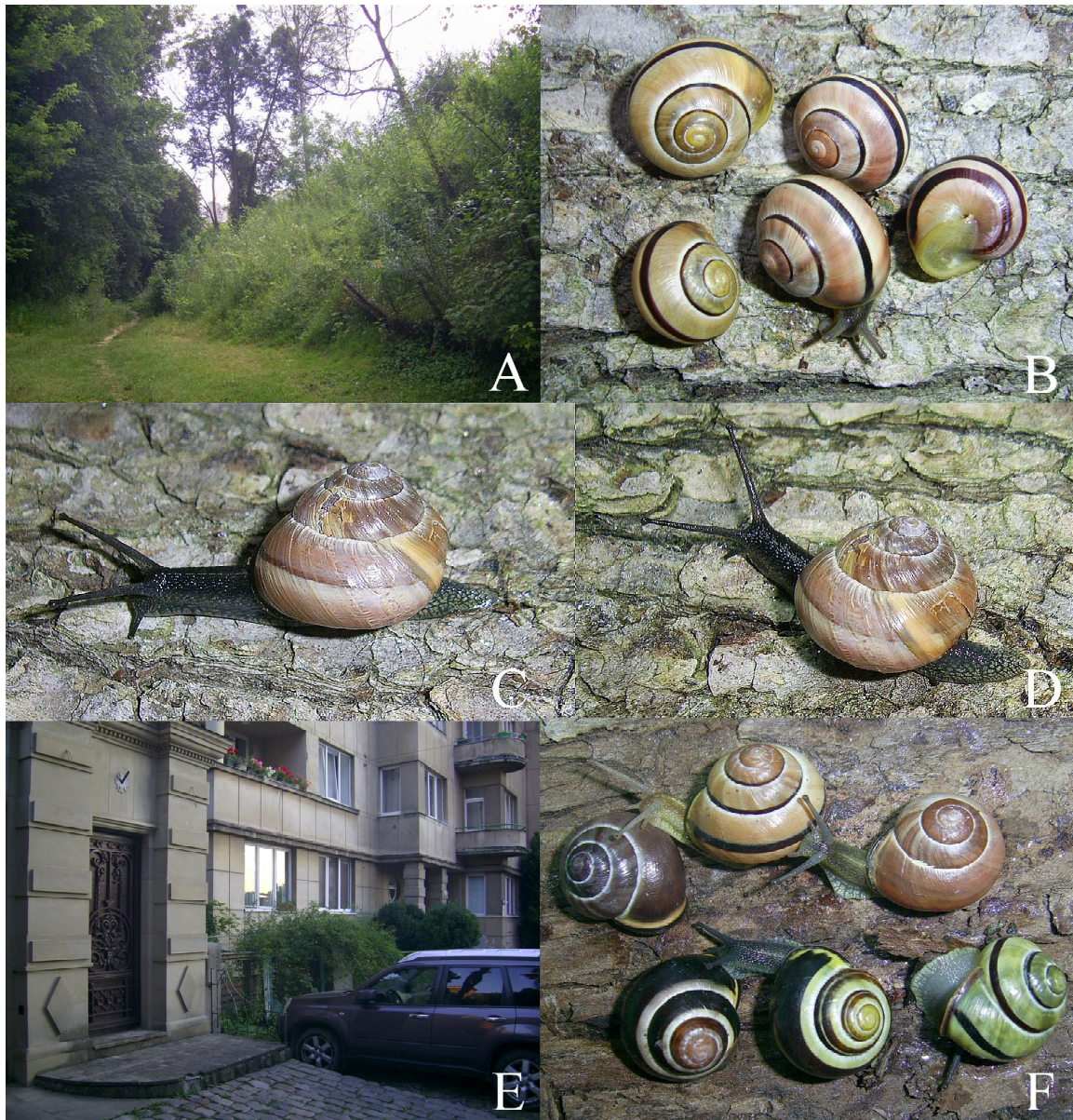


РИС. 2. Биотопы и отдельные особи *Cepaea nemoralis* из Львова. А. Львов-2. В. Два варианта розовой фоновой окраски раковин на участке Львов-2. С, D. Редкий случай изменения фенотипа после зимовки на участке Львов-1. Е. Львов-3. F. Отдельные фенотипы с участка Львов-3, слева сверху редкая для запада Украины коричневая раковина.

FIG. 2. Biotopes and some specimens of *Cepaea nemoralis* from Lviv. A. Lviv-2. B. Two variants of pink ground colour of the shells on the site Lviv-2. C, D. A rare case of a phenotype change after wintering on the site Lviv-1. E. Lviv-3. F. Some phenotypes from Lviv-3, top left shows a brown shell rare for Western Ukraine.

(Табл. 1). При низкой численности моллюсков дополнительно учитывали молодых особей с диаметром раковины не менее 1 см, что позволяло точнее определить пропорции основных групп морф в исследуемых колониях (Табл. 2).

При составлении таблицы 3, кроме собственных сборов на западе Украины и литературных данных [Honěk, 1995; Schilder, Schilder, 1957], были использованы материалы Егорова Р.В. (г. Лобня), собранные им в Московской области России [Egorov, 2018] и переданные на хранение в малакологический фонд ГПМ НАНУ.

Сокращения: ГПМ НАНУ – Государственный

природоведческий музей НАН Украины; В – коричневый, Р – розовый, Y – желтый.

Результаты

Наиболее крупные колонии *C. nemoralis* были обнаружены в Богородчанах и на участке Львов-1, что дало возможность собрать там репрезентативные выборки половозрелых особей (Табл. 1), позволившие рассчитать и проанализировать частоты не только основных групп фенотипов (Табл. 2), но и различных вариантов слияния полос на пятиполосых раковинах (Табл. 3). В остальных

Табл. 1. Количественный состав фенотипов в исследованных выборках *Cerpea nemoralis*.

Table 1. The quantitative composition of the phenotypes in the studied samples of *Cerpea nemoralis*.

Фенотипы	Ивано-Франковская область				Львовская область				Всего
	Ивано-Франковск	Богородчань-1	Богородчань-2	Угринов	Львов-1	Львов-2	Львов-3	Зубра	
Желтые раковины									
Y00000	-	-	-	-	1	-	-	15	16
Y00300	+	-	3	-	54	2	1	6	66
Y00345	-	-	-	1	7	1	1	-	10
Y00305	-	-	-	-	1	-	-	-	1
Y003(45)	-	-	-	-	6	-	-	-	6
Y00(345)	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Y12345	-	18	13	-	48	+	1	7	87
Y10345	-	-	-	-	1	+	-	-	1
Y12045	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Y02345	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Y(12)345	-	-	1	-	9	-	-	-	10
Y1(23)45	-	2	-	-	2	-	-	-	4
Y123(45)	-	6	22	1	21	-	-	2	52
Y(12)3(45)	-	-	5	-	53	-	+	-	58
Y1(23)(45)	-	1	2	-	1	-	-	+	4
Y(123)45	-	-	-	-	1	-	-	-	1
Y(123)(45)	-	1	14	-	24	-	2	-	41
Y(12345)	-	1	1	-	1	-	2	-	5
Всего желтых	-	29	61	2	230	3	8	30	363
Розовые раковины									
P00000	9	66	97	2	38	-	11	-	223
P00300	3	-	5	+	36	3	2	-	49
P00345	-	-	-	-	7	2	+	-	9
P003(45)	-	-	-	-	9	+	1	-	10
P12345	-	-	16	2	13	3	4	1	39
P10345	-	-	-	-	-	1	-	-	1
P12045	-	-	-	-	1	-	-	-	1
P(12)345	-	-	-	-	3	-	+	-	3
P1(23)45	-	-	17	-	-	-	-	-	17
P123(45)	-	-	27	-	13	-	-	-	40
P(12)3(45)	-	-	22	1	22	-	2	-	47
P1(23)(45)	-	-	26	-	-	-	-	-	26
P(123)45	-	-	2	-	-	-	1	-	3
P(123)(45)	-	-	64	-	15	-	1	-	80
P1(2345)	-	-	-	-	1	-	-	-	1
P(12345)	-	-	22	-	-	-	1	-	23
Всего розовых	12	66	298	5	158	9	23	1	572
Коричневые раковины									
V00000	-	-	-	-	-	-	2	-	2
Объем выборки	12	95	359	7	388	12	33	31	937

Примечание: цифрами обозначено количество половозрелых особей или их пустых раковин, плюсами – фенотипы, отмеченные только у молодых моллюсков.

Табл. 2. Частоты основных групп фенотипов в исследованных выборках *Cepaea nemoralis*, %.Table 2. The frequencies of the main groups of the phenotypes in the studied samples of *Cepaea nemoralis*, %.

Категории или время сбора	Y0	Y1	Y3	Y5	P0	P1	P3	P5	BO	Y	P	N
Ивано-Франковск												
Половозрелые, живые	–	–	–	–	75,0	25,0	–	–	–	–	100,0	12
Неполовозрелые, живые	–	6,3	–	–	87,5	6,3	–	–	–	6,3	93,7	16
Богородчаны-1												
Половозрелые, живые	–	–	–	32,0	67,9	–	–	–	–	32,0	67,9	78
Половозрелые, пустые раковины	–	–	–	23,5	76,5	–	–	–	–	23,5	76,5	17
Богородчаны-2												
Половозрелые, живые	–	1,5	–	12,6	29,6	2,5	–	53,8	–	14,1	85,9	199
Половозрелые, пустые раковины	–	–	–	20,6*	23,7	–*	–	55,6	–	20,6	79,4	160
Угринов												
Половозрелые, живые	–	–	14,3	14,3	28,6	–	–	42,8	–	28,6	71,4	7
Львов-1												
Половозрелые живые												
1-й сбор (9-10 июня)	–	12,7	1,8	49,1	12,7	5,4	1,8	16,4	–	63,6	36,4	55
2-й сбор (14-15 июня)	–	12,4	4,1	51,5	5,1	6,2	4,1	16,5	–	68,0	32,0	97
3-й сбор (17 июня)	0,9	16,2	2,8	30,5*	11,4	14,3	4,8	19,0	–	50,5*	49,5*	105
4-й сбор (21-23 июня)	–	13,8	4,2	41,5	9,6	9,6	5,3	15,9	–	59,6	40,4	94
5-й сбор (2-6 июля)	–	13,5	5,4	35,1	13,5	8,1	2,7	21,6	–	54,0	45,9	37
Вместе	0,2	13,9	3,6	41,5	9,8	9,3	4,1	17,5	–	59,3	40,7	388
Львов-2												
Половозрелые, живые	–	16,7	8,3	–	–	25,0	16,7	33,3	–	25,0	75,0	12
Неполовозрелые, живые	–	6,1	9,1	6,1	–	33,3	21,2	24,2	–	21,2	78,8	33
Львов-3												
Половозрелые, живые	–	3,0	6,1	15,1	33,3	6,1	3,0	27,3	6,1	24,2	69,7	33
Неполовозрелые, живые	–	–	–	11,1	50,0	–	11,1	22,2	5,5	11,1	83,3	18
Зубра												
Половозрелые, живые	48,4	19,3	–	29,0	–	–	–	3,2	–	96,8	3,2	31

Примечания: N – объем выборки; BO – коричневые бесполовые; P0 – розовые бесполовые; P1 – розовые с центральной полосой; P3 – розовые с тремя нижними полосами; P5 – розовые пятиполосые; Y0, Y1, Y3, Y5 – аналогично для желтых раковин. Жирным шрифтом и подчеркиванием выделены частоты доминирующего фенотипа (группы фенотипов); звездочкой (*) – значения, демонстрирующие статистически достоверные отличия от частот, указанных в предыдущей строке, при $\alpha < 0,05$.

случаях, несмотря на повторные сборы, количество найденных взрослых особей колебалось от 7 (Угринов) до 33 (Львов-3), что побудило нас провести дополнительные сборы неполовозрелых особей определенного размера (см. методику) на некоторых участках (Табл. 2). Этого не удалось сделать для Зубры из-за невозможности отличить молодых особей доминирующего там фенотипа Y00000 (Табл. 1, 2) от неполовозрелых экземпляров другого интродуцированного вида – *Cepaea hortensis* (O.F.Müller, 1774), обычного на урбанизированных территориях Львова [Sverlova, 2002a] и окрестностей.

Во всех обследованных колониях *C. nemoralis* были обнаружены улитки с желтым и розовым фоновым цветом раковины. В шести из них пре-

обладали особи с розовыми раковинами, в двух – с желтыми (Табл. 1, 2). При этом в Ивано-Франковске желтую раковину (фенотип Y00300) имела только одна неполовозрелая особь, в то время как все взрослые моллюски в сборах были представлены исключительно двумя розовыми морфами – P0000 и P00300 (Табл. 1, Рис. 1F). Напротив, в Зубре удалось обнаружить только одну половозрелую особь с розовой пятиполосой раковинной (Рис. 1D). Среди ювенильных особей розовая окраска раковин не наблюдалась, хотя довольно часто встречались улитки с пятиполосыми желтыми раковинами.

Доминирование улиток с розовыми раковинами наблюдалось в Ивано-Франковской области и в двух колониях *C. nemoralis* из Львова, а

Табл. 3. Частоты наиболее часто встречающихся фенотипов и слияний различных пар полос среди особей с пятиполосыми раковинами, %.

Table 3. Frequencies of the most common phenotypes and the fusions of different pairs of the bands among individuals with five-banded shells, %.

Фенотипы и слияния полос	Интродуцированные колонии				Ареал в целом [Schilder, Schilder, 1957] (N = 49621)
	Собственные сборы и обработанные фондовые материалы ГПМ НАНУ			Чехия [Honěk, 1995] (N = 6283)	
	Богородчаны (N = 283)	Львов-1 (N = 227)	Московская область (N = 523)		
Основные фенотипы					
12345	16,6	26,9	37,1	47,7	32,7
(12)345	0,3	5,3	2,9	4,0	3,8
1(23)45	6,7	0,9	1,9	1,2	1,3
123(45)	19,4	15,0	19,7	15,7	9,9
(12)3(45)	9,5	33,0	18,2	18,5	22,1
1(23)(45)	10,2	0,4	3,6	0,7	0,9
(123)(45)	27,9	17,2	10,9	8,6	18,5
(12345)	8,5	0,4	4,6	2,4	9,0
Количество слившихся пар полос на раковине					
1 слияние	26,5	21,1	24,5	21,0	15,1
2 слияния	20,5	33,9	22,2	20,3	24,1
3-4 слияния	36,4	18,1	16,2	11,0	28,0
Пары слившихся полос					
1-я и 2-я	47,0	56,4	37,5	34,6	54,8
2-я и 3-я	54,1	19,8	21,6	14,0	31,1
3-я и 4-я	8,5	0,9	5,3	2,4	9,6
4-я и 5-я	75,6	66,5	57,7	46,0	61,1

Примечание: при расчетах не учитывали фенотипов, относящихся к группе пятиполосых раковин, но с отсутствием одной из полос: 10345, 12045 и пр.

преобладание особей с желтыми раковинами – только во Львовской области (Табл. 2). В большинстве случаев как среди половозрелых моллюсков, так и в дополнительных сборах неполовозрелых особей отсутствовали экземпляры с коричневой фоновой окраской раковины. Исключение составила только колония на участке Львов-3, где изредка встречался фенотип B00000 (Рис. 2F).

Кроме альтернативной изменчивости фоновой окраски раковин (желтой, розовой или коричневой), в исследованных колониях наблюдалась также характерная для представителей рода *Cerata* Held, 1837 непрерывная изменчивость фоновой окраски [Schilder, Schilder, 1953], варьирующей в первом случае от почти совсем белого (редко) до интенсивно-желтого, во втором – от бледно-розового, который на раковинах живых особей нередко выглядел даже сероватым, до насыщенно-розового (Рис. 1E), иногда – даже с вишневым оттенком (Рис. 1F). Кроме того, было отмечено наличие оранжевых раковин, верхушка которых у живых улиток могла выглядеть желтоватой, а при извлечении тела моллюска из раковины оказывалась окрашенной в тон осталь-

ной части раковины. Отличия между подобными экземплярами и особями, имевшими розовую раковину с интенсивно-розовой верхушкой, были наиболее отчетливо заметны на участке Львов-2 (Рис. 2B), причем они одинаково часто наблюдались на разных фенотипах: 00300, 00345, 12345. Не исключено, что оранжевый (желто-оранжевый) цвет, упоминаемый и другими исследователями [Schilder, Schilder, 1953], может появляться на раковинах гетерозиготных особей.

В большинстве исследованных колоний было отмечено отчетливо выраженное доминирование (от 40% и более) особей с бесполосыми или пятиполосыми раковинами, чаще всего розовыми, реже – желтыми. Только на участках Львов-2 и Львов-3 наблюдалось содоминирование нескольких розовых фенотипов: одно- и пятиполосых раковин в первом случае, бесполосых и пятиполосых – во втором (Табл. 2).

Бесполосые раковины были обнаружены во всех исследованных колониях *C. nemoralis*, за исключением небольшой колонии на участке Львов-2. В Ивано-Франковской области они были представлены исключительно фенотипом P00000, доля которого в сборах никогда не опускалась

ниже 20% (Табл. 2). Во Львове изредка встречались бесполосые раковины с другим фоновым цветом (Табл. 1), а в Зубре почти половина собранных особей имела фенотип Y00000 (Табл. 2). Раковины с одной центральной полосой чаще встречались во Львовской области, фенотипы с тремя нижними полосами на раковине – почти исключительно во Львове (Табл. 1, 2). Среди улиток с пятиполосыми раковинами, независимо от их фонового цвета, преобладали фенотипы со слиянием двух или большего количества полос. Для Богородчан оказалась характерной не типично высокая для *C. nemoralis* частота слияний 2-й и 3-й полос и связанная с этим относительно высокая доля фенотипа 1(23)(45) (Табл. 3).

За редкими исключениями, не удалось зарегистрировать статистически значимых отличий в пропорциях основных групп фенотипов, рассчитанных для половозрелых и неполовозрелых особей или для живых улиток и пустых раковин, собранных на одном и том же участке. Обнаруженные отличия вполне сопоставимы с таковыми, выявленными при повторных сборах живых половозрелых улиток на участке Львов-1 (Табл. 2).

В то же время наблюдались достоверные отличия в частотах основных групп морф между исследованными колониями *C. nemoralis* – даже между двумя колониями в Богородчанах, разделенных широкой улицей с интенсивным автомобильным движением, служившей надежным барьером для миграционной активности улиток [Sverlova, 2001b, 2002a]. Для участка Богородчаны-1 оказалось характерным значительное обеднение фенетической структуры колонии – прежде всего за счет полного отсутствия улиток с розовыми полосатыми раковинами. Похожее соотношение морф (розовые бесполосые, желтые полосатые) было отмечено нами ранее в одной из интродуцированных колоний *C. nemoralis* в Подмоскowie [Sverlova, 2007].

Обсуждение

C. nemoralis – вид западноевропейского происхождения, естественный ареал которого может включать также значительную часть Северной и Центральной Европы [Voettger, 1926; Taylor, 1914]. На запад Украины этот вид попал исключительно благодаря антропохории, хотя с конца XIX и до второй половины XX в. его периодически ошибочно указывали как для антропогенных, так и для природных биотопов региона [Sverlova *et al.*, 2006].

Описанная в малакологической литературе [Łomnicki, 1899] попытка интродуцировать *C. nemoralis* на запад Украины была предпринята еще в 1892 г., когда несколько сотен улиток,

привезенных из г. Жешув (юго-восток Польши), было выпущено на 3-х участках, расположенных в центральной части современного Львова: на южном склоне парка Высокий Замок, на улицах Каличь Гора и Липовая (теперь – Профессорская). 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*. Ни в одном из упомянутых локалитетов *C. nemoralis* в настоящее время не встречается, за исключением Каличьей Горы.

Колония, обнаруженная нами в верхней части улицы Каличь Гора (Львов-3), изолирована от места выпуска моллюсков в конце XIX в. (возле дома № 5, где ранее находилась учительская семинария). Поскольку на участке Львов-3 встречаются особи *C. nemoralis* с коричневой раковиной, чрезвычайно редкой (менее 0,1%) на юго-востоке Польши и, по-видимому, полностью отсутствующей сейчас в Жешуве [Ožgo, 2005], наиболее вероятным нам кажется повторный и более поздний занос моллюсков этого вида людьми. Показательно, что только на этом участке Каличьей Горы были обнаружены отдельные особи *C. hortensis* с не типичными для запада Украины полосатыми желтыми раковинами (см. ниже), что также может указывать на относительно недавнюю интродукцию – возможно, совместно с *C. nemoralis*.

В 1994 г. небольшая колония *C. nemoralis* была обнаружена нами в Стрыйском парке Львова. Не известно, имела ли она какое-то отношение к улиткам, выпущенным в городе в конце XIX в. Более вероятной нам представляется повторная (преднамеренная или случайная) интродукция этого вида, возможно, также с юго-востока Польши. В пользу последнего предположения говорит не только территориальная близость, но и некоторые особенности фенетической структуры обнаруженной колонии. Хотя ее количественный анализ был затруднен крайне низкой популяционной плотностью моллюсков, среди немногочисленных вариантов окраски раковины, зарегистрированных в Стрыйском парке [Sverlova, 2002b], преобладали раковины с одной центральной полосой, чаще всего представленные фенотипом Y00300, реже – P00300. А около половины особей *C. nemoralis*, встречающихся сейчас в Подкарпатском воеводстве Польши, имеют фенотип Y00300, еще около 17% – фенотип P00300 [Ožgo, 2005].

Колонии *C. nemoralis*, выявленные во Львове и его ближайших окрестностях (Зубра) в 2019 г., не могли быть образованы моллюсками, случай-

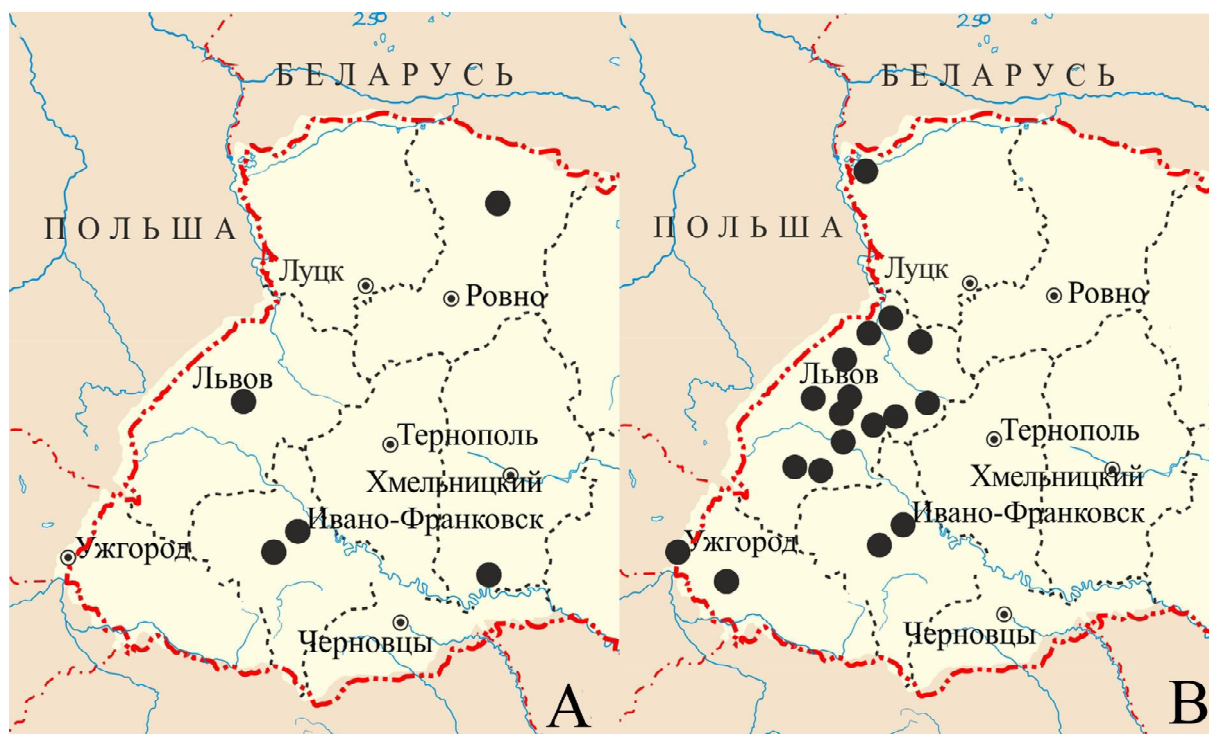


РИС. 3. Известные находки *Cepaea nemoralis* (А) и *C. hortensis* (В) на западе Украины.

FIG. 3. Known records of *Cepaea nemoralis* (А) and *C. hortensis* (В) in Western Ukraine.

но или целенаправленно перенесенными людьми из Стрыйского парка, а являются результатом независимой интродукции этого вида, скорее всего, вместе декоративными растениями. Неслучайно наиболее многочисленная колония, отличающаяся также наибольшим фенетическим разнообразием (Табл. 1), была обнаружена нами на территории бывшего садового центра ОАО Агротехкультура, в 2018 г. переведенного за пределы Львова. Хотя местообитание этой колонии находится в непосредственной близости от Стрыйского парка (минимальное расстояние между ними составляет не более 0,5 км), в ней представлен целый ряд фенотипов, которые никогда не отмечались в Стрыйском парке: бесполовых и пятиполосых раковин с разным фоновым цветом. Бесполовые и пятиполосые желтые раковины обычны в Зубре, а пятиполосые розовые – на участке Львов-2 (Табл. 2). А в Стрыйском парке с 1994 по 2017 гг. наблюдались почти исключительно однополосые и трехполосые раковины с желтым или розовым фоновым цветом; за весь период удалось обнаружить только одну особь со светло-коричневой трехполосой раковиной и один экземпляр с фенотипом P120(45) [Sverlova, 2002b]. Последний, хоть и относится к группе пятиполосых раковин, в данном случае мог появиться на участке в результате модификации.

Новые находки *C. nemoralis* на западе Украи-

ны, особенно во Львове, наземная малакофауна которого специально исследовалась нами в конце XX – начале XXI в. [Sverlova *et al.*, 2006], красноречиво свидетельствуют о процессе постепенного расселения указанного вида по урбанизированным территориям западного региона Украины, чему, очевидно, способствует практически неконтролируемый завоз садовых и декоративных растений из других европейских стран, наблюдающийся в последние десятилетия. Значительно ускорить этот процесс может попадание моллюсков в питомники или садовые центры. Нечто подобное уже произошло во второй половине XX в., когда вместе с саженцами декоративных кустарников, использовавшихся преимущественно для живых изгородей, по Львову [Sverlova, 2002a] и Львовской области расселился родственный вид *C. hortensis*. В настоящее время он достоверно зарегистрирован уже в 4-х административных областях на западе Украины: Волынской [Baidashnikov, 1992; Sverlova *et al.*, 2006], Закарпатской (с независимым, и, очевидно, относительно недавним завозом в г. Ужгород), Ивано-Франковской и Львовской (Рис. 3В).

Не исключено, что успешное расселение *C. nemoralis* по западу Украины и, особенно, по Львовской области может быть несколько затруднено конкуренцией с родственным видом *C. hortensis*, имеющей место и в пределах природ-

ных ареалов этих видов [Carter *et al.*, 1979; Schilder, Schider, 1955]. Возможно, именно это стало причиной почти полного угасания колонии *C. nemoralis* в Стрыйском парке Львова [Sverlova *et al.*, 2006]. Показательно, что на обследованных участках в Богородчанах, где удалось без проведения повторных сборов получить большие выборки *C. nemoralis* (Табл. 1), *C. hortensis* также присутствовал, но был очень малочислен. Климатические условия запада Украины вряд ли могут стать препятствием для успешного расселения *C. nemoralis* по урбанизированным территориям этого региона, как мы предполагали ранее [Sverlova *et al.*, 2006]. Хотя эволюционировавший в Западной Европе *C. nemoralis* [Boettger, 1926; Taylor, 1914] и является более теплолюбивым и несколько хуже приспособленным к континентальному климату по сравнению с центральноевропейским видом *C. hortensis*, его колонии сумели успешно адаптироваться даже в Подмоскowie [Egorov, 2018; Sverlova, 2007]. Отдельные колонии *C. nemoralis* зарегистрированы в полудне время и в Беларуси [Kolesnik, Kruglova, 2016; Ostrovskiy, Prokofyeva, 2017].

В целом в исследованных нами западноукраинских колониях *C. nemoralis* зарегистрировано значительное разнообразие фенотипов (Табл. 1). Здесь обнаружены все основные группы фенотипов, выделяемые по характеру спиральной опоясности раковин: бесполосые, одно-, трех- и пятиполосые, а также все три основных фоновых цвета (Табл. 2). Полное отсутствие моллюсков с коричневыми раковинами в большинстве исследованных колоний может быть связано с тем, что этот фоновый цвет вообще является менее характерным для *C. nemoralis* по сравнению с желтым и розовым [Sverlova, 2007, табл. 1]. Соответственно уменьшается вероятность того, что носители этого доминантного признака попадут в число особей-основателей новой колонии, образующейся за пределами естественного ареала вида в результате антропохории. Фенотип Y00000, пока обнаруженный только в двух исследованных западноукраинских колониях (Табл. 1), также является относительно редким для *C. nemoralis* [Sverlova, 2007], в отличие от родственного вида *C. hortensis* [Schilder, Schilder, 1957] и, в особенности, от его интродуцированных колоний на западе Украины [Sverlova, 2001a; Sverlova *et al.*, 2006].

В то же время в отдельно взятых колониях *C. nemoralis* на западе Украины наблюдается выпадение не только коричневых и бесполосых желтых раковин, но и определенных типов спиральной опоясности раковины, что ранее было отмечено и для колонии из Стрыйского парка (см. выше). Это особенно отчетливо выражено в Ивано-Франковске, где нам не удалось обнаружить

ни трехполосых, ни пятиполосых раковин. Кроме того, небольшие колонии *C. nemoralis*, зарегистрированные в Ивано-Франковске и Зубре, со временем могут стать мономорфными по фоновому цвету раковин (Табл. 2).

Кроме стохастических популяционно-генетических факторов, таких, как эффект основателя или дрейф генов, на фенетическую структуру новообразованных колоний должны влиять и селективные факторы, связанные с климатической и (или) визуальной селекцией хищниками [Jones *et al.*, 1977]. Действенность последней чаще обосновывают опосредованно – по тому, насколько окраска доминирующих на участке фенотипов соответствует фону заселенных моллюсками местообитаний, которые классифицируются как «буковые леса», «прочие лиственные леса», «живые изгороди», «грубые травы», «низкий дерн» [Cain, Sheppard, 1954]. Однако в урбанизированных биотопах, заселенных *C. nemoralis* или *C. hortensis*, на относительно небольшой территории обычно сочетаются разные элементы – деревья и отдельно растущие высокие кустарники, живые изгороди, цветники, газоны, заросли крапивы, сныти или других высоких трав, участки вытоптанной земли и проч. Не исключено, что такая разнородность фона способна в значительной степени нивелировать криптическое значение разных вариантов окраски раковины, лучше проявляющееся в более однородной среде.

В то же время на территориях, в большей или меньшей степени удаленных от естественных ареалов полиморфных по окраске раковины видов наземных улиток, можно ожидать закономерного усиления влияния на их фенетическую структуру климатической селекции [Sverlova, 2004, 2007], что было продемонстрировано нами ранее на примере западноукраинских колоний *C. hortensis* [Gural-Sverlova, Gural, 2018; Sverlova *et al.*, 2006]. В отличие от них, в исследованных колониях *C. nemoralis* не наблюдается такого резкого увеличения частоты встречаемости какого-либо из наиболее светлых фенотипов (Y00000, Y00300, P00000, P00300), совокупная доля которых среди всех собранных в 2019 г. половозрелых улиток и их пустых раковин (Табл. 1) составила 37,6%, в основном за счет улиток с бесполосыми розовыми раковинами. Доминирование или содоминирование фенотипа P00000 было отмечено и в некоторых других интродуцированных колониях *C. nemoralis* в Беларуси [Ostrovskiy, Prokofyeva, 2017] и Европейской части России [Sverlova, 2007; Egorov, 2018; Mukhanov, Lisitsyn, 2018].

Микроклиматическими особенностями наиболее затененных высокими деревьями местообитаний можно объяснить доминирование улиток с пятиполосыми раковинами на участках Богород-

чаны-2 и Львов-1 (Табл. 2). Показательно также преобладание среди них фенотипов со слившимися полосами (Табл. 1), что приводит к образованию более темных раковин, имеющих селективное преимущество в подобных условиях [Sverlova, 2004]. В биотопах со слабо развитой древесно-кустарниковой растительностью (Львов-2, Зубра) доля пятиполосых раковин уменьшается (Табл. 2), среди них значительно реже встречаются фенотипы со слившимися полосами (Табл. 1). Подобные изменения фенетической структуры, в принципе, не противоречат и теории визуальной селекции [Cain, Sheppard, 1954; Clarke, 1962], в отличие от высокой доли розовых раковин на открытом склоне холма на участке Львов-2 (Табл. 2). С точки зрения климатической селекции, бесполосые и однополосые розовые раковины остаются окрашенными светлее желтых с 5 нормально развитыми темными спиральными полосами, особенно при наличии множественных слияний соседних полос – фенотипы (12)3(45), (123)(45), (12345) и проч. Следовательно, они могут оказаться выгоднее в биотопах с более высоким уровнем инсоляции.

Отличия фенетической структуры в интродуцированных колониях *C. nemoralis*, связанные со степенью развития древесно-кустарниковой растительности, были обнаружены и в Беларуси [Kolesnik, Kruglova, 2016]. При этом в лесопарковой зоне г. Минска была зафиксирована высокая доля не только желтых и розовых пятиполосых раковин с разными вариантами слияния полос, но и одновременно коричневых бесполосых раковин – т.е. еще одного варианта темной окраски у *C. nemoralis*, редко встречающегося на западе Украины.

Показательно, что фенетическая структура колоний *C. hortensis* отличается на западе Украины значительным однообразием, что проявляется прежде всего в аномально высокой доле бесполосых раковин [Sverlova, 2001a], полном отсутствии улиток с розовыми раковинами (за исключением небольшой колонии этого вида в Ужгороде), а также в отсутствии желтого пигмента на полосатых раковинах и относительно часто встречающихся улитках с бесполосыми белыми раковинами. В значительной степени это может объясняться тем, что подавляющее большинство исследованных западноукраинских колоний *C. hortensis* могут иметь общее происхождение – от особей, первоначально занесенных в один из питомников, а затем случайно расселенных вместе с декоративными кустарниками, использовавшимися для планового озеленения Львова [Sverlova, 2002a] и других населенных пунктов.

Хотя при более детальном исследовании фенетической структуры в колониях *C. hortensis* на западе Украины удалось выделить зачатки их

генетической дифференциации [Sverlova, 2001b; Sverlova *et al.*, 2006], демонстрирующие значительную временную стабильность [Gural-Sverlova, Gural, 2018], эта дифференциация остается выраженной намного слабее, чем у обнаруженных на той же территории колоний *C. nemoralis*. Как и у *C. hortensis*, выявленные отличия касаются не только количественного соотношения отдельных фенотипов (Табл. 1) или основных групп фенотипов (Табл. 2), но также абсолютных и относительных частот слияния различных пар полос на пятиполосых раковинах (Табл. 3). Это хорошо видно при сравнении колоний *C. nemoralis* в Богородчанах и на участке Львов-2.

Описанные особенности фенетической структуры западноукраинских колоний *C. nemoralis* могут стать основой для ее дальнейшего мониторинга, аналогично модельным колониям родственного вида *C. hortensis* во Львове [Gural-Sverlova, Gural, 2018]. Очевидно, только многолетние наблюдения способны дать более обоснованный ответ на вопрос, какие из выявленных особенностей фенетической структуры могут иметь селективный, а какие – случайный характер, связанный с ограниченным фенетическим разнообразием особей-основателей и последующей изоляцией новообразованных колоний.

Благодарности

Авторы статьи выражают искреннюю признательность Родичу Т.В. (Львовская национальная академия художеств) за информацию о местонахождении одной из колоний *C. nemoralis* на территории г. Львова, а также Егорову Р.В. (г. Лобня) за переданные в ГПМ НАНУ и использованные для сравнения сборы модельного вида из Московской области.

Литература

- Baidashnikov A.A. 1992. Terrestrial molluscs fauna of the Ukrainian Polesie area. Communication 1. Species composition and connection with vegetation. *Vestnik zoologii*, 4: 13–19 [In Russian].
- Balashov I.A., Baidashnikov A.A., Romanov G.A., Gural-Sverlova N.V. 2013. Terrestrial molluscs of Khmelnytsky Region (Podolian Upland, Ukraine). *Zoologicheskij Zhurnal*, 92(2): 154–166 [In Russian].
- Boettger C.R. 1926. Die Verbreitung der Landschneckenart *Cepaea* Held in Deutschland. *Archiv für Molluskenkunde*, 58: 11–24.
- Cain A.J., Sheppard P.M. 1954. Natural selection in *Cepaea*. *Genetics*, 39: 89–116.
- Carter M.A., Jeffery R.C.V., Williamson P. 1979. Food overlap in co-existing populations of the land snail *Cepaea nemoralis* (L.) and *Cepaea hortensis* (Müll.). *Biological Journal of the Linnean Society*, 11(2): 169–176.
- Clarke B.C. 1960. Divergent effects of natural selection on two closely-related polymorphic snails. *Heredity*, 14(3-4): 423–443.

- Clarke B.C. 1962. Natural selection in mixed populations of two polymorphic snails. *Heredity*, 17: 319–345.
- Egorov R. 2018. On the distribution of introduced species of the genus *Cepaea* Held, 1838 (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae) in European Russia. *Nachrichtenblatt der Ersten Vorarlberger Malakologischen Gesellschaft*, 25: 79–102.
- Gural-Sverlova N.V., Gural R.I. 2018. Long-term dynamic of phenetic structure in colonies of the introduced species *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae). *Zoologicheskij zhurnal*, 97(7): 751–761 [In Russian].
- Honěk A. 1995. Distribution and shell colour and banding polymorphism of the *Cepaea* species in Bohemia. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 59: 63–77.
- Jones J.S., Leith B.H., Rawlings P. 1977. Polymorphism in *Cepaea* – a problem with too many solutions? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8: 109–143.
- Kolesnik V.G., Kruglova O.Yu. 2016. Phenotypic variability in the populations of *Cepaea nemoralis* Linnaeus, 1758 (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) from Minsk city and Minsk region. In: *Actual problems of ecology*. Grodno State University, Grodno: 102–103 [In Russian].
- Korábek O., Petrušek A., Neubert E., Juříčková L. 2015. Molecular phylogeny of the genus *Helix* (Pulmonata: Helicidae). *Zoologica Scripta*, 44(3): 263–280.
- 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.
- Neiber M.T., Hausdorf B. 2015. Molecular phylogeny reveals the polyphyly of the snail genus *Cepaea* (Gastropoda: Helicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 93: 143–149.
- Ostrovskiy A.M., Prokofyeva K.V. 2017. The phenotypic structure of introduced populations of *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) in urban environments. In: *Actual problems of modern malacology*. Publishing House Belgorod, Belgorod: 85–89 [In Russian].
- Ozgo 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*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 92 p.
- Schilder F.A., Schilder M. 1955. Zum Problem des Zusammenlebens nahe verwandter Tierarten. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg: Mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe*, 4(5): 941–976.
- Schilder F.A., Schilder M. 1957. *Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Schluß: Die Bänderschnecken Europas*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 93–206 p.
- Sverlova N.V. 2001a. 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. 2001b. Polymorphism of the introduced species *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) in Lvov. 2. Variability of polymorphic structure within the city. *Zoologicheskij Zhurnal*, 80(6): 643–649 [In Russian].
- Sverlova N.V. 2002a. The influence of anthropogenic barriers on phenotypical structure of populations of *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata) under urban conditions. *Vestnik zoologii*, 36(5): 61–64 [In Russian].
- Sverlova N. 2002b. Einschleppung und Polymorphismus der *Cepaea*-Arten am Beispiel von Lwow in der Westukraine (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae). *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, 20: 267–274.
- Sverlova N. 2004. Landschnecken-Farbpolyorphismus aus physikalischen Gründen (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora). *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, 22: 131–145.
- Sverlova N.V. 2007. Peculiarities of polymorphism structure of introduced populations of *Cepaea nemoralis*. In: *Faltsfeinivski chytannia*. PP Vyshemyrskyi, Kherson: 287–292 [In Russian].
- Sverlova N. V., Khlus L. N., Kramarenko S. S. et al. 2006. *Fauna, ecology and intraspecific variability of land molluscs under urban conditions*. State Museum of Natural History, Lviv, 226 p. [In Russian].
- Taylor J.W. 1914. *Monograph of the land & freshwater Mollusca of British Isles. Zonitidae, Endodontidae, Helicidae*. Taylor brothers publishers, Leeds, 522 p.
- UkrBIN. 2017. UkrBIN: Ukrainian Biodiversity Information Network [public project & web application]. Available online at <http://www.ukrbin.com>. [Accessed on 24 July 2017.]
- Urbanski J. 1933. Mięczaki z okolic Rawy Ruskiej i z kilku innych miejscowości na Roztoczu Lwowsko-Tomaszowskim. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej Polskiej Akademii Umiejętności*, 67: 43–98.