

**Авторський переклад статті:**

**Gural-Sverlova N., Gural R. Different introductions and the spread of *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Helicidae) across Ukraine: new data and an impetus for further research // *Folia Malacologica*. – 2025. – Vol. 33, No. 4. – P. 235–257.**

DOI: <https://doi.org/10.12657/folmal.033.026>

**РІЗНІ ІНТРОДУКЦІЇ ТА РОЗСЕЛЕННЯ *CEPAEA HORTENSIS* (GASTROPODA, HELICIDAE) УКРАЇНОЮ: НОВІ ДАНІ ТА ПОШТОВХ ДЛЯ ПОДАЛЬШИХ ДОСЛІДЖЕНЬ**

Н. Гураль-Сверлова, Р. Гураль

РЕЗЮМЕ. У статті проаналізовано результати власних багаторічних досліджень з 1998 до 2025 рр., а також інші доступні дані щодо забарвлення черепашки, губи та тіла у *C. hortensis* з різних регіонів України (загалом більше сотні населених пунктів з 18 адміністративних областей). Кількісні вибірки були зібрані в 55 містах і дрібніших населених пунктах, рідше в їх безпосередніх околицях на заході країни. Складено карту відомих знахідок *C. hortensis* в Україні з урахуванням зареєстрованих варіантів забарвлення, частина з яких може слугувати фенотипічними маркерами різних «хвиль» інтродукції *C. hortensis* до України. Встановлено, що нащадки первинної інтродукції *C. hortensis* на захід України (друга половина ХХ ст.) наразі широко розповсюджені у Львівській області та достовірно зустрічаються в Івано-Франківській, Тернопільській, Волинській областях. Цілком імовірно є їх присутність також в інших адміністративних областях на заході країни. Ознаки пізніших вторинних інтродукцій через садові центри (не раніше самого кінця ХХ або початку ХХІ ст.) почали виявляти в Україні зовсім недавно, з 2015 р. Наразі вони відомі для 9 адміністративних областей на заході (Львівська, Івано-Франківська, Тернопільська, Рівненська, Закарпатська), у центрі (Київська, Житомирська, Кіровоградська) і на сході (Харківська) України. Змішані популяції, утворені нащадками первинної та вторинної інтродукцій, ми знаходили поки що переважно у Львівській області. Обговорюється можливий вплив кліматичної селекції на фенотипічний склад у західноукраїнських популяціях *C. hortensis*, що мають різне походження, та перспективи подальшого дослідження поліморфізму забарвлення цього виду в різних регіонах України.

## ВСТУП

*Cepaea hortensis* (O.F.Müller, 1774) – вид центральноєвропейського походження, нативний також значних територій Північної та Західної Європи (TAYLOR 1914, BOETTGER 1926). Останнім часом інтродуковані популяції *C. hortensis* все частіше реєструють у Східній Європі (EGOROV 2015, KRUGLOVA & KOLESNIK 2017, EGOROV 2018, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a, GURAL-SVERLOVA et al. 2024, iNATURALIST 2025), чому могли сприяти глобальні зміни клімату та діяльність численних садових центрів, які імпортують саджанці садових і декоративних рослин із закордону (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a, GURAL-SVERLOVA et al. 2024). Аналогічна і навіть більш виражена тенденція спостерігається зараз для спорідненого виду *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) (GURAL-SVERLOVA et al. 2021). На заході України відмічені також непоодинокі випадки спільної інтродукції двох видів *Cepaea* разом з декоративними рослинами (GURAL-SVERLOVA et al. 2024).

На захід України *C. hortensis* було вперше успішно інтродуковано, очевидно, у другій половині XX ст. (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a). Деякі раніше згадки цього виду для Хмельницької області (BELKE 1853, NOVYTSKYI 1938, PUT 1954) швидше за все базуються на помилкових визначеннях нативного *Caucasotachea vindobonensis* (C.Pfeiffer, 1828), широко розповсюдженого в Україні. Ніхто зі згаданих авторів не спеціалізувався на вивченні наземних молюсків, тому такі помилки є цілком очікуваними. Зокрема, BELKE (1853) взагалі не згадує *C. vindobonensis*, звичайний у Кам'янці-Подільському та його околицях. До кінця 1990-х рр. *C. hortensis* став типовим представником міської фауни Львова (SVERLOVA 2002a). Розселенню нащадків первинної інтродукції *C. hortensis* як у Львові (SVERLOVA 2002a, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a), так і в низці інших населених пунктів заходу України (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a, 2023) сприяло планове озеленення живими огорожами з декоративних чагарників.

В інших регіонах України перші достовірні знахідки *C. hortensis* були зроблені лише у XXI ст., переважно в останні роки (GURAL-SVERLOVA et al. 2024), чому чимало сприяли бази даних громадянської науки (iNATURALIST 2025, UKRBIN 2025). Нечисленні більш ранні згадки для Центральної України, опубліковані у XX ст., зокрема, для Вінниці (NOVYTSKYI 1938) та Києва (PUT 1954), очевидно, є хибними. Так, різні малакологи не змогли виявити *C. hortensis* у Києві ані наприкінці XX ст. (TAPPERT et al. 2001), ані на початку XXI ст. (BALASHOV 2008). А найбільш раннє достовірне

спостереження *C. hortensis* для цього міста, яке ми змогли знайти у Facebook, датовано 2020 р. Показово, що в списку NOVYTSKYI (1938) є також інші помилкові визначення, наприклад, *Helicella itala* (Linnaeus, 1758) або *Chilostoma cingulatum* (Studer, 1820), які не зустрічаються в Україні.

У Львові поліморфізм забарвлення черепашок у *C. hortensis* періодично досліджували, починаючи з кінця 1990-х рр. (SVERLOVA 2001a, 2002a) і початку 2000-х рр. (SVERLOVA 2005) і дотепер. Це дало можливість, по-перше, на великому кількісному матеріалі проаналізувати просторову (SVERLOVA 2001b, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022b) і часову (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2018, 2022b) мінливість фенотипічного складу та порівняти його з природними популяціями цього виду (SVERLOVA 2002b, 2004). По-друге нами була виділена та описана (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a, 2022a) сукупність ознак забарвлення (фенотипічних маркерів), які дозволяють з великою достовірністю відрізнити популяції, утворені нащадками первинної інтродукції *C. hortensis* на захід України від результатів пізніших незалежних інтродукцій та змішаних популяцій. Детальніше це буде описано у розділі «Матеріал і методи».

Раніше популяції *C. hortensis*, утворені нащадками первинної інтродукції цього виду на захід України, були відомі, окрім Львова, у деяких населених пунктах Львівської області, на біогеостаціонарі Львівського національного університету ім. І.Франка на північному заході Волинської області, в Івано-Франківську (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a) та Тернополі (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023). Однак ми підозрювали, що вони розповсюджені значно ширше, особливо в адміністративних межах Львівської області, де *C. hortensis* зустрічається найчастіше (GURAL-SVERLOVA & GURAL et al. 2024). Тому одним з основних завдань цього дослідження стало уточнення масштабів розповсюдження нащадків первинної інтродукції у Львівській області та за її межами. Враховуючи досить швидке поширення інших форм забарвлення *C. hortensis* із садових центрів (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a, GURAL-SVERLOVA et al. 2024), це потрібно було зробити оперативно, поки змішування нащадків різних інтродукцій не сильно спотворило початкову картину. Наприклад, у Львові форми забарвлення, не типові для первинної інтродукції, все ще трапляються дуже локально (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022b: fig. 3). А враховуючи майже повсюдну присутність *C. hortensis* у цьому місті, вони залишаються буквально «краплею в морі».

Також ми хотіли узагальнити всі доступні та достовірні дані щодо знахідок різних форм забарвлення *C. hortensis* в Україні, щоб створити основу для подальшого моніторингу не просто поступового розселення цього виду Україною (GURAL-SVERLOVA et al. 2024), але також зв'язку цього процесу з різними «хвилями» інтродукції.

## МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ

У роботі використано результати власних багаторічних досліджень на заході України (з 1998 до 2025 рр.), збори інших колекторів, а також додаткові джерела інформації: спостереження в базах даних громадянської науки (INATURALIST 2025, UKRBIN 2025), пости в соціальній мережі Facebook, особисте листування з авторами статті. Ці додаткові джерела враховували лише за таких умов: 1) відоме місце та час спостереження; 2) спостереження підтверджені фотографіями, що дозволяють достовірно визначити вид (*C. hortensis*) та забарвлення черепашки (черепашки та тіла). Отримані таким чином якісні дані для понад сотні населених пунктів з 18 адміністративних областей України узагальнено в Appendix 1.

Appendix 2 показує кількісний склад фенотипів у досліджених нами вибірках: загалом 139 вибірок і понад 10 тис. екземплярів з 55 населених пунктів або їх найближчих околиць і 5 адміністративних областей у західній частині України. Для Львова наведено лише нечисленні вибірки, що містили регіонально рідкісні варіанти забарвлення. Фенотипічний склад численних львівських популяцій *C. hortensis*, утворених нащадками первинної інтродукції, був детально проаналізований у попередніх публікаціях (SVERLOVA, 2001b, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2018, 2021a, 2022b та ін.). До Appendix 2 не було включено вибірки, що містили менше 10 дорослих особин або їх порожніх черепашок. Винятком є лише три менші вибірки, що мали ознаки вторинної інтродукції або суміші інтродукцій.

Близько двох третин зі згаданих вище вибірок було зібрано лише в 2023–2025 рр.; вони не згадуються в попередніх узагальнюючих публікаціях (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a, 2022a, 2022b, GURAL-SVERLOVA et al. 2024). Також саме у цей період часу ми вперше обстежили популяції *C. hortensis* у Тернопільській (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023) та Рівненській (Здолбунів) областях, у Луцьку (адміністративний центр Волинської області), у низці населених пунктів Львівської та Івано-Франківської областей. У малакологічному фонді Державного природознавчого музею у Львові на

даний час зберігається конхологічний матеріал з 62 населених пунктів на заході України, позначено зірочками в Appendix 1.

Зазвичай вибірки збирали на ділянках без істотних антропогенних бар'єрів, що перешкоджають пересування равликів (SVERLOVA 2001b, 2002a, 2005). Їх розмір найчастіше не перевищував діаметра панміктичної одиниці, який для *Seraea* може дорівнювати від 50-60 (LAMOTTE 1951, цитується згідно JONES et al. 1977) до 100 м (SCHNETTER 1950). При невеликій кількості равликів в одну вибірку могли бути об'єднані екземпляри, зібрані на більших територіях, навіть у різних частинах одного населеного пункту. У Appendix 2 такі вибірки позначені як "composite" (збірні). Усі вибірки склалися зі статевозрілих живих особин, рідше також їх порожніх черепашок з добре збереженим забарвленням. Крім того, ми фіксували забарвлення черепашки та тіла в усіх помічених дорослих та молодих особин *C. hortensis* у відвідуваних нами населених пунктах.

У населених пунктах та їх найближчих околицях ми звертали особливу увагу на ті типи озеленення, які відіграли та продовжують відігравати вирішальну роль у первинному заселенні територій *C. hortensis*. Для первинної інтродукції *C. hortensis* на захід України це старі живі огорожі з декоративних чагарників (рис. 1), рідше також з кленів, грабів тощо, котрі у другій половині ХХ ст. часто висаджували вздовж вулиць, біля вокзалів, шкіл, лікарень, адміністративних будівель, а також у парках і скверах (SVERLOVA 2002a, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a). Потрапивши туди разом із саджанцями, далі молюски заселяли інші придатні оселища за рахунок власної локомоторної активності, випадкових чи навмисних переносів людьми, особливо дітьми (SVERLOVA 2002a).

Популяції *C. hortensis* з ознаками вторинної інтродукції (суміші інтродукцій) найчастіше знаходили біля садових центрів, що імпортують частину саджанців, які продають, з інших європейських країн (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a, GURAL-SVERLOVA et al. 2024), а також на ділянках з відносно молодими декоративними насадженнями (рис. 2–4), особливо з популярними зараз туями, ялівцями та іншими хвойними. Ялівці та інші невисокі хвойні рослини, що надходять із заселених цепеями садових центрів, також забезпечують равликам надійне укриття, сприяючи утворенню стійких популяцій на нових ділянках. Наприклад, протягом не менше трьох років ми спостерігали велику кількість дорослих та молодих особин *C. hortensis* навіть у такому обмеженому просторі, як показано на рис. 5.

Фоновий колір черепашки класифікували як білий (A), жовтий (Y), рожевий (P) або коричневий (B). До рожевих, як і у спорідненого виду *C. nemoralis* (GURAL-SVERLOVA et al., 2020: fig. 2B), ми відносили як усі відтінки рожевого (від блідого та сірувато-рожевого до інтенсивно-рожевого), так і оранжеві. Зазвичай при вивченні фенотипічного складу в популяціях обох видів *Cerapea* білі черепашки об'єднують в одну групу з жовтими. На початку наших досліджень ми використовували такий самий підхід, вважаючи всі західноукраїнські популяції *C. hortensis*, відомі нам на той час, мономорфними за жовтим фоновим кольором (SVERLOVA 2001a, 2002b та ін.). Однак білі черепашки, як смугасті, так і без смуг, нерідко зустрічаються в різних частинах сучасного ареалу *C. hortensis* (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a: figs 6–7, iNATURALIST 2025) та в більшості випадків легко відрізняються від жовтих. Багаторічні спостереження за західноукраїнськими популяціями *C. hortensis* дозволили нам зробити висновок про те, що білий фоновий колір у цього виду є такою само спадковою ознакою, як жовтий (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a). Крім того, чіткий поділ білих і жовтих смугастих черепашок має вирішальне значення для вивчення історії інтродукцій *C. hortensis* до України (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a, 2022a).

За межами України, білий фоновий колір у *C. hortensis* зустрічається місцями в багатьох європейських країнах, особливо в Англії та в південній частині Центральної Європи: Чехія, Словаччина, Австрія (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a: fig. 7), а також у Північній Америці. Це було продемонстровано проведеним нами аналізом тисяч фотографій у базі даних громадянської науки iNaturalist. В інтродукованих східноєвропейських популяціях поза Україною (Білорусь, Європейська територія Росії) цей варіант фонового забарвлення також присутній, хоча не завжди (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a). Зокрема, у малакологічному фонді Державного природознавчого музею у Львові зберігаються білі смугасті та білі без смуг черепашки *C. hortensis* з м. Видне [рос. Видное], Московська обл.

Аби визначити фоновий колір у смугастих черепашок, насамперед оглядали верхівку черепашки та зону біля пупка (під нижньою смугою). На цих ділянках фоновий колір зазвичай виражений значно сильніше, особливо на верхівці. У сумнівних випадках (світло-жовті або блідо-рожеві черепашки, пошкоджений періостракум, збори порожніх черепашок або черепашки, які тривалий час зберігалися в музейній колекції) ці ділянки змочували водою, після чого колір ставав помітнішим. У черепашок без смуг у таких випадках змочували всю їх поверхню.

Білими вважали черепашки, які не мали навіть слабого жовтуватого відтінку по всій поверхні, якщо вони не мали смуг, на верхівці і біля пупка (див. вище) у смугастих. У живих равликів, особливо в молоді, білі черепашки часто виглядають білосніжними (рис. 6). Періостракум, потемнілий від зовнішніх впливів або після зберігання в музейній колекції, може дещо спотворювати первинний колір. Але й тоді білі черепашки не набувають виразного жовтуватого відтінку, та їх можна надійно відрізнити від жовтих. Крім того, періостракум рівномірно темніє по всій поверхні черепашки. Тому й фоновий колір у білих смугастих черепашок залишається рівномірним, на відміну жовтих смугастих (див. вище).

Нашадки первинної інтродукції мають не більше трьох варіантів забарвлення черепашки (жовта без смуг, біла без смуг, біла смугаста), а також виключно світле тіло, без вираженої сірої або рудуватої (коричнюватої) пігментації (рис. 6). Такі популяції можна надійно діагностувати за повною відсутністю смугастих черепашок з небілим фоновим кольором у поєднанні зі світлим забарвленням тіла в усіх особин (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a, 2022a). Навпаки, жовті смугасті черепашки звичайні в усьому сучасному ареалі *C. hortensis* (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a, iNATURALIST 2025). Вони часто зустрічаються як у природних, так і в інших інтродукованих популяціях (EGOROV 2015: fig. 3, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a, iNATURALIST 2025), включаючи вторинні інтродукції цього виду на захід України (рис. 7). Те саме можна сказати і про чітко виражену мінливість у забарвленні тіла (рис. 7). Крім жовтих смугастих, у нащадків вторинних інтродукцій можуть бути рожеві (рис. 7, 9), зрідка – коричневі черепашки (рис. 9).

Надалі як «темне тіло» (dark body – DB) ми позначаємо будь-які варіації його забарвлення, які не зустрічаються в нащадків первинної інтродукції. Це може бути темно-сіре (майже чорне) тіло з такою само темною підошвою. Інший поширений варіант – світла підошва, але чітко сірувата спина, часто з добре помітною вузькою світлою смужкою посередині (рис. 7 праворуч).

Нашадки первинної інтродукції мають світлу губу черепашки, типову для *C. hortensis*. Лише іноді можна побачити окремих особин з легкою рожевістю на парієтальній стінці устя та/або на ділянці губи біля стовпчика (columella) (рис. 8). Слідом за SCHILDER & SCHILDER (1957: 163) ми не вважали це проявом темної губи – спадкової ознаки, яка локально зустрічається в природних (SCHILDER & SCHILDER 1957: map 66, OZGO 2010), а також інтродукованих східноєвропейських популяціях *C. hortensis* (EGOROV 2018, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a, 2022a). На заході України

справжня темна губа в *C. hortensis* була вперше зареєстрована лише у 2019 р. Вона пігментована по всій довжині (від рожевого до червонувато-коричневого кольору, іноді може здаватися майже зовсім чорною) і зазвичай присутня в усіх рожевих черепашок у популяції, рідше також у коричневих (рис. 9) або у частини жовтих особин.

Унаслідок вторинних інтродукцій на заході України нещодавно з'явився фенотип 10305 (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023) – смугаста черепашка з відсутністю другої та четвертої смуг (рис. 10). Це ще одна ознака забарвлення, локально розповсюджена у природному ареалі *C. hortensis* (SCHILDER & SCHILDER 1957, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023). SCHILDER & SCHILDER (1953, 1957) навіть віднесли її до запропонованих ними «conspecies» *C. hortensis*, разом з черепашками без смуг, з однією центральною смугою, з п'ятьма дискретними або злитими смугами.

Поява в деяких популяціях *C. hortensis* на заході України черепашок з чіткими гіалозонатними (повністю безбарвними та прозорими) смугами (рис. 11) також, ймовірно, пов'язана з вторинною інтродукцією (інтродукціями). Раніше в популяціях, утворених нащадками первинної інтродукції, ми іноді знаходили поодинокі черепашки з нечіткими смугами, а частіше – з їх слідами (фрагментами), місцями дуже слабо пігментованими, місцями безбарвними та прозорими (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a: fig. 6C). Оскільки це зазвичай проявлялося на жовтих черепашках (а в нащадків первинної інтродукції жовті смугасті черепашки повністю відсутні, див. вище), ми розглядали їх як модифікації (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a). Навпаки, на деяких ділянках з ознаками вторинних інтродукцій (жовті смугасті черепашки, темне тіло), гіалозонатні смуги були не лише дуже чіткими та повністю безбарвними, але й могли бути присутніми в 20–25% смугастих особин.

Залежно від фенотипічного складу *C. hortensis* проаналізовані населені пункти (Appendix 1) були поділені на 5 груп:

PrI – поки що виявлено лише популяції, утворені нащадками первинної інтродукції;

Mix – є достовірні свідчення як первинної, так і однієї або декількох вторинних інтродукцій (зазвичай на тлі широко розповсюджених нащадків первинної інтродукції спостерігаються локальні «вкраплення» інших ознак забарвлення);

SeI – виявлено форми забарвлення, відсутні в нащадків первинної інтродукції; немає чітких свідчень первинної інтродукції (вона відсутня або недостатньо даних);

Ind (indeterminate) – зареєстровано поодинокі фенотипи, які можуть належати як первинній, так і вторинній інтродукції (найчастіше жовта черепашка без смуг і світле тіло);

ВВ – специфічний склад фенотипів, зареєстрований на прилеглих територіях Тернопільської (Бережани та їх найближчі околиці) та Івано-Франківської (Бурштин) областей, детальніше див. у розділах «Результати» та «Дискусія».

Умовні позначення основних ознак забарвлення, згаданих у статті (за абеткою):

A-0 – біла черепашка без смуг;

A-b – біла черепашка зі смугами;

B-0 – коричнева черепашка без смуг (коричневі смугасті черепашки в Україні не виявлені);

DB (dark body – темне тіло) – будь-яке забарвлення, яке помітно відрізняється від світлого тіла в нащадків первинної інтродукції, див. вище;

DL (dark lip) – темна губа, от рожевої до червонувато-коричневої по всій довжині;

P-0 – рожева черепашка без смуг;

P-b – рожева черепашка зі смугами;

Y-0 – жовта черепашка без смуг;

Y-b – жовта черепашка зі смугою.

## РЕЗУЛЬТАТИ

Популяції, утворені нащадками первинної інтродукції *C. hortensis* на захід України, розповсюджені по всій Львівській області (рис. 12). Вони також звичайні в Івано-Франківську, відмічені в деяких інших населених пунктах Івано-Франківської області (Болахів, Гериня, Рогатин). З великою імовірністю, до них належать усі знахідки у Львівській області, усі або більшість знахідок в Івано-Франківській області, позначені на карті як «indeterminate» (рис. 12) через обмеженість даних.

За межами цих двох адміністративних областей такі популяції виявлено в Тернополі (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023) та Волинській області (Луцьк та біогеостаціонар Львівського національного університету ім. І.Франка). В останньому випадку *C. hortensis* могли випадково завезти з університетського ботанічного саду у Львові разом із саджанцями декоративних кущів для озеленення стаціонару. У Луцьку поки що не були виявлені особини *C. hortensis* зі смугастою черепашкою (ефект засновника?). Проте кілька сотень молодих і дорослих равликів звідти, оглянутих нами у 2025 р., були виключно світлотілими. Крім того, місцями був помітний зв'язок між заселеними *C. hortensis* ділянками міста та старими живими огорожами з декоративних кущів, див. розділ «Матеріал і методи». Не виключено, що нащадки первинної інтродукції населяють і Здолбунів (Рівненська область), де зареєстровані світлотілі

особини *C. hortensis* з жовтою черепашкою без смуг (зазвичай) та білою смугастою черепашкою (поодинокий випадок) (iNATURALIST 2025). Однак це треба перевірити на більшому матеріалі. Цілком можлива їх присутність також в інших адміністративних областях на заході країни, наприклад, у Закарпатській, де багато локалітетів позначено поки що як “indeterminate” через поодинокі спостереження (рис. 12).

Поєднання широко розповсюджених нащадків первинної інтродукції з ознаками вторинної інтродукції (інтродукцій), які трапляються локально, вже відзначено для 15 населених пунктів Львівської області (Appendix 1), найчастіше в самому Львові та його найближчих околицях (рис. 12). У таких умовах пізніші вселенці зазвичай потрапляють на ділянки, вже заселені *C. hortensis*, утворюючи змішані популяції. Проте бувають винятки, навіть у Львові, де нащадки первинної інтродукції присутні майже повсюдно. Зазвичай це невеликі, недавно озеленені ділянки біля новобудов (рис. 3). Один з таких випадків був описаний у нашій попередній публікації, присвяченій першій знахідці іншого інтродукованого молюска, *Harmozica ravergiensis* (Férussac, 1835) у Львівській області (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2024). Там нащадки вторинної та первинної інтродукції, зібрані на сусідніх ділянках, виразно відрізнялися не лише забарвленням черепашки та тіла, але й розмірами (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2024: fig. 10). За нашими спостереженнями у Львові та Львівській області, дрібні розміри взагалі характерні для незмішаних молодих популяцій *C. hortensis*, в яких присутні черепашки з темною губою. Якщо такі популяції поєднуються з нащадками первинної інтродукції, то розміри навіть нетипово забарвлених особин (зазвичай рожевих з темною губою) поступово дещо збільшуються. За межами Львівської області, присутність в одному населеному пункті нащадків різночасних інтродукцій поки що відзначена лише для Тернополя (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023) і Болехова, Івано-Франківська область (Appendix 1, 2).

У двох з 15 згаданих вище населених пунктів Львівської області (Городок, Підбірці) варіанти забарвлення черепашки та тіла *C. hortensis*, відсутні в нащадків первинної інтродукції, поки що були виявлені лише біля садових центрів. Загалом з 17 садових центрів Львівської області, оглянутих нами з 2019 до 2025 р., ознаки вторинних інтродукцій *C. hortensis* було виявлено в 7 випадках: Бірки, Городок, Підбірці, біля Давидова і Сокільників, а також біля двох нещодавно закритих садових центрів у Львові (Appendix 2). Вони майже завжди включали мінливість забарвлення тіла, жовті смугасті та рожеві черепашки. Темна губа була зареєстрована в 4-х випадках, коричневі черепашки у двох. Деякі із зібраних екземплярів були показані в

попередніх публікаціях (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a: fig. 3D, 2022a: figs 4–5, 2023: fig. 2C, D). У решті випадків *C. hortensis* не був виявлений (рідше) або був представлений фенотипами, звичайними для заходу України (частіше).

У Львові, що досліджується з кінця 1990-х рр., ми знайшли ознаки вторинних інтродукцій *C. hortensis* поки що лише на 16 ділянках. Перша знахідка датована 2019 р. Деякі із зібраних екземплярів були показані в попередніх публікаціях (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a: figs 3B–D, 5C–D, 2022a: figs 2–3). На 14 ділянках було зібрано вибірки, представлені в Appendix 2. Ще у двох випадках було знайдено поодинокі особини із забарвленням черепашки, не типовим для заходу України (рожева з темною губою або жовта смугаста). А загалом у Львові було оглянуто близько двох сотень ділянок, більшість з яких були заселені лише нащадками первинної інтродукції (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022b: table 2, fig. 3).

У Бережанах (рис. 13–14) та їх найближчих околицях (селах Посухів і Рай, включаючи Раївський дендропарк) у Тернопільській області було виявлено популяції *C. hortensis*, досить подібні на первинну інтродукцію. Їх фенотипічний склад можна коротко описати наступним чином:

- 1) все особини світлотілі (рис. 15–17, 19);
- 2) є лише три основні варіанти забарвлення черепашок (рис. 19);
- 3) усі смугасті черепашки лише одного фонового кольору, але не білі, як у нащадків первинної інтродукції (рис. 6), а світло-жовті (рис. 15–19).

Жовта пігментація у смугастих черепашок може бути настільки слабкою, що ледь помітна на верхівці та біля пупка, особливо ближче до устя. Залежно від освітлення та ракурсу, такі черепашки можуть здаватися зовсім білими, особливо на фотографіях.

Подібні вибірки було зібрано на трьох ділянках у центрі Бурштину, Івано-Франківська область. Територіально обидва локалітети (Бурштин і Бережани з прилеглими селами) розташовані не дуже далеко один від одного (показано чорними колами на рис. 12). У Бережанах кількісні збори (Appendix 2) було зроблено також у центральній частині населеного пункту, переважно на ділянках з низько підстриженими живими огорожами із самшиту (рис. 13–14). При якісному огляді особини *C. hortensis* з таким забарвленням були виявлені також на інших ділянках Бережан – зокрема там, де не було молодих декоративних насаджень, характерних для вторинних інтродукцій. Загалом, у Бережанах та їх околицях *C. hortensis* з таким забарвленням було знайдено в парках і скверах, уздовж вулиць, на присадибних ділянках, на цвинтарі в селі Посухів.

На відміну від заходу України, даних про фенотипічний склад *C. hortensis* (Appendix 1), як і самих знахідок цього виду в інших частинах країни (Fig. 12) поки що мало. Більшість даних взято з аматорських спостережень, розміщених у базах даних громадянської науки (iNATURALIST 2025, UKRBIN 2025). У низці випадків (Запоріжжя, Одеса, Черкаси, Сімферополь) йдеться поки що про фотографії поодиноких особин з жовтою черепашкою без смуг – забарвленням, звичайним для *C. hortensis* і присутнім у більшості західноукраїнських популяцій незалежно від їх походження (Appendix 2). У чотирьох областях (Житомирської, Київської, Кіровоградської та Харківської – рис. 12) зареєстровано окремі варіанти забарвлення, що вказують на вторинні інтродукції: жовта смугаста та/або рожева черепашка без смуг, іноді також темне тіло (табл. 1).

Загалом ознаки забарвлення, відсутні в нащадків первинної інтродукції, вже зареєстровано в 9 адміністративних областях України (табл. 1). Найбільше фенотипічне різноманіття *C. hortensis* відоме зараз для Львівської області. Тільки тут були знайдені коричневі черепашки та черепашки з темною губою. Натомість у Львівській області поки що дуже рідко зустрічаються рожеві черепашки з білою губою (Табл. 2) – поєднання ознак, звичайне для *C. hortensis* загалом і вже зареєстроване в 5 інших адміністративних областях України: Харківській, Кіровоградській, Київській, Тернопільській та Закарпатській (табл. 1). На більшості ділянок Львова і Львівської області, де ми знаходили рожеві черепашки в *C. hortensis*, усі вони були темногубі (табл. 2). Фенотип 10305 поки що був виявлений лише в Тернополі та біля садового центру в Городку. В обох випадках такі черепашки мали жовте фонове забарвлення і білу (Тернопіль) або темну (Городок) губу (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023: fig. 2). Черепашки зі справжніми гіалозонатними смугами (див. Матеріал і методи) у поєднанні з жовтим або білим фоновим кольором були виявлені на окремих ділянках у Львові та Львівській області (Глиняни, Підбірці, Солонка, Зимна Вода). На одній ділянці в Солонці всі смугасті черепашки мали жовтий фоновий колір, а близько 19% мали гіалозонатні смуги. На одній ділянці у Глинянах у половини всіх зібраних білих смугастих особин були гіалозонатні смуги, тоді як усі жовті смугасті черепашки мали нормально пігментовані смуги.

Проаналізовано мінливість фенотипічного складу у трьох групах вибірок, що відрізняються фоновим кольором смугастих черепашок: лише білі, білі та інші, лише не білі (табл. 3). Усі вибірки зібрані на заході України, де перелічені групи найчастіше відповідають первинній інтродукції, суміші інтродукцій та вторинним інтродукціям. Частка смугастих черепашок суттєво варіювала в усіх групах, проте її середнє значення

завжди було низьким: від 22% для первинної інтродукції до 29% для змішаних популяцій. Переважаючим фенотипом зазвичай була жовта черепашка без смуг, що було особливо сильно виражено в нащадків первинної інтродукції (табл. 4). У середньому кожна п'ята особина у другій групі та кожна третя особина у третій групі мала забарвлення черепашки, відсутнє в нащадків первинної інтродукції (табл. 3).

## ДИСКУСІЯ

Завдяки щасливому збігу обставин на заході України склалася унікальна ситуація, яка дозволяє відслідковувати взаємодію різночасних інтродукцій *C. hortensis* – первинної (не пізніше другої половини XX ст.) і вторинних (не раніше кінця XX або початку XXI ст.). Як показали наші дослідження у Львівській області, останні пов'язані з діяльністю садових центрів (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a, GURAL-SVERLOVA et al. 2024), багато з яких було утворено не раніше початку XXI ст. Після закінчення глибокої економічної кризи 1990-х рр., що супроводжувала розпад колишнього Радянського Союзу, рівень життя населення почав поступово підвищуватися. Збільшився попит на декоративні рослини, які почали активно імпортувати з інших країн Європи, особливо з Польщі. Разом з рослинами в садові центри та на оточуючі їх території стали проникати равлики роду *Ceræa*.

Подібна ситуація мала місце, очевидно, не лише в інших регіонах України, але також у Європейській частині Росії та Білорусі. Це призвело до майже лавиноподібного збільшення кількості нових знахідок *Ceræa*, особливо *C. nemoralis* у Східній Європі останнім часом (EGOROV 2018, BALASHOV & MARKOVA 2021, GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021, GURAL-SVERLOVA et al. 2021, GURAL-SVERLOVA & KRUGLOVA 2022, iNATURALIST 2025). *C. hortensis* також дедалі більше розселяється у Східній Європі (iNATURALIST 2025). Проте цей процес йде повільніше, а відомих і тим більше описаних інтродукованих популяцій цього виду тут помітно менше (EGOROV 2015, KRUGLOVA & KOLESNIK 2017, EGOROV 2018, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a). Винятком є лише захід України (особливо Львів, див. Вступ), де широко розповсюджені нащадки більш ранньої (первинної) інтродукції *C. hortensis*. Тому лише на заході України *C. hortensis* є зараз більш поширеним видом, ніж *C. nemoralis* (GURAL-SVERLOVA et al. 2024).

Популяції, утворені нащадками первинної інтродукції *C. hortensis* на захід України, легко впізнати не стільки через обмеженість фенотипічного різноманіття як такого. Подібне обмеження можна спостерігати і в природному ареалі *Ceræa*, наприклад, в ізольованих острівних місцях проживання (SCHILDER & SCHILDER 1953, SVERLOVA 2004).

Воно тим більше є цілком очікуваним для інтродукованих популяцій, які часто утворюються обмеженою кількістю особин з обмеженим генетичним і фенотипічним складом. Набагато більш показовим для первинної інтродукції *C. hortensis* на захід України є відсутність ознак, звичайних для цього виду загалом (жовта смугаста черепашка, чітко виражена сірувата пігментація тіла) при збереженні в більшості популяцій білих смугастих черепашок. Такий специфічний фенотипічний склад міг утворитися внаслідок випадкових популяційно-генетичних процесів: ефект засновника чи дрейф генів на початкових стадіях інтродукції.

Вторинні інтродукції не лише компенсують сильну фенотипічну обмеженість первинної. Вони зумовили появу на заході України рідкісніших ознак, наприклад, рожевого (CAMERON 2013: table 3) і особливо коричневого (CAMERON 2013: table 4) фонових кольорів. Це стосується і ознак, які локально зустрічаються навіть у природному ареалі *C. hortensis*: темної губи (SCHILDER & SCHILDER 1957: map 66, OŽGO 2010), фенотипу 10305 (SCHILDER & SCHILDER 1957: map 62, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023). Особливо цікавим є досить швидке розселення у Львові та Львівській області равликів з темною губою черепашки, яке відбувається як мінімум з чотирьох садових центрів: у Підбірцях (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a), Городку (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023), Бірках і між Сокільниками та Львовом (дані 2024 р., див. Appendix 2). Садові центри Львівської області радше конкурують, ніж співпрацюють один з одним. Можна припустити, що різні садові центри можуть мати спільні джерела постачання закордоном, наприклад, у сусідній Польщі, де локально зустрічається згадана ознака (OŽGO 2010).

Ознаки забарвлення, відсутні в нащадків первинної інтродукції, зазвичай зустрічаються на заході України на обмежених ділянках, які рідко перевищують розмір панміктичної одиниці. Нерідко простежується їх чіткий зв'язок з молодими декоративними насадженнями, особливо хвойними. Це не залежить від географічного розташування місцезнаходжень, фенотипічного складу популяцій, наявності або відсутності на прилеглих територіях нащадків первинної інтродукції. Усе це підтверджує припущення, що вторинні інтродукції *C. hortensis* почали відбуватися нещодавно. При цьому навіть на відносно невеликій території (Львів та його найближчі околиці) зараз можна побачити нащадків різних вторинних інтродукцій, які явно незалежні одна від одної та відбулися через різні садові центри. Недаремно в одних популяціях усі рожеві черепашки мають темну, в інших – світлу губу. Те саме стосується рідкісних коричневих черепашок (табл. 2). У садових центрах, які мають

різних закордонних постачальників, може також відбуватися змішування кількох вторинних інтродукцій, що мають різне походження (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a).

У Бережанах та їх найближчих околицях у Тернопільській області нам вдалося виявити сукупність форм забарвлення *C. hortensis*, відмінну від первинної інтродукції, але водночас розповсюджену на значно більшій території та у ширшому діапазоні оселищ, ніж це властиве нащадкам більшості вторинних інтродукцій. Не виключено, що *C. hortensis* проник на досліджену територію раніше, ніж почалося активне розселення цього виду через садові центри, див. вище. На жаль, встановити навіть приблизний час цього проникнення неможливо. Немає жодної публікації про наземних молосків цієї території. Навіть у малакологічній колекції Державного природознавчого музею у Львові, де зберігаються численні збори із заходу України від другої половини XIX ст. до наших днів, до 2024 р. Бережани були представлені лише мушлями Unionidae (BAKOWSKI 1891, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2012). Надалі бажано провести детальніше обстеження як різних населених пунктів біля Бережан, так і на прилеглих територіях Івано-Франківської області, де вже були відзначені подібні популяції *C. hortensis* (Бурштин).

Наші дослідження підтвердили, що нащадки первинної інтродукції є звичайними у Львівській області, а також розширили уявлення про їх сучасне розповсюдження в інших адміністративних областях на заході України. Однак точні межі заселеної ними території ще потребують подальшого уточнення. Окрім Львівської, Івано-Франківської, Тернопільської та Волинської областей популяції, утворені потоками первинної інтродукції, можуть зустрічатися в Рівненській, Закарпатській, Хмельницькій областях. Проте вже зараз можна з упевненістю сказати, що навіть на заході України є багато населених пунктів, ще не заселених *C. hortensis*, або таких, що тільки почали заселятися цим видом завдяки вторинним інтродукціям. Останні в майбутньому можуть дати цінну інформацію для порівняння з територіями, де вторинні інтродукції поєднуються з широко розповсюдженими нащадками первинної інтродукції (передусім Львівська область).

В інших регіонах України ймовірність виявлення нащадків первинної інтродукції низька, однак навіть тут її, мабуть, не можна прирівнювати до нуля. Наприклад, є садові центри, які працюють онлайн та розсилають саджанці поштою по всій Україні. Розселенню таких красивих і досить великих равликів, як *Seraea*, можуть сприяти також тераріумісти. А донедавна дістати *C. hortensis* для розведення вони могли лише

закордоном (складніше) чи на заході країни. Поки що можна з упевненістю сказати, що заселення центральної, східної та особливо південної України *C. hortensis* почалося порівняно недавно (GURAL-SVERLOVA et al. 2024), і вирішальну (якщо не єдину) роль у цьому процесі відіграють вторинні інтродукції. Недаремно відома вже ціла низка спостережень *C. hortensis* із забарвленням, відмінним від первинної інтродукції, з центральної та східної України. Надалі особливий інтерес можуть мати дослідження фенотипічної мінливості цього виду в Києві та його безпосередніх околицях, Житомирі, Кропивницькому та Харкові.

Від самого початку досліджень фенетичної структури *C. hortensis* у Львові (SVERLOVA 2001a, 2001b, 2002a, 2002b), а потім також у інших населених пунктах заходу України (див. огляд у GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a: table 1) ми відзначали дуже високу частку черепашок без смуг у більшості досліджених популяцій. У Львові наприкінці 1990-х років вона становила в середньому близько 80% (SVERLOVA 2001a, 2001b, 2002b, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022b). І це незважаючи на те, що багато досліджених ділянок являли собою фрагменти живих огорож, часто додатково затінені деревами та багатоповерховими будинками. В одному з парків Львова, детально дослідженому наприкінці 1990-х і на початку 2000-х рр., навіть на затінених лісоподібних ділянках середня частота черепашок без смуг майже досягала 70%, збільшуючись до 85% як на відкритих ділянках з високими трав'янистими рослинами, так і серед декоративних кущів (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a: table 2). Частка смугастих черепашок у місті досі залишається низькою, а на деяких з досліджених ділянок навіть статистично достовірно знизилася (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2018).

У популяціях, які утворені нащадками первинної інтродукції та живуть за межами Львова, спостерігається та сама закономірність (перша група у табл. 3 і 4). У двох з них, що мали незвичайно високу частку смугастих черепашок (ефект засновника?), їх частота була вищою серед зібраних порожніх черепашок, а не живих равликів (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022b: table 6). Це можна інтерпретувати наступним чином: 1) особини зі смугастою черепашкою схильні до більшої смертності; 2) це може викликати поступове зниження частки смугастих черепашок, адже зібрані порожні черепашки належали дорослим равликам більш ранньої генерації.

Аномально висока частка черепашок без смуг у західноукраїнських популяціях *C. hortensis* стає особливо помітною в порівнянні з узагальненими даними для ареалу в цілому (SCHILDER & SCHILDER 1957: table 13) або різних частин цього ареалу окремо (CAMERON 2013: table 6). Відповідно до узагальнюючої таблиці перших авторів, можна

дійти висновку, що черепашки без смуг зустрічаються у природному ареалі *C. hortensis*, загалом, не частіше смугастих (SVERLOVA 2002b). Згідно CAMERON (2013: table 6), середні частоти черепашок без смуг у львівських (див. вище) та інших західноукраїнських популяціях *C. hortensis* (табл. 3) перевершують аналогічні показники в будь-якій частині природного ареалу цього виду. Це особливо добре помітно при порівнянні із середніми значеннями, вказаними для аналогічного діапазону географічної широти (усі досліджені ділянки на заході України розташовані між 48 і 52° пн. ш.): від 31 до 68% на заході, від 41 до 58% у центрі та від 28 до 54% на сході.

Найбільш імовірною причиною таких високих частот черепашок без смуг на заході України ми вважаємо сильну кліматичну селекцію за межами природного ареалу (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a). Переваги, які можуть отримувати особини *Cerapae* зі світлішими черепашками в умовах більш континентального клімату, детально обговорювалися нами раніше (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021b: 375). Іншим можливим поясненням могло би бути загальне походження більшості західноукраїнських популяцій *C. hortensis* у поєднанні з випадковими популяційно-генетичними факторами, насамперед з ефектом засновника. Проте зараз ми можемо стверджувати, що висока частка черепашок без смуг (табл. 3) у більшості західноукраїнських вибірок цього виду (табл. 4) не пов'язана з їх загальним фенотипічним складом (табл. 3) та, відповідно, можливим походженням (первинна інтродукція, змішані популяції, вторинні інтродукції).

Останнім часом було опубліковано низку статей, які аналізують можливий зв'язок між рівнем фенотипічної мінливості в інтродукованих та/або міських популяціях *Cerapae* і часом колонізації ними відповідних територій (CAMERON et al. 2009, 2014, CAMERON & VON PROSCHWITZ 2020, GNEOCA et al. 2019). Було висловлено припущення, що високий рівень мінливості, який оцінюється коефіцієнтом інбридингу  $F_{st}$ , є характерним для нещодавно заселених територій, незалежно від того, чи знаходяться в межах природних ареалів видів або поза їх межами (CAMERON et al. 2009). Однак на значення  $F_{st}$  можуть впливати також деякі інші фактори (CAMERON & VON PROSCHWITZ 2020, GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021). Так, низькі значення  $F_{st}$  навіть на нещодавно колонізованих територіях за межами природного ареалу можуть бути пов'язані або зі спільним походженням, або з «a relatively uniform and rigorous selection regime (відносно одноманітним і строгим режимом відбору)» (CAMERON & VON PROSCHWITZ 2020). І перше, і друге, очевидно, є справедливим для популяцій, утворених нащадками первинної інтродукції *C. hortensis* на захід України. Недаремно у Львові розраховані

значення Fst для черепашок без смуг і жовтих черепашок виявилися не просто низькими, але цілком порівнянними з давно існуючими популяціями в Англії (табл. 5), яка є частиною природного ареалу *C. hortensis*. Якщо залучити до розрахунків більшу кількість вибірок, зібраних на значно більших територіях (кілька адміністративних областей на заході України), ці значення збільшуються 2–3 рази навіть для первинної інтродукції. Проте навіть у другій і третій групах вибірок (табл. 3), де присутній вплив вторинних інтродукцій різного походження, Fst для черепашок без смуг значно нижче, ніж у Sibiu або Sheffield (табл. 5).

У майбутньому бажано провести аналогічні дослідження *C. hortensis* в інших регіонах України, колонізація яких цим видом почалася нещодавно за рахунок вторинних інтродукцій та відбувається, швидше за все, незалежно від західної частини країни, див. вище. Найбільш перспективними територіями для цього зараз видаються Житомир і Київ у центральній Україні та Харків у східній Україні. Якщо і там частоти черепашок без смуг виявляться високими, а їх просторова мінливість, яка характеризується Fst, відносно невеликою, це буде ще одним аргументом на користь сильної кліматичної селекції. Такі дослідження особливо цікаві ще й тому, що континентальність клімату в Україні зростає в напрямку із заходу на схід. На заході країни більше уваги варто було б приділити Закарпатській області, де вже є багато достовірних знахідок *C. hortensis*, але дуже мізерні дані про фенотипічний склад популяцій. Це може виявитися цікавим і з точки зору можливої кліматичної селекції, оскільки *C. hortensis* зустрічається як на Закарпатській низовині з теплим і м'яким кліматом, так і в гірській місцевості.

## ПОДЯКИ

Ми вдячні всім особам, які допомагали нам отримувати матеріал та інформацію з різних областей України: В'ячеславу Сверлову (Львів, померло), Софії Савчук (керівнику секції ботаніки та зоології Малої академії наук Івано-Франківської міської ради), Ользі Сірій (Посухів, Тернопільська обл.), Андрію Чурілову (Національний університет біоресурсів і природокористування України, Київ), Анастасії Суммовській (Київ), Сергію Писареву (Харківський національний університет ім. В.М.Каразіна), Олександрі Головачову (Львівський національний університет ім. І.Франка), Геннадію Романову (Хмельницький), Любові Безуглій (Тернопіль), Оресту Лижечці (Чортків, Тернопільська обл.), Катерині Рибці (Інститут екології Карпат, Львів), Ірині Коноваловій (Державний природознавчий музей, Львів), Василю Глебі (Королево,

Закарпатська обл.), Максиму Рудику (НПП «Цуманська Пуща», Волинська обл.), Тіні Ільчишиній (Луцьк), Олені Пановій (Дрезден), Діані Орел (Київ), а також колективу Geoattractions (геологічний факультет Львівського національного університету ім. І.Франка) та персонально Альбертіні Бучинській. Тарас Родич зі Львівської національної академії мистецтв допоміг нам знайти кілька ділянок у Львові, де трапляються регіонально рідкісні варіанти забарвлення черепашок у *C. hortensis*. Ми також дякуємо всім спостерігачам, які розміщували свої фотографії *C. hortensis* у двох базах даних громадянської науки (iNaturalist, UkrBIN) або в соціальній мережі Facebook.

#### ЛІТЕРАТУРА

- BELKE G. 1853. Quelques mots sur le climat et la faune de Kamienietz-Podolski. Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou 26: 410–437.
- BAKOWSKI J. 1891. Mięczaki (Mollusca). Wydawnictwo Muzeum im. Dzieduszyckich, Lwów.
- BALASHOV I. A. 2008. Terrestrial mollusks-invaders of Kyiv. Zoological courier 2: 6–7. [In Russian]
- BALASHOV I., MARKOVA A. 2021. The first records of an invasive land snail *Cepaea nemoralis* (Stylommatophora: Helicidae) in Central and Southern Ukraine. Ruthenica 31: 121–125.  
[https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31\(3\).2](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31(3).2)
- BOETTGER C. R. 1926. Die Verbreitung der Landschneckengattung *Cepaea* Held in Deutschland. Archiv für Molluskenkunde 58: 11–24.
- CAMERON R. A. D. 2013. The poor relation? Polymorphism in *Cepaea hortensis* (O. F. Müller) and the Evolution Megalab. Journal of Molluscan Studies 79: 112–117.  
<https://doi.org/10.1093/mollus/eyt001>
- CAMERON R. A. D., COX R. J., VON PROSCHWITZ T., HORSÁK M. 2014. *Cepaea nemoralis* (L.) in Göteborg, S.W. Sweden: variation in a recent urban invader. Folia Malacologica 22: 169–182.  
<https://doi.org/10.12657/folmal.022.016>
- CAMERON R. A. D., POKRYSZKO B. M., HORSÁK M. 2009. Contrasting patterns of variation in urban populations of *Cepaea* (Gastropoda: Pulmonata): a tale of two cities. Biological Journal of the Linnean Society 97: 27–39.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01187.x>

- CAMERON R. A. D., VON PROSCHWITZ T. 2020. *Cepaea nemoralis* (L.) on Öland, Sweden; recent invasion and unexpected variation. *Folia Malacologica* 28: 303–310.  
<https://doi.org/10.12657/folmal.028.026>
- EGOROV R. 2015. The first record of introduced snail *Cepaea hortensis* (Müller, 1774) (Stylommatophora: Helicidae) in the central part of European Russia. *Ruthenica* 25: 93–97.
- EGOROV R. 2018. On the distribution of introduced species of the genus *Cepaea* Held, 1838 (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae) in European Russia. *Nachrichtenblatt der Ersten Vorarlberger Malakologischen Gesellschaft* 25: 79–102.
- GHEOCA V., BENEDEK A. M., CAMERON R. A. D., STROIA R. C. 2019. A century after introduction: variability in *Cepaea hortensis* (Müller, 1774) in Sibiu, central Romania. *Journal of Molluscan Studies* 85: 197–203.  
<https://doi.org/10.1093/mollus/eyy064>
- GURAL-SVERLOVA N. V., EGOROV R. V. 2021. Shell colour and banding polymorphism in *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) from the Moscow region. *Ruthenica* 31: 27–38.  
[https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31\(1\).4](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31(1).4)
- GURAL-SVERLOVA N., EGOROV R., KRUGLOVA O., KOVALEVICH N., GURAL R. 2021. Introduced land snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda: Helicidae) in Eastern Europe: spreading history and the shell colouration variability. *Malacologica Bohemoslovaca* 20: 75–91.  
<https://doi.org/10.5817/MaB2021-20-75>
- GURAL-SVERLOVA N. V., GURAL R. I. 2012. Scientific collections of the State Museum of Natural History of the National Academy of Sciences of Ukraine. Issue 4. Malacological collection. State Museum of Natural History, Lviv. [in Ukrainian]
- 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: 751–761. [in Russian]  
<https://doi.org/10.1134/S0044513418070097>
- GURAL-SVERLOVA N. V., GURAL R. I., SAVCHUK S. P. 2020. New records of *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) and phenotypic composition of its colonies in Western Ukraine. *Ruthenica* 30: 75–86. [in Russian]  
[https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.30\(2\).1](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.30(2).1)

- GURAL-SVERLOVA N. V., GURAL R. I. 2021a. Shell banding and colour polymorphism of introduced snail *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) from some parts of Eastern Europe. *Ruthenica* 31: 59–76.  
[https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31\(2\).2](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31(2).2)
- GURAL-SVERLOVA N. V., GURAL R. I. 2021b. Polymorphism of the introduced snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae) from two distant parts of Eastern Europe: accidental similarity or regularity? *Zoodiversity* 55: 369–380.  
<https://doi.org/10.15407/zoo2021.05.369>
- GURAL-SVERLOVA N., GURAL R. 2022a. Shell colouration and different introductions of the land snail *Cepaea hortensis* (Gastropoda: Helicidae) into Western Ukraine. *Folia Malacologica*: 30: 221–233.  
<https://doi.org/10.12657/folmal.030.025>
- GURAL-SVERLOVA N. V., GURAL R. I. 2022b. Variability of the phenotypic composition of *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Helicidae) in Western Ukraine: in space and time. *Zoodiversity* 56: 243–256.  
<https://doi.org/10.15407/zoo2022.03.243>
- GURAL-SVERLOVA N. V., GURAL R. I. 2023. Two introduced *Cepaea* species (Gastropoda, Helicidae) in Ternopil, Western Ukraine, and specifics of their phenotypic composition. *Zoodiversity* 57: 507–520.  
<https://doi.org/10.15407/zoo2023.06.507>
- GURAL-SVERLOVA N., GURAL R. 2024. *Harmozica ravergiensis* (Gastropoda, Hygromiidae) in Western Ukraine as part of anthropogenic expansion of its range. *Folia Malacologica* 32: 87–104.  
<https://doi.org/10.12657/folmal.032.012>
- GURAL-SVERLOVA N., KRUGLOVA O. 2022. Comparative analysis of phenotypic variability of introduced land snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda: Helicidae) in two large Eastern European cities. *Malacologica Bohemoslovaca* 21: 30–48.  
<https://doi.org/10.5817/MaB2022-21-30>
- GURAL-SVERLOVA N. V., RODYCH T. V., GURAL R. I. 2024. Comparison of the spreading history of two introduced *Cepaea* species (Gastropoda, Helicidae) in Ukraine with remarks on their phenotypic variability. *Zoodiversity* 58: 39–58.  
<https://doi.org/10.15407/zoo2024.01.039>

- iNATURALIST 2025. iNaturalist: A Community for Naturalist. Available online at <https://www.inaturalist.org> (accessed 20 September 2025).
- JONES J. S., LEITH B. H., RAWLINGS P. 1977. Polymorphism in *Cepaea* – a problem with too many solution? Annual Review of Ecology and Systematics 8: 109–143.
- KRUGLOVA O. Yu., KOLESNIK V. G. 2017. Phenetic structure of populations of *Cepaea hortensis* (O. F. Müller, 1774) (Gastropoda, Pulmonata) in the conditions of Minsk City and Minsk region. In: Actual issues of modern malacology. Publishing House Belgorod, Belgorod: 66–70. [In Russian]
- LAMOTTE M. 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.). Bulletin biologique de la France et de la Belgique. Suppl. 35: 1–239.
- NOVYTSKYI O. Yu. 1938. Molluscs of Vinnytsia and Kamianets-Podilskyi regions. Zbirnyk prats Zoolohichnoho muzeiu 21–22: 139–152. [in Ukrainian]
- OŽGO M. 2010. Populations of *Cepaea hortensis* (O.F.Müller, 1774), polymorphic for the colour of shell lip in north-western Poland and north-central Gernany. Folia Malacologica 18: 93–97.  
<https://doi.org/10.2478/v10125-010-0011-2>
- PUT A. L. 1954. Comparative collection of recent molluscs of the Paleozoology Department of the Institute of Zoology of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR. Zbirnyk prats Zoolohichnoho muzeiu 26: 97–118. [In Ukrainian]
- SCHILDER F. A., SCHILDER M. 1957. Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. Schluß: Die Bänderschnecken Europas. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- SCHNETTER M. 1950. Veränderungen der genetischen Konstitution in natürlichen Populationen der polymorphen Bänderschnecken. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 13: 192–206.
- SVERLOVA N. V. 2001a. Polymorphism of the introduced species *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) in Lvov. 1. General regularities of polymorphism. Zoologicheskij Zhurnal 80: 643–649. [in Russian]
- SVERLOVA N. V. 2001b. Polymorphism of the introduced species *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) in Lvov. 2. Variability of polymorphic structure in the species within the city. Zoologicheskij Zhurnal 80: 520–524. [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: 61–64. [in Russian]

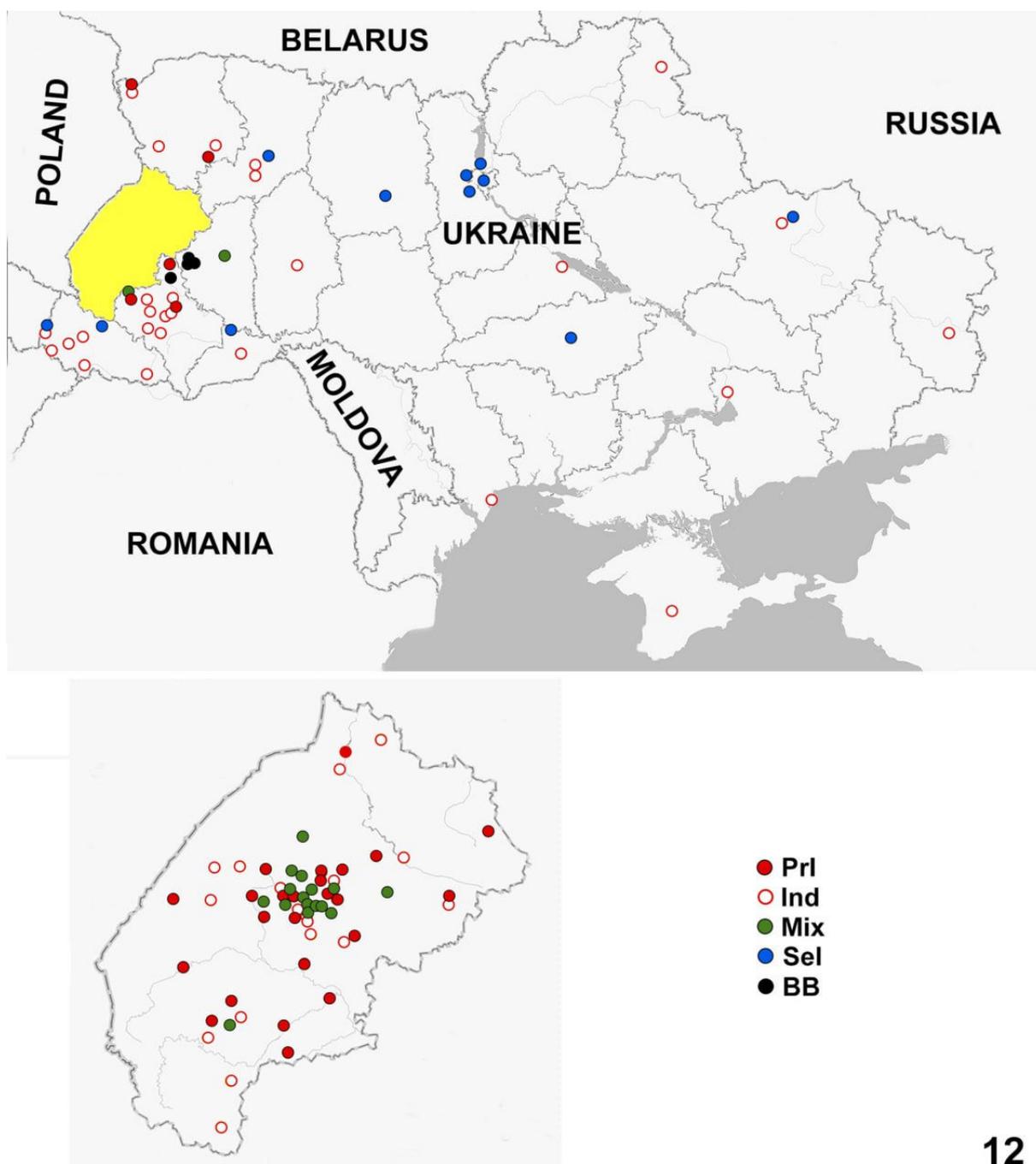
- SVERLOVA N. 2002b. Einschleppung und Polymorphismus der *Cepaea*-Arten am Beispiel von Lwow in der Westukraine (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae). *Malakologische Abhandlungen des Staatlichen Museums für Tierkunde Dresden* 20: 267–274.
- SVERLOVA N. 2004. Zur Auswertung der Diversität und Struktur des Polymorphismus bei den Bänderschnecken *Cepaea hortensis* (Müller 1774) und *C. nemoralis* (Linné 1758) am Beispiel isolierter Populationen. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Zoologische Reihe* 80: 159–179.
- SVERLOVA N. V. 2005. Variability of the polymorph structure of the urban colonies of the introduced species *Cepaea hortensis* (Gastropoda, Pulmonata). *Vestnik zoologii* 39: 29–34. [in Russian]
- TAPPERT A., KORNIUSHIN A., BAIKASHNIKOV A. A. 2001. Zur Molluskenfauna von Kiew, Lwiw und dem Norden der Ukraine. *Schriften zur Malakozoologie* aus dem Haus der Natur – Cismar, 17, 9–28.
- TAYLOR J. W. 1914. *Monograph of the land & freshwater Mollusca of British Isles. Zonitidae, Endodontidae. Helicidae.* Taylor brothers publishers, Leeds.
- UKRBIN 2025. UkrBIN: Ukrainian Biodiversity Information Network [public project & web application]. Available online at <https://www.ukrbin.com> (accessed 20 September 2025)



Рис. 1–5. Приклади міського озеленення, яке сприяє розселенню *C. hortensis* (2 – Тернопіль, 4 – Заліщики, Тернопільська обл., решта у Львові): 1 – фрагмент старої живої огорожі з декоративних кущів, населеної нащадками первинної інтродукції; 2–4 – молодші насадження, де було виявлено вторинні інтродукції; 5 – приклад тимчасового виживання на обмеженій території.



Рис. 6–11. Нащадки первинної інтродукції (6, 8) та пізніших незалежних інтродукцій (решта) *C. hortensis* до України: 6, 9 – Львів; 7, 10 – Тернопіль; 8 – Дубляни, Львівська обл.; 11 – Солонка, Львівська обл. Детальніше див. у розділі «Матеріал і методи».



12

Рис. 12. Проаналізовані знахідки *C. hortensis* в Україні (угорі) та її Львівській області (внизу), позначені відповідно до виявлених варіантів забарвлення. Умовні позначення див. у розділі «Матеріал і методи». Карта складена на підставі даних, узагальнених у Appendix 1.



Рис. 13–19. *C. hortensis* з Бережан, Тернопільська обл.: 13, 14 – місця зборів; 15–17 – смугасті равлики різного віку в оселищах; 18 – дорослі смугасті особини в лабораторії; 19 – три варіанти фарбування черепашки.

Табл. 1. Знахідки ознак забарвлення, відсутніх у нащадків первинної інтродукції *C. hortensis* до України (детальніше див. Appendix 1)

Адміністративні області	Вперше зареєстровані	Y-b	P-0	P-b	B-0	DL	DB
Івано-Франківська	2025	+	–	–	–	–	–
Житомирська	2018	+	–	–	–	–	+
Закарпатська	2015	?	+	?	–	–	+
Київська	2020	+	+	–	–	–	+
Кіровоградська	2023	–	+	–	–	–	–
Львівська	2019	+	+	+	+	+	+
Рівненська	2022	+	–	–	–	–	–
Тернопільська	2021	+	+	–	–	–	+
Харківська	2021	+	+	–	–	–	–

Табл. 2. Комбінації забарвлення черепашки та її губи на 34 ділянках з ознаками вторинних інтродукцій у Львівській області (зірочками позначено ознаки забарвлення, відсутні в нащадків первинної інтродукції)

Колір губи	Кількість ділянок з фенотипами						
	A-0	A-b	Y-0	*Y-b	*P-0	*P-b	*B-0
Лише біла	18	28	31	29	3	1	1
Біла і *темна	–	–	3	2	–	–	–
Лише *темна	–	–	–	1	15	9	2

Табл. 3. Мінливість фенетичної структури у проаналізованих вибірках із заходу України (склад усіх вибірок див. у Appendix 2)

Забарвлення черепашки	Середнє, %	Min, %	Max, %	Fst
Фоновий колір смугастих черепашок: лише білий (75 ділянок)				
Смугаста черепашка	21,6±2.7	1,8	100	0,316
Черепашка без смуг	78,4±2.7	0	98,2	0,316
Жовта черепашка без смуг	73,6±2.6	0	98,2	0,255
Білий фоновий колір	26,4±2.6	1,8	100	0,255
Жовтий фоновий колір	73,6±2.6	0	98,2	0,255
Рожевий фоновий колір	–	–	–	–
Фенотипи, відсутні в нащадків первинної інтродукції	–	–	–	–
Фоновий колір смугастих черепашок: білий та інший (31 ділянка)				
*включає дві ділянки, де білі смугасті черепашки були виявлені лише в молодих особин				
Смугаста черепашка	29,1±3.6	4,0	76,0	0,183
Черепашка без смуг	70,9±3.6	24,0	96,0	0,183
Жовта черепашка без смуг	60,4±3.5	18,6	94,0	0,149
Білий фоновий колір	17,8±3.0	0*	75,0	0,187
Жовтий фоновий колір	74,2±3.1	25,0	100	0,146
Рожевий фоновий колір	7,7±1.8	0	27,8	0,130
Фенотипи, відсутні в нащадків первинної інтродукції	21,8±3.0	0,4	79,7	0,155
Фоновий колір смугастих черепашок: не білий (19 ділянок)				
Смугаста черепашка	24,1±3.6	3,2	60,9	0,124
Черепашка без смуг	75,9±3.6	39,1	96,8	0,124
Жовта черепашка без смуг	58,5±5.4	5,7	95,0	0,213
Білий фоновий колір	8,6±3.1	0	50,0	0,216
Жовтий фоновий колір	82,2±4.7	26,4	100	0,271
Рожевий фоновий колір	7,8±3.4	0	47,2	0,282
Фенотипи, відсутні в нащадків первинної інтродукції	32,9±5.0	5,0	94,3	0,202

Табл. 5. Переважання черепашок без смуг і жовтих черепашок без смуг у проаналізованих вибірках із заходу України (групи вибірок відповідають табл. 3)

Фоновий колір смугастих черепашок	Частка у вибірках	
	понад 50%	понад 70%
Для черепашок без смуг		
Лише білий (75 ділянок)	67 ділянок (=89,3%)	61 ділянка (=81,3%)
Білий та інший (31 ділянка)	26 ділянок (=83,9%)	19 ділянок (=61,3%)
Не білий (19 ділянок)	18 ділянок (=94,7%)	13 ділянок (=68,4%)
Для жовтих черепашок без смуг		
Лише білий (75 ділянок)	66 ділянок (=88,0%)	54 ділянки (=72,0%)
Білий та інший (31 ділянка)	22 ділянки (=71,0%)	12 ділянок (=38,7%)
Не білий (19 ділянок)	14 ділянок (=73,7%)	6 ділянок (=31,6%)

Табл. 5. Коефіцієнт інбридингу ( $F_{st}$ ), розрахований від частот двох ознак забарвлення, згідно з літературними даними та нашими дослідженнями (три групи вибірок із заходу України відповідають табл. 3)

Локалітет, джерело інформації	Коментар	Кількість ділянок	Без смуг	Жовті
місто Львів, 1999–2004 рр. (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022b)	Поза природним ареалом, не більше 50 років після інтродукції	36	0,154	0,122
місто Львів, 2015–2021 рр. (там само)	Аналогічно, але на 10–20 років пізніше	38	0,101	0,084
захід України, 2001–2025 рр. (ця публікація)	Первинна інтродукція, поза Львовом	75	0,316	0,255
захід України, 2019–2025 рр. (ця публікація)	Змішані популяції	31	0,183	0,146
захід України, 2021–2025 рр. (ця публікація)	Вторинні інтродукції	19	0,124	0,271
місто Sibiu, Румунія (GHEOSA et al. 2019)	Поза природним ареалом, століття після інтродукції	37	0,445	0,187
місто Sheffield, Великобританія (CAMERON et al. 2009)	Нещодавно колонізована територія у межах природного ареалу	38	0,416	–
біля Rickmansworth, Великобританія (GHEOSA et al. 2019)	Давно сформовані популяції у стабільних оселищах (живі огорожі)	66	0,095	0,086



## APPENDIX 1

Наявність та хронологія виявлення в різних адміністративних областях і населених пунктах України ознак забарвлення, присутніх у нащадків первинної (тільки A-0, A-b, Y-0) та подальших інтродукцій *C. hortensis* до України: ap2 – є кількісні дані в Appendix 2, FB – Facebook, iN – iNaturalist, PM – особисті повідомлення від інших спостерігачів, підкріплені фотографіями, PO – особисті спостереження авторів, SOC – збори інших колекторів, UB – UkrBIN. У колонці «Роки»: FO – перше спостереження фенотипів, які можуть бути присутніми в нащадків первинної та інших інтродукцій, FOS – те ж для ознак забарвлення, що вказують на наявність вторинної інтродукції, LO – останнє спостереження. FO не завжди збігається з часом першого виявлення *C. hortensis* у населеному пункті (див. GURAL-SVERLOVA et al 2024). Зірочками позначено населені пункти, збори з яких зберігаються в малокологічному фонді Державного природознавчого музею у Львові. Інші позначення див. у розділі «Матеріал і методи».

Населений пункт	Тип	Роки			Фенотипи							DL	DB	Джерела інформації
		FO	FOS	LO	A-0	A-b	Y-0	Y-b	P-0	P-b	B-0			
Волинська область														
*Луцьк	PrI	2023	–	2025	+	–	+	–	–	–	–	–	–	PO, FB, iN, ap2
*Володимир (Володимир- Волинський)	Ind	2025	–	2025	–	–	+	–	–	–	–	–	–	PO, ap2
Ківерці	Ind	2025	–	2025	–	–	+	–	–	–	–	–	–	iN
*біля Мельників (біостаціонар)	PrI	2000	–	2007	–	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, SOC, ap2
Шацьк	Ind	2002	–	2002	–	–	+	–	–	–	–	–	–	PO
Житомирська область														

Житомир	SeI	2018	2018	2025	?	+	+	+	-	-	-	-	+	iN, UB
Закарпатська область														
*Ужгород	SeI	2015	2015	2025	?	+	+	-	+	-	-	-	+	PO, iN, ap2
Батьово	Ind	2023	-	2023	-	+	-	-	-	-	-	-	-	iN
Ботфалва	Ind	2023	-	2023	-	-	+	-	-	-	-	-	-	iN
Виноградів	Ind	2023	-	2024	-	-	+	-	-	-	-	-	-	PM, UB
*Мукачево	Ind	2018	-	2021	-	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, iN, ap2
Пилипець (та околиці?)	SeI?	2021	021?	2025	-	?	+	?	-	?	-	-	-	iN, UB
Рахів	Ind	2021	-	2023	-	-	+	-	-	-	-	-	-	iN
Свалява	Ind	2023	-	2023	-	-	+	-	-	-	-	-	-	UB
Запорізька область														
Запоріжжя	Ind	2023	-	2023	-	-	+	-	-	-	-	-	-	iN
Івано-Франківська область														
*Івано-Франківськ	PrI	2002	-	2025	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, SOC, iN, ap2
*Богородчани	Ind	2019	-	2019	-	+	+	-	-	-	-	-	-	PO
*Болехів	Mix	2023	2025	2025	+	+	+	+	-	-	-	-	-	PO, iN, ap2
Брошнів-Осада	Ind	2023	-	2025	-	+	+	-	-	-	-	-	-	iN
*Бурштин	BB	2025	2025	2025	+	-	+	+	-	-	-	-	-	PO, ap2
Гериня	PrI	2023	-	2023	+	+	+	-	-	-	-	-	-	iN
Лисець	Ind	2023	-	2023	-	-	+	-	-	-	-	-	-	iN

Пасічна	Ind	2024	–	2024	–	–	+	–	–	–	–	–	–	iN
*Рогатин	PrI	2025	–	2025	–	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, ap2
між Слобода-Небилівська і Красне	Ind	2023	–	2023	+	–	–	–	–	–	–	–	–	UB
*Стара Гута	Ind	2024	–	2024	+	–	–	–	–	–	–	–	–	PO
Угринів	Ind	2019	–	2025	+	–	+	–	–	–	–	–	–	PO, iN
Київська область														
Київ	SeI	2020	2020	2025	?	+	+	+	+	–	–	–	+	PM, FB, iN
Боярка	SeI	2025	2025	2025	?	+	+	–	–	–	–	–	+	iN
Ірпінь	SeI	2023	2023	2023	–	–	+	–	–	–	–	–	+	iN
Нові Петрівці	SeI	2025	2025	2025	–	–	+	–	+	–	–	–	–	PM
Кіровоградська область														
Кропивницький	SeI	2023	2023	2025	–	?	+	–	+	–	–	–	–	iN
Крим														
Сімферополь	Ind	2024	–	2024	–	–	+	–	–	–	–	–	–	iN
Луганська область														
Луганськ	Ind	2018	–	2018	–	–	+	–	–	–	–	–	–	UB
Львівська область														
*Львів	Mix	1994	2019	2025	+	+	+	+	+	+	+	+	+	PO, (iN, UB – only common



*Жовква та околиці	Mix	2018	2018	2021	+	+	+	+	-	-	-	-	+	PO, ap2
*Запитів	PrI	2005	-	2023	-	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, ap2
*Зимна Вода	Mix	2024	2024	2025	+	+	+	+	-	-	-	-	+	PO, PM, ap2
*Золочів	PrI	2016	-	2023	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, iN, UB, ap2
*Зубра	Mix	2019	2019	2023	+	+	+	+	+	+	-	+	+	PO, ap2
*Івано-Франкове Кам'янопіль	PrI	2006	-	2025	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, iN, ap2
*Конопниця та околиці	PrI	2005	-	2023	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, ap2
*Лапаївка Липники	PrI	2021	-	2023	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, iN, ap2
*Малехів	PrI	2019	-	2025	-	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, iN, ap2
*Моршин	PrI	2025	-	2025	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, ap2
*Мостиська Наварія	PrI	2025	-	2025	-	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, ap2
*Біля Неслухова	Ind	2021	-	2021	-	-	+	-	-	-	-	-	-	iN
*Біля Неслухова	PrI	2023	-	2023	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, ap2
*Миколаїв та околиці	PrI	2003	-	2025	-	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, ap2
Новояворівськ	Ind	2025	-	2025	-	+	+	-	-	-	-	-	-	iN
*Оброшине	Mix	2016	2020	2024	+	+	+	+	-	-	-	-	-	PO, ap2

*Пасіки- Зубрицькі (включно з *Горішнім)	Mix	2023	2025	2025	-	+	+	+	-	-	-	-	+	PO, ap2
Перв'ятичи	Ind	2024	-	2024	-	-	+	-	-	-	-	-	-	iN
*Підбірці	Mix	2021	2021	2024	+	+	+	+	+	+	+	+	+	PO, ap2
*Пустомити та околиці	PrI	2001	-	2021	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, ap2
біля Раковця	Ind	2021	-	2021	-	-	+	-	-	-	-	-	-	iN
*Самбір	PrI	2025	-	2025	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, ap2
Сколе та околиці	Ind	2023	-	2023	-	+	+	-	-	-	-	-	-	iN, FB, UB
Славсько	Ind	2021	-	2023	-	+	+	-	-	-	-	-	-	iN
*Сокільники	Mix	2023	2023	2025	+	+	+	+	+	-	-	+	+	PO, ap2
*між Сокільни- ками і Львовом	Mix	2023	2024	2024	+	+	+	-	+	+	+	+	+	PO, ap2
*Солонка	Mix	2019	2021	2023	+	+	+	+	-	+	-	-	+	PO, ap2
*Стебник	Ind	2023	-	2024	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, ap2
*Стрий	PrI	2025	-	2025	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, ap2
*Судова Вишня	Ind	2025	-	2025	-	+	+	-	-	-	-	-	-	PO
Суховаля	Ind	2022	-	2023	-	+	+	-	-	-	-	-	-	iN, FB
Східниця	Ind	2018	-	2024	?	+	+	-	-	-	-	-	-	iN, UB

*Трускавець	Mix	2017	2025	2025	+	+	+	+	+	-	-	+	+	PO, SOC, iN, FB, ap2
*Чишки	PrI	2023	-	2024	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, ap2
*Шептицький (Червоноград)	PrI	2007	-	2007	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, SOC, ap2
*Яворів	Ind	2022	-	2022	-	+	+	-	-	-	-	-	-	PM, SOC
Одеська область														
Одеса	Ind	2022	-	2023	-	-	+	-	-	-	-	-	-	iN
Рівненська область														
Рівне	Ind	2025	-	2025	-	-	+	-	-	-	-	-	-	iN
*Здолбунов	Ind	2020	-	2025	-	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, iN
Олександрійська об'єднана територіальна група	SeI	2022	2022	2024	-	-	-	+	-	-	-	-	-	iN
Сумська область														
Глухівський р-н	Ind	2022	-	2022	+	-	-	-	-	-	-	-	-	iN
Тернопільська область														
*Тернопіль	Mix	2019	2023	2025	+	+	+	+	+	-	-	-	+	PO, FB, iN, ap2
*Бережани	BB	2024	2025	2025	+	-	+	+	-	-	-	-	-	PO, ap2
*Заліщики	SeI	2025	2025	2025	+	-	+	+	-	-	-	-	-	PO, ap2

*Посухів	BB	2025	2025	2025	+	-	+	+	-	-	-	-	-	PM, SOC, iN, ap2
*Рай	BB	2021	2021	2025	-	-	+	+	-	-	-	-	-	PO, iN
Харківська область														
Харків	SeI	2021	2021	2024	-	+	+	+	+	-	-	-	-	iN, UB
Високий	Ind	2021	-	2021	+	-	-	-	-	-	-	-	-	iN
Хмельницька область														
Хмельницький	Ind	2016	-	2025	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PM, iN
Черкаська область														
Черкаси	Ind	2025	-	2025	-	-	+	-	-	-	-	-	-	iN
Чернівецька область														
Чернівці	Ind	2018	-	2018	-	-	+	-	-	-	-	-	-	iN

## APPENDIX 2

Досліджені вибірки *C. hortensis* з України: DL-1 – темна губа в усіх рожевих черепашок, DL-2 – темна губа в усіх рожевих і коричневих черепашок, DL-3 – темна губа в усіх рожевих і деяких жовтих черепашок, GC – збори біля садових центрів, діючих або нещодавно закритих, hu – гіалозонатні смуги, 3b (three-banded) – смугасті черепашки з відсутністю другої та четвертої смуг. Як «збірна вибірка» позначено дані з великої території, нерідко – з різних частин населеного пункту. Плюсами показані варіанти забарвлення, відмічені лише в нестатевозрілих особин. Інші позначення див. у розділі «Матеріал і методи».

Населений пункт	Координати	Роки	Фенотипи						Разом	Примітки	
			A-0	A-b	Y-0	Y-b	P-0	P-b			B-0
Волинська область											
Луцьк	50°45'22.2"N, 25°20'33.1"E	2025	9	–	16	–	–	–	–	25	–
	50°45'02.4"N, 25°19'59.3"E	2025	–	–	15	–	–	–	–	15	–
	50°45'00.6"N, 25°20'04.9"E	2025	–	–	106	–	–	–	–	106	–
Володимир (Володимир- Волинський)	50°50'32.9"N, 24°19'15.3"E	2025	–	–	17	–	–	–	–	17	–
біля Мельників (біостаціонар)	51°34'03.0"N, 23°54'00.6"E	2000– 2007	–	6	18	–	–	–	–	24	–
Закарпатська область											
Ужгород	48°37'28.2"N, 22°17'47.4"E	2015+ 2018	–	–	11	–	13	–	–	24	DB

Мукачево	48°26'29.3"N, 22°43'12.0"E	2018	–	12	–	–	–	–	–	12	–
Івано-Франківська область											
Івано-	48°55'32.1"N, 24°43'34.7"E	2018	18	5	63	–	–	–	–	86	–
Франківськ	48°56'51.0"N, 24°41'47.4"E	2019	1	8	83	–	–	–	–	92	–
	48°56'37.2"N, 24°41'43.2"E	2019	16	–	–	–	–	–	–	16	–
Болехів	49°03'54.8"N, 23°51'32.3"E	2025	–	78	25	1	–	–	–	104	–
	49°03'52.6"N, 23°51'36.3"E	2025	–	3	8	–	–	–	–	11	–
	49°04'07.4"N, 23°51'04.8"E	2025	3	2	5	–	–	–	–	10	–
	49°04'07.1"N, 23°51'20.7"E	2025	5	32	45	–	–	–	–	82	–
Бурштин	49°15'47.0"N, 24°38'07.5"E	2025	2	–	9	6	–	–	–	17	–
	49°15'05.7"N, 24°37'49.4"E	2025	7	–	6	6	–	–	–	19	–
	49°15'03.2"N, 24°38'02.2"E	2025	–	–	22	3	–	–	–	25	–
Рогатин	49°25'08.1"N, 24°36'08.4"E	2025	–	5	7	–	–	–	–	12	–
Львівська область											
Львів (лише ділянки з регіонально рідкісними фенотипами)	49°50'06.2"N, 24°01'34.6"E	2019– 2022	17	23	92	37	11	24	–	204	DL-1, DB
	49°49'47.8"N, 24°01'32.1"E	2020+ 2025	1	4	25	5	–	–	–	35	DB
	49°49'38.7"N, 24°02'48.8"E	2020+ 2022	–	11	78	9	19	4	–	121	DB
	49°48'41.9"N, 24°01'26.4"E	2020+	113	28	409	2	–	–	–	552	GC

		2024									
	49°50'09.1"N, 24°02'29.8"E	2021–	–	–	6	12	3	2	–	23	DL-3, DB
		2022									
	49°49'50.2"N, 23°57'57.0"E	2022–	8	–	77	4	35	–	–	124	GC, DB
		2023									
	49°48'31.6"N, 24°00'57.0"E	2023	4	2	42	6	19	–	–	73	DL-1, DB
	49°48'11.1"N, 24°00'06.9"E	2023+	–	–	23	8	4	–	–	35	DL-1, DB
		2025									
	49°48'58.7"N, 24°02'18.1"E	2023	3	2	82	25	4	–	–	116	DL-1, DB
	49°48'37.3"N, 23°58'23.9"E	2022	1	1	47	1	–	–	–	50	DB
	49°48'39.3"N, 23°58'29.5"E	2024–	1	6	11	3	–	–	–	21	DB
		2025									
	49°50'43.5"N, 24°00'41.1"E	2023–	–	–	3	11	25	–	14	53	DL-2, DB, hy
		2024									
	49°49'40.9"N, 24°00'27.5"E	2023–	–	20	16	10	–	–	–	46	DB
		2025									
	49°49'45.8"N, 24°01'29.5"E	2025	–	10	29	2	–	–	–	41	–
Бібрка	49°38'20.6"N, 24°17'38.1"E	2023	1	1	22	–	–	–	–	24	–
Борислав	49°16'53.4"N, 23°25'03.0"E	2019	1	18	44	–	–	–	–	63	–
	49°17'11.6"N, 23°24'56.5"E	2019	–	2	14	–	–	–	–	16	–
Бірки	збірна вибірка	2019	1	3	15	–	–	–	–	19	–

	49°54'42.6"N, 23°54'23.4"E	2024	3	24	56	–	–	–	–	83	–
	49°54'22.4"N, 23°55'15.3"E	2024	4	1	17	1	–	–	–	23	DB
	49°54'39.9"N, 23°54'05.3"E	2024	3	34	82	1	17	–	–	137	GC, DL-1, DB
Броди	50°04'58.2"N, 25°08'25.6"E	2023	–	1	15	–	–	–	–	16	–
	50°04'53.1"N, 25°08'43.5"E	2023	–	1	18	–	–	–	–	19	–
Брюховичі	збірна вибірка	2017– 2018	–	13	65	–	–	–	–	78	–
	49°54'01.7"N, 23°57'37.1"E	2019	15	12	70	–	–	–	–	97	–
	49°53'45.2"N, 23°57'04.2"E	2024	1	1	11	–	4	1	–	18	DL-1, DB
Буськ	49°57'51.9"N, 24°36'36.4"E	2023+ 2025	–	11	–	–	–	–	–	11	–
Великий Любінь	49°43'24.6"N, 23°42'49.8"E	2016– 2017	–	20	106	–	–	–	–	126	–
Винники	збірна вибірка	2019	3	7	44	–	–	–	–	54	–
	49°49'33.5"N, 24°08'08.7"E	2019	16	–	26	–	–	–	–	42	–
	49°49'05.2"N, 24°08'19.5"E	2025	2	3	36	–	–	–	–	41	–
Глиняни	49°49'31.9"N, 24°31'36.2"E	2025	2	–	23	–	–	–	–	25	–
	збірна вибірка	2025	2	–	10	–	–	–	–	12	–
	49°49'22.1"N, 24°30'56.0"E	2025	12	4	8	4	–	–	–	28	hy
Городок	49°47'11.4"N, 23°38'32.7"E	2017– 2024	–	476	220	–	–	–	–	696	–

	49°46'40.2"N, 23°38'19.2"E	2019	–	37	93	–	–	–	–	130	–
	49°47'14.1"N, 23°41'54.2"E	2023	–	35	7	–	–	–	–	42	–
	49°47'11.5"N, 23°39'27.6"E	2023	–	24	27	–	–	–	–	51	–
	49°47'25.5"N, 23°42'54.3"E	2023	–	2	22	65	24	5	–	118	GC, 3b, DL-3, DB
	49°47'32.0"N 23°43'21.5"E	2023	–	1	4	2	–	2	–	9	GC, DL-1, DB
Давидов та околиці	49°46'00.3"N, 24°06'30.1"E	2021+ 2024	2	9	12	12	1	–	–	36	GC, DB
	49°45'16.9"N, 24°07'43.2"E	2023	–	5	38	–	–	–	–	43	–
	49°44'57.6"N, 24°08'22.1"E	2023	4	3	16	–	–	–	–	23	–
	49°45'21.2"N, 24°07'53.4"E	2023– 2024	2	3	50	3	–	–	–	58	–
Дрогобич	49°21'25.4"N, 23°31'04.9"E	2023	–	8	23	–	–	–	–	31	–
Дроздовичі	49°48'13.4"N, 23°38'15.9"E	2025	–	5	6	–	–	–	–	11	–
Дубляни	49°54'00.5"N, 24°05'21.6"E	2017– 2018	3	78	450	–	–	–	–	531	–
Жидачів	49°23'01.9"N, 24°08'08.2"E	2025	7	2	10	–	–	–	–	19	–
Жовква	50°03'21.0"N, 23°58'36.0"E	2018+ 2019	+	1	11	9	–	–	–	21	DB
	50°03'13.4"N, 23°59'11.4"E	2019	–	6	102	–	–	–	–	108	–
	50°03'12.5"N, 23°58'48.3"E	2019	39	75	230	–	–	–	–	344	–

Запитів	збірна вибірка	2023	–	6	5	–	–	–	–	11	–
Зимна Вода	49°49'33.4"N, 23°54'23.5"E	2024– 2025	10	1	37	–	–	–	–	48	–
	49°49'42.9"N, 23°54'19.0"E	2024– 2025	13	4	99	–	–	–	–	116	–
	49°49'28.6"N, 23°54'27.3"E	2024– 2025	–	1	6	3	–	–	–	10	DB, hy
	49°49'52.4"N, 23°54'07.8"E	2025	1	1	9	–	–	–	–	11	–
Золочів	збірна вибірка	2023	2	2	26	–	–	–	–	30	–
	49°47'49.3"N, 24°54'00.1"E	2023	–	2	33	–	–	–	–	35	–
Зубра	49°46'42.6"N, 24°03'06.0"E	2019	2	6	110	–	–	–	–	118	DB
	49°46'40.9"N, 24°03'09.0"E	2022– 2023	2	16	28	2	4	5	–	57	DL-1, DB
	49°46'49.0"N, 24°03'13.8"E	2025	–	2	32	1	5	–	–	40	DL-3, DB
Івано-Франкове	49°55'17.5"N, 23°44'12.0"E	2006+ 2019	6	4	25	–	–	–	–	35	–
	49°55'29.9"N, 23°43'41.0"E	2019	4	1	31	–	–	–	–	36	–
Конопниця	збірна вибірка	2023	5	14	45	–	–	–	–	64	–
Лапаївка	збірна вибірка	2023	3	4	37	–	–	–	–	44	–
Малехів	збірна вибірка	2019+ 2025	–	2	19	–	–	–	–	21	–

	49°52'51.4"N, 24°04'18.8"E	2025	–	26	48	–	–	–	–	74	–
Моршин	49°09'16.1"N, 23°52'28.6"E	2025	+	10	29	–	–	–	–	39	–
	49°09'28.1"N, 23°52'10.5"E	2025	5	–	21	–	–	–	–	26	–
Мостиська	49°47'20.5"N, 23°09'20.9"E	2025	–	23	3	–	–	–	–	26	–
	49°47'13.4"N, 23°09'40.8"E	2025	–	1	26	–	–	–	–	27	–
	49°47'32.1"N, 23°09'15.1"E	2025	–	4	26	–	–	–	–	30	–
біля Неслухова	49°58'43.4"N, 24°26'13.5"E	2023	5	10	66	–	–	–	–	81	–
Миколаїв та околиці	невідомі, біля населеного пункту	2003	–	–	172	–	–	–	–	172	–
	49°31'50.3"N, 23°58'52.6"E	2018+ 2025	–	1	55	–	–	–	–	56	–
Оброшине та околиці	49°47'13.8"N, 23°52'24.6"E	2016– 2019	1	202	177	–	–	–	–	380	–
	збірна вибірка	2017– 2019	5	15	58	–	–	–	–	78	–
	49°47'44.4"N, 23°52'12.0"E	2019	1	9	22	–	–	–	–	32	–
	49°47'08.3"N, 23°52'26.3"E	2023	–	1	7	2	–	–	–	10	–
	49°47'22.9"N, 23°52'40.1"E	2023– 2024	–	+	9	1	–	–	–	10	–
Пасіки- Зубрицькі	49°46'31.2"N, 24°04'48.9"E	2023+ 2025	–	1	21	–	–	–	–	22	–

(включно з Горішнім)	49°46'33.3"N, 24°04'44.2"E	2023+	–	4	48	–	–	–	–	52	–
		2025									
	49°46'36.5"N, 24°04'48.7"E	2025	–	49	9	–	–	–	–	58	–
	49°46'47.2"N, 24°04'15.8"E	2025	–	–	13	3	–	–	–	16	DB
Підбірці	49°50'29.7"N, 24°09'05.0"E	2021+	6	11	176	54	14	17	9	287	GC, DL-3, DB,
		2024									hy
Пустомити та околиці	49°44'13.8"N, 23°54'10.2"E	2001+	30	56	303	–	–	–	–	389	–
		2005									
	49°43'01.2"N, 23°54'05.3"E	2021	13	81	123	–	–	–	–	217	–
Самбір	49°31'06.6"N, 23°12'30.3"E	2025	3	3	131	–	–	–	–	137	–
		2025	1	3	15	–	–	–	–	19	–
Сокільники	49°46'59.1"N, 24°00'25.2"E	2023	–	3	15	–	–	–	–	18	–
		2023+	–	2	24	–	–	–	–	26	–
		2025									
	49°47'16.4"N, 24°00'36.3"E	2023	–	4	51	14	3	–	–	72	DL-1, DB
		2025	–	2	30	–	–	–	–	32	–
	49°47'13.7"N, 24°00'44.2"E	2025	4	8	45	–	–	–	–	57	–
між Сокільника- ми та Львовом	49°47'38.0"N, 23°58'46.5"E	2024	2	+	14	–	4	1	1	22	GC, DL-2, DB
Солонка	збірна вибірка	2019	–	1	12	–	–	–	–	13	–
		2021	3	2	102	–	–	–	–	107	–

	49°44'57.0"N, 23°59'56.2"E	2021	1	13	60	–	–	–	–	74	–
	49°44'55.9"N, 24°00'23.8"E	2023	–	–	18	16	–	–	–	34	DB, hy
Стебник	49°18'35.8"N, 23°30'28.3"E	2023– 2024	1	2	11	–	–	–	–	14	GC
Стрий	збірна вибірка	2025	1	2	18	–	–	–	–	21	–
Трускавець	збірна вибірка	2023– 2024	3	2	23	–	–	–	–	28	–
	49°16'43.3"N, 23°30'15.2"E	2025	–	1	3	1	1	–	–	6	DL-1, DB
Чишки	49°48'09.1"N, 24°09'38.5"E	2023– 2024	6	5	52	–	–	–	–	63	GC
Шептицький (Червоноград)	50°23'18.4"N, 24°14'56.1"E	2007	1	10	87	–	–	–	–	98	–
	невідомі	2007	–	–	62	–	–	–	–	62	–
Тернопільська область											
Тернопіль	49°33'19.6"N, 25°38'54.6"E	2023	50	5	185	–	–	–	–	240	–
	49°33'01.8"N, 25°37'50.0"E	2023	11	3	125	7	1	–	–	147	3b, DB
	49°32'57.2"N, 25°37'38.8"E	2023	13	–	95	21	–	–	–	129	3b, DB
	49°32'57.9"N, 25°37'29.1"E	2023	34	–	125	–	–	–	–	159	–
	49°33'04.7"N, 25°36'58.0"E	2023	1	9	52	9	–	–	–	71	–
	49°33'15.6"N, 25°35'43.7"E	2023	6	–	69	7	2	–	–	84	DB
	49°33'09.8"N, 25°35'25.6"E	2025	4	–	50	4	34	–	–	92	DB
	49°33'19.2"N, 25°35'29.1"E	2025	2	–	7	2	–	–	–	11	–

Бережани	49°26'39.5"N, 24°56'16.5"E	2025	3	–	36	15	–	–	–	54	–
	49°26'43.3"N, 24°56'24.2"E	2025	1	–	32	9	–	–	–	42	–
	49°26'42.6"N, 24°56'12.6"E	2025	3	–	48	30	–	–	–	81	–
	49°26'45.2"N, 24°56'31.7"E	2025	+	–	19	1	–	–	–	20	–
Заліщики	48°38'17.3"N, 25°44'07.6"E	2025	4	–	7	+	–	–	–	11	–
Посухів	49°24'42.6"N, 24°58'04.5"E	2025	1	–	7	6	–	–	–	14	–
	49°24'29.8"N, 24°57'45.7"E	2025	4	–	2	2	–	–	–	8	–