

Авторский перевод статьи:

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>

РАЗНЫЕ ИНТРОДУКЦИИ И РАССЕЛЕНИЕ *CEPAEA HORTENSIS* (GASTROPODA, HELICIDAE) ПО УКРАИНЕ: НОВЫЕ ДАННЫЕ И ИМПУЛЬС ДЛЯ ДАЛЬНЕЙШИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Н. Гураль-Сверлова, Р. Гураль

РЕЗЮМЕ. В статье проанализированы результаты собственных многолетних исследований с 1998 по 2025 гг., а также прочие доступные данные об окраске раковины, губы и тела у *C. hortensis* из разных регионов Украины (всего более сотни населенных пунктов из 18 административных областей). Количественные выборки были собраны в 55 городах и более мелких населенных пунктах, реже в их непосредственных окрестностях на западе страны. Составлена карта известных находок *C. hortensis* в Украине с учетом зарегистрированных вариантов окраски, часть из которых может служить фенотипическими маркерами разных «волн» интродукции *C. hortensis* в Украину. Установлено, что потомки первичной интродукции *C. hortensis* на запад Украины (вторая половина XX в.) сейчас широко распространены во Львовской области и достоверно встречаются в Ивано-Франковской, Тернопольской, Волынской областях. Вполне вероятно их присутствие также в других административных областях на западе страны. Признаки более поздних вторичных интродукций через садовые центры (не ранее самого конца XX или начала XXI в.) начали обнаруживать в Украине совсем недавно, с 2015 г. Сейчас они известны для 9 административных областей на западе (Львовская, Ивано-Франковская, Тернопольская, Ровенская, Закарпатская), в центре (Киевская, Житомирская, Кировоградская) и на востоке (Харьковская) Украины. Смешанные популяции, образованные потомками первичной и вторичной интродукций, мы находили пока преимущественно во Львовской области. Обсуждается возможное влияние климатической селекции на фенотипический состав в западноукраинских популяциях *C. hortensis*, имеющих разное происхождение, и

перспективы дальнейшего исследования полиморфизма окраски у этого вида в разных регионах Украины.

ВВЕДЕНИЕ

Cepaea hortensis (O. F. Müller, 1774) – вид центрально-европейского происхождения, нативный также для значительных территорий Северной и Западной Европы (TAYLOR 1914, BOETTGER 1926). В последнее время интродуцированные популяции *C. hortensis* все чаще регистрируют в Восточной Европе (EGOROV 2015, KRUGLOVA & KOLESNIK 2017, EGOROV 2018, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a, GURAL-SVERLOVA et al. 2024, iNATURALIST 2025), чему могли способствовать глобальные изменения климата и деятельность многочисленных садовых центров, импортирующих саженцы садовых и декоративных растений из заграницы (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a, GURAL-SVERLOVA et al. 2024). Аналогичная и даже сильнее выраженная тенденция наблюдается сейчас для родственного вида *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) (GURAL-SVERLOVA et al. 2021). На западе Украины отмечены также неединичные случаи совместной интродукции двух видов *Cepaea* вместе с декоративными растениями (GURAL-SVERLOVA et al. 2024).

На запад Украины *C. hortensis* был впервые успешно интродуцирован, очевидно, во второй половине XX в. (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a). Некоторые более ранние упоминания этого вида для Хмельницкой области (BELKE 1853, NOVYTSKYI 1938, PUT 1954) скорее всего базируются на ошибочных определениях нативного *Caucasotachea vindobonensis* (C. Pfeiffer, 1828), широко распространенного в Украине. Никто из упомянутых авторов не специализировался на изучении наземных моллюсков, поэтому такие ошибки вполне ожидаемы. В частности, BELKE (1853) вообще не упоминает *C. vindobonensis*, обычный в Каменце-Подольском и его окрестностях. К концу 1990-х гг. *C. hortensis* стал типичным представителем городской фауны Львова (SVERLOVA 2002a). Расселению потомков первичной интродукции *C. hortensis* как во Львове (SVERLOVA 2002a, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a), так и в ряде других населенных пунктов запада Украины (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a, 2023) способствовало плановое озеленение живыми оградами из декоративных кустарников.

В других регионах Украины первые достоверные находки *C. hortensis* были сделаны только в XXI в., преимущественно в последние годы (GURAL-SVERLOVA et al. 2024), чему немало способствовали базы данных гражданской науки (iNATURALIST

2025, UKRBIN 2025). Немногочисленные более ранние упоминания для Центральной Украины, опубликованные в XX в., в частности, для Винницы (NOVYTSKYI 1938) и Киева (PUT 1954), очевидно, являются ошибочными. Так, разные малакологи не смогли обнаружить *C. hortensis* в Киеве ни в конце XX в. (TAPPERT et al. 2001), ни в самом начале XXI в. (BALASHOV 2008). А самое раннее достоверное наблюдение *C. hortensis* для этого города, которое мы смогли найти в Facebook, датировано 2020 г. Показательно, что в списке NOVYTSKYI (1938) есть и другие ошибочные определения, например, не встречающиеся в Украине *Helicella itala* (Linnaeus, 1758) или *Chilostoma cingulatum* (Studer, 1820).

Во Львове полиморфизм окраски раковин у *C. hortensis* периодически исследовали, начиная с конца 1990-х гг. (SVERLOVA 2001a, 2002a) и начала 2000-х гг. (SVERLOVA 2005) и до теперь. Это дало возможность, во-первых, на большом количественном материале проанализировать пространственную (SVERLOVA 2001b, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022b) и временную (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2018, 2022b) изменчивость фенотипического состава и сравнить его с популяциями *C. hortensis* внутри природного ареала этого вида (SVERLOVA 2002b, 2004). Во-вторых нами была выделена и описана (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a, 2022a) совокупность окрасочных признаков (фенотипических маркеров), позволяющих с большой достоверностью отличать популяции, образованные потомками первичной интродукции *C. hortensis* на запад Украины от результатов более поздних независимых интродукций или смешанных популяций. Детальнее это будет описано в разделе «Материал и методы».

Ранее популяции *C. hortensis*, образованные потомками первичной интродукции этого вида на запад Украины, были известны, кроме Львова, в некоторых населенных пунктах Львовской области, на биогеостационаре Львовского национального университета им. И. Франка на северо-западе Волынской области, в Ивано-Франковске (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a) и Тернополе (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023). Однако мы подозревали, что они распространены значительно шире, особенно в административных границах Львовской области, где *C. hortensis* встречается чаще всего (GURAL-SVERLOVA et al. 2024). Поэтому одной из основных задач этого исследования стало уточнение масштабов распространения потомков первичной интродукции во Львовской области и за ее пределами. Учитывая довольно быстрое распространение иных окрасочных форм *C. hortensis* из садовых центров (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a, GURAL-SVERLOVA et al. 2024), это нужно было сделать

оперативно, пока смешение потомков различных интродукций не сильно исказило изначальную картину. Например, во Львове формы окраски, не типичные для первичной интродукции, все еще встречаются очень локально (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022b: fig. 3). А учитывая почти повсеместное распространение *C. hortensis* в этом городе, они остаются буквально «каплей в море».

Также мы хотели обобщить все доступные и достоверные данные о находках различных окрасочных форм *C. hortensis* в Украине, чтобы создать основу для последующего мониторинга не просто постепенного расселения этого вида по Украине (GURAL-SVERLOVA et al. 2024), но и связи этого процесса с различным «волнами» интродукции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы результаты собственных многолетних исследований на западе Украины (с 1998 по 2025 гг.), сборы других коллекторов, а также дополнительные источники информации: наблюдения в базах данных гражданской науки (iNATURALIST 2025, UKRBIN 2025), посты в социальной сети Facebook, личная переписка с авторами статьи. Эти дополнительные источники учитывали только при следующих условиях: 1) известно место и время наблюдения; 2) наблюдения подтверждены фотографиями, позволяющими достоверно определить вид (*C. hortensis*) и окраску раковины (раковины и тела). Полученные таким образом качественные данные для более сотни населенных пунктов из 18 административных областей Украины обобщены в Appendix 1.

Appendix 2 показывает количественный состав фенотипов в исследованных нами выборках: всего 139 выборок и более 10 тыс. экземпляров из 55 населенных пунктов или их ближайших окрестностей и 5 административных областей в западной части Украины. Для Львова приведены только немногочисленные выборки, содержавшие регионально редкие варианты окраски. Фенотипический состав многочисленных львовских популяций *C. hortensis*, образованных потомками первичной интродукции, был детально проанализирован в предыдущих публикациях (SVERLOVA, 2001b, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2018, 2021a, 2022b, etc.). В Appendix 2 не были включены выборки, состоявшие из менее чем 10 взрослых особей или их пустых раковин. Исключением являются только три меньшие выборки, имевшие признаки вторичной интродукции или смеси интродукций.

Около двух третей из упомянутых выше выборок были собраны лишь только в 2023–2025 гг. и не упоминаются в предыдущих обобщающих публикациях (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a, 2022a, 2022b, GURAL-SVERLOVA et al. 2024). Также именно в этот период времени мы впервые обследовали популяции *C. hortensis* в Тернопольской (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023) и Ровенской (Здолбунов) областях, в Луцке (административный центр Волынской области), в ряде населенных пунктов Львовской и Ивано-Франковской областей. В малакологическом фонде Государственного природоведческого музея во Львове на данное время хранится конхологический материал из 62 населенных пунктов на западе Украины, обозначено звездочками в Appendix 1.

Обычно выборки собирали на участках без существенных антропогенных барьеров, препятствующих передвижению улиток (SVERLOVA 2001b, 2002a, 2005). Их размер чаще всего не превышал диаметра панмиктической единицы, который для *Seraea* может равняться от 50–60 (LAMOTTE 1951, цитируется согласно JONES et al. 1977) до 100 м (SCHNETTER 1950). При небольшом количестве улиток в одну выборку могли быть объединены экземпляры, собранные на больших территориях, даже в разных частях одного населенного пункта. В Appendix 2 такие выборки обозначены как «composite» (сборные). Все выборки состояли из половозрелых живых особей, реже также их пустых раковин с хорошо сохранившейся окраской. Кроме того, мы фиксировали окраску раковины и тела у всех замеченных взрослых и молодых особей *C. hortensis* в посещаемых нами населенных пунктах.

В населенных пунктах и их ближайших окрестностях мы обращали особое внимание на те типы озеленения, которые сыграли и продолжают играть решающую роль в первичном заселении территорий *C. hortensis*. Для первичной интродукции *C. hortensis* на запад Украины это старые живые ограды из декоративных кустарников (рис. 1), реже также из кленов, грабов и проч., которые во второй половине XX в. часто высаживали вдоль улиц, возле вокзалов, школ, больниц, административных зданий, а также в парках и скверах (SVERLOVA 2002a, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a). Попав туда вместе с саженцами, далее моллюски заселяли другие пригодные местообитания за счет собственной локомоторной активности, случайных или преднамеренных переносов людьми, особенно детьми (SVERLOVA 2002a).

Популяции *C. hortensis* с признаками вторичной интродукции (смеси интродукций) чаще всего находили возле садовых центров, импортирующих часть продаваемых саженцев из других европейских стран (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a, GURAL-

SVERLOVA et al. 2024), а также на участках с относительно молодыми декоративными насаждениями (рис. 2–4), особенно с популярными сейчас туями, можжевельниками и другими хвойными. Можжевельники и другие невысокие хвойные растения, поступающие из заселенных цепеями садовых центров, также обеспечивают улиткам надежное укрытие, способствуя образованию устойчивых популяций на новых участках. Например, в течение не менее трех лет мы наблюдали большое количество взрослых и молодых особей *C. hortensis* даже в таком ограниченном пространстве, как показано на рис. 5.

Фоновый цвет раковины классифицировали как белый (А), желтый (Y), розовый (P) или коричневый (B). К розовым, как и у родственного вида *C. nemoralis* (GURAL-SVERLOVA et al., 2020: fig. 2B), мы относили как все оттенки розового (от бледного и серовато-розового до интенсивно-розового), так и оранжевые. Обычно при изучении фенотипического состава в популяциях обоих видов *Cerpea* белые раковины объединяют в одну группу с желтыми. В начале наших исследований мы использовали такой же подход, считая все западноукраинские популяции *C. hortensis*, известные нам к тому времени, мономорфными по желтому фоновому цвету (SVERLOVA 2001a, 2002b, etc.). Однако белые раковины, как полосатые, так и бесполосые, нередко встречаются в разных частях современного ареала *C. hortensis* (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a: figs 6–7, iNATURALIST 2025) и в большинстве случаев легко отличаются от желтых. Многолетние наблюдения за западно-украинскими популяциями *C. hortensis* позволили нам сделать вывод о том, что белый фоновый цвет у этого вида является таким же наследуемым признаком, как желтый (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a). Кроме того, четкое разделение белых и желтых полосатых раковин имеет решающее значение для изучения истории интродукций *C. hortensis* в Украину (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a, 2022a).

За пределами Украины, беловый фоновый цвет у *C. hortensis* встречается местами во многих европейских странах, особенно в Англии и в южной части Центральной Европы: Чехия, Словакия, Австрия (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a: fig. 7), а также в Северной Америке. Это было продемонстрировано проведенным нами анализом тысяч фотографий в базе данных гражданской науки iNaturalist. В интродуцированных восточноевропейских популяциях вне Украины (Беларусь, Европейская территория России), этот вариант фоновой окраски также присутствует, хотя не всегда (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a). В частности, в малакологическом фонде Государственного

природоведческого музея во Львове хранятся белые полосатые и белые бесполосые раковины *C. hortensis* из г. Видное, Московская обл.

Чтобы определить фоновый цвет у полосатых раковин, прежде всего осматривали верхушку раковины и зону возле пупка (под нижней полосой). На этих участках фоновый цвет обычно выражен значительно сильнее, особенно на верхушке. В сомнительных случаях (светло-желтые или бледно-розовые раковины, поврежденный периостракум, сборы пустых раковин или раковины, долго хранившиеся в музейной коллекции) эти участки смачивали водой, после чего цвет становился заметнее. У бесполосых раковин в таких же случаях смачивали всю их поверхность.

Белыми считали раковины, которые не имели даже слабого желтоватого оттенка по всей поверхности у бесполосых, на верхушке и возле пупка (см. выше) у полосатых. У живых улиток, особенно у молодежи, белые раковины часто выглядят белоснежными (рис. 6). Периостракум, потемневший от внешних воздействий или после хранения в музейной коллекции, может несколько исказить исходный цвет. Но и тогда белые раковины не приобретают отчетливый желтоватый оттенок, и их можно надежно отличить от желтых. Кроме того, периостракум равномерно темнеет по всей поверхности раковины. Поэтому и фоновый цвет у белых полосатых раковин остается равномерным, в отличие от желтых полосатых (см. выше).

Потомки первичной интродукции имеют не более трех вариантов окраски раковины (желтая бесполосая, белая бесполосая, белая полосатая), а также только светлое тело, без выраженной сероватой или рыжеватой (коричневатой) пигментации (рис. 6). Такие популяции можно надежно диагностировать по полному отсутствию полосатых раковин с не-белым фоновым цветом в сочетании со светлой окраской тела у всех особей (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a, 2022a). Напротив, желтые полосатые раковины обычны во всем современном ареале *C. hortensis* (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a, iNATURALIST 2025). Они часто встречаются как в природных, так и в других интродуцированных популяциях (EGOROV 2015: fig. 3, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a, iNATURALIST 2025), включая вторичные интродукции этого вида на запад Украины (рис. 7). То же можно сказать и об отчетливо выраженной изменчивости в окраске тела (рис. 7). Кроме желтых полосатых, у потомков вторичных интродукций могут быть розовые (рис. 7, 9), изредка – коричневые раковины (рис. 9).

В дальнейшем как «темное тело» (dark body – DB) мы обозначаем любые вариации его окраски, не встречающиеся у потомков первичной интродукции. Это может быть темно-серое (почти черное) тело с такой же темной подошвой. Другой

распространенный вариант – светлая подошва, но отчетливо сероватая спина, часто с хорошо заметной узкой светлой полоской посередине (рис. 7 справа).

Потомки первичной интродукции имеют светлую губу раковины, типичную для *C. hortensis*. Лишь иногда можно увидеть отдельных особей с легкой розоватостью на париетальной стенке устья и/или на участке губы возле столбика (*columella*) (рис. 8). Вслед за SCHILDER & SCHILDER (1957: 163) мы не считали это проявлением темной губы – наследуемого признака, локально встречающегося в природных (SCHILDER & SCHILDER 1957: map 66, OŽGO 2010), а также интродуцированных восточноевропейских популяциях *C. hortensis* (EGOROV 2018, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a, 2022a). На западе Украины истинная темная губа у *C. hortensis* была впервые зарегистрирована только в 2019 г. Она пигментирована по всей длине (от розового до красновато-коричневого цвета, иногда может казаться почти совсем черной) и обычно присутствует у всех розовых раковин в популяции, реже также у коричневых (рис. 9) или у части желтых особей.

В результате вторичных интродукций на западе Украины недавно появился фенотип 10305 (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023) – полосатая раковина с отсутствием второй и четвертой полос (рис. 10). Это еще один окрасочный признак, локально распространенный в природном ареале *C. hortensis* (SCHILDER & SCHILDER 1957, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023). SCHILDER & SCHILDER (1953, 1957) даже отнесли его к предложенным ими “conspecies” *C. hortensis*, вместе с бесполосыми, раковинами с одной центральной полосой, с пятью дискретными или слившимися полосами.

Появление в некоторых популяциях *C. hortensis* на западе Украины раковин с четкими гиалозонатными (полностью бесцветными и прозрачными) полосами (рис. 11) также, вероятно, связано со вторичной интродукцией (интродукциями). Ранее в популяциях, образованными потомками первичной интродукции, мы иногда находили единичные раковины с нечеткими полосами, а чаще – их следами (фрагментами), местами очень слабо пигментированными, местами бесцветными и прозрачными (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a: fig. 6C). Поскольку это обычно проявлялось на желтых раковинах (а у потомков первичной интродукции желтые полосатые раковины полностью отсутствуют, см. выше), мы рассматривали их как модификации (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a). Напротив, на некоторых участках с признаками вторичных интродукций (желтые полосатые раковины, темное тело), гиалозонатные полосы были не только очень четкими и полностью бесцветными, но и могли присутствовать у 20–25% полосатых особей.

В зависимости от фенотипического состава *C. hortensis* проанализированные населенные пункты (Appendix 1) были разделены на 5 групп:

PtI – пока обнаружены только популяции, образованные потомками первичной интродукции;

Mix – есть достоверные свидетельства как первичной, так и одной или нескольких вторичных интродукций (обычно на фоне широко расселившихся потомков первичной интродукции наблюдаются локальные «вкрапления» иных окрасочных признаков);

SeI – обнаружены окрасочные формы, отсутствующие у потомков первичной интродукции; нет четких свидетельств первичной интродукции (отсутствует либо недостаточно данных);

Ind (indeterminate) – зарегистрированы единичные фенотипы, которые могут принадлежать как первичной, так и вторичным интродукции (чаще всего желтая бесполосая раковина и светлое тело);

BB – специфический состав фенотипов, зарегистрированный на прилегающих территориях Тернопольской (Бережаны и их ближайшие окрестности) и Ивано-Франковской (Бурштын) областей, детальнее см. в разделах «Результаты» и «Дискуссия».

Условные обозначения основных окрасочных признаков, упомянутых в статье (по алфавиту):

A-0 – белая раковина без полос;

A-b – белая раковина с полосами;

B-0 – коричневая раковина без полос (коричневые полосатые раковины в Украине не обнаружены);

DB (dark body – темное тело) – любая окраска, заметно отличающаяся от светлого тела у потомков первичной интродукции, см. выше;

DL (dark lip) – темная губа, от розовой до красновато-коричневой по всей длине;

P-0 – розовая раковина без полос;

P-b – розовая раковина с полосами;

Y-0 – желтая раковина без полос;

Y-b – желтая раковина с полосами.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Популяции, образованные потомками первичной интродукции *C. hortensis* на запад Украины, распространены по всей Львовской области (рис. 12). Они также обычны в

Ивано-Франковске, отмечены в некоторых других населенных пунктах Ивано-Франковской области (Болехов, Герыня, Рогатин). С большой вероятностью, к ним относятся все находки во Львовской области, все или большинство находок в Ивано-Франковской области, обозначенные на карте как “indeterminate” (рис. 12) из-за ограниченности данных.

За пределами этих двух административных областей такие популяции обнаружены в Тернополе (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023) и Волынской области (Луцк и биогеостационар Львовского национального университета им. И.Франко). В последнем случае, *C. hortensis* могли случайно завезти из университетского ботанического сада во Львове вместе с саженцами декоративных кустов для озеленения стационара. В Луцке пока не были обнаружены особи *C. hortensis* с полосатой раковиной (эффект основателя?). Однако несколько сотен молодых и взрослых улиток отсюда, осмотренных нами в 2025 г., были исключительно светлотелыми. Кроме того, местами была заметна связь между заселенными *C. hortensis* участками города и старыми живыми оградами из декоративных кустов, см. раздел «Материал и методы». Не исключено, что потомки первичной интродукции населяют и Здолбунов (Ровенская область), где зарегистрированы светлотелые особи *C. hortensis* с желтой бесполосой (обычно) и белой полосатой (единичный случай) раковиной (iNATURALIST 2025). Однако это надо проверить на большем материале. Вполне возможно их присутствие и в других административных областях на западе страны, например, в Закарпатской, где многие локалитеты обозначены пока как “indeterminate” из-за единичных наблюдений (рис. 12).

Сочетание широко распространенных потомков первичной интродукции с локально встречающимися признаками вторичной интродукции (интродукций) уже отмечено в 15 населенных пунктах Львовской области (Appendix 1), чаще всего в самом Львове и его ближайших окрестностях (рис. 12). В таких условиях более поздние вселенцы обычно попадают на участки, уже заселенные *C. hortensis*, образуя смешанные популяции. Однако бывают исключения, даже во Львове, где потомки первичной интродукции присутствуют почти повсеместно. Обычно это небольшие, недавно озелененные участки возле новостроек (рис. 3). Один из таких случаев был описан в нашей предыдущей публикации, посвященной первой находке другого интродуцированного моллюска, *Harmozica ravergiensis* (Férussac, 1835) во Львовской области (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2024). Там потомки вторичной и первичной интродукции, собранные на соседних участках, явственно отличались не только

окраской раковины и тела, но и размерами (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2024: fig. 10). По нашим наблюдениям во Львове и Львовской области, мелкие размеры вообще характерны для несмешанных молодых популяций *C. hortensis*, в которых присутствуют раковины с темной губой. Если такие популяции объединяются с потомками первичной интродукции, то размеры даже нетипично окрашенных особей (обычно розовых с темной губой) постепенно несколько увеличиваются. За пределами Львовской области, присутствие в одном населенном пункте потомков одновременных интродукций пока отмечено только в Тернополе (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023) и Болехове, Ивано-Франковская область (Appendix 1, 2).

В двух из 15 упомянутых выше населенных пунктов Львовской области (Городок, Подборцы) варианты окраски раковины и тела *C. hortensis*, отсутствующие у потомков первичной интродукции, пока были обнаружены только возле садовых центров. В целом из 17 садовых центров Львовской области, осмотренных нами с 2019 по 2025 г., признаки вторичных интродукций *C. hortensis* были выявлены в 7 случаях: Борки, Городок, Подборцы, возле Давыдова и Сокольников, а также возле двух недавно закрытых садовых центров во Львове (Appendix 2). Они почти всегда включали изменчивость окраски тела, желтые полосатые и розовые раковины. Темная губа была зарегистрирована в 4-х случаях, коричневые раковины в двух. Некоторые из собранных экземпляров были показаны в предыдущих публикациях (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a: fig. 3D, 2022a: figs 4–5, 2023: fig. 2C, D). В остальных случаях *C. hortensis* не был обнаружен (реже) либо был представлен фенотипами, обычными для запада Украины (чаще).

Во Львове, исследуемом с конца 1990-х гг., мы нашли признаки вторичных интродукций *C. hortensis* пока только на 16 участках. Первая находка датирована 2019 г. Некоторые из собранных экземпляров были показаны в предыдущих публикациях (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a: figs 3B–D, 5C–D, 2022a: figs 2–3). На 14 участках были собраны выборки, представленные в Appendix 2. Еще в двух случаях были найдены единичные особи с окраской раковины, не типичной для запада Украины (розовая с темной губой или желтая полосатая). Всего же во Львове было осмотрено около двух сотен участков, большинство из которых были заселены только потомками первичной интродукции (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022b: table 2, fig. 3).

В Бережанах (рис. 13–14) и их ближайших окрестностях (селах Посухов и Рай, включая Раивский дендропарк) в Тернопольской области были обнаружены популяции

C. hortensis, довольно похожие на первичную интродукцию. Их фенотипический состав можно коротко описать так:

- 1) все особи светлотелые (рис. 15–17, 19);
- 2) имеется только три основных варианта окраски раковин (рис. 19);
- 3) все полосатые раковины только одного фонового цвета, но не белые, как у потомков первичной интродукции (рис. 6), а светло-желтые (рис. 15–19).

Желтая пигментация у полосатых раковин может быть настолько слабой, что едва заметна на верхушке и возле пупка, особенно ближе к устью. В зависимости от освещения и ракурса, такие раковины могут иногда казаться совершенно белыми, особенно на фотографиях.

Похожие выборки были собраны на трех участках в центре Бурштына, Ивано-Франковская область. Территориально оба локалитета (Бурштын и Бережаны с прилегающими селами) находятся не очень далеко друг от друга (показано черными кружками на рис. 12). В Бережанах количественные сборы (Appendix 2) были сделаны также в центральной части населенного пункта, преимущественно на участках с низко остриженными живыми оградами из самшита (рис. 13–14). При качественном осмотре особи *C. hortensis* с такой окраской были обнаружены и на других участках Бережан – в том числе там, где не было молодых декоративных насаждений, характерных для вторичных интродукций. В целом, в Бережанах и их окрестностях *C. hortensis* с такой окраской были найдены в парках и скверах, вдоль улиц, на приусадебных участках, на кладбище в селе Посухов.

В отличие от запада Украины, данных о фенотипическом составе *C. hortensis* (Appendix 1), как и самих находок этого вида в других частях страны (Fig. 12) пока мало. Большинство данных взято из любительских наблюдений, размещенных в базах данных гражданской науки (iNATURALIST 2025, UKRBIN 2025). В ряде случаев (Запорожье, Одесса, Черкасы, Симферополь) речь пока идет о фотографиях единичных особей с желтой бесполосой раковиной – окраска, обычная для *C. hortensis* и присутствующая в большинстве западноукраинских популяций независимо от их происхождения (Appendix 2). Для четырех областей (Житомирской, Киевской, Кировоградской и Харьковской – рис. 12) зарегистрированы отдельные варианты окраски, указывающие на вторичные интродукции: желтые полосатая и/или розовая бесполосая раковина, иногда также темное тело (табл. 1).

Всего окрасочные признаки, отсутствующие у потомков первичной интродукции, уже зарегистрированы в 9 административных областях Украины (табл. 1). Наибольшее

фенотипическое разнообразие *C. hortensis* известно в настоящее время для Львовской области. Только здесь были найдены коричневые раковины и раковины с темной губой. Зато во Львовской области пока очень редко встречаются розовые раковины с белой губой (Табл. 2) – сочетание признаков, обычное для *C. hortensis* в целом и уже зарегистрированное в 5 других административных областях Украины: Харьковской, Кировоградской, Киевской, Тернопольской и Закарпатской (табл. 1). На большинстве участков Львова и Львовской области, где мы находили розовые раковины у *C. hortensis*, все они были темногубые (табл. 2). Фенотип 10305 пока был обнаружен только в Тернополе и возле садового центра в Городке. В обоих случаях такие раковины имели желтую фоновую окраску и белую (Тернополь) или темную (Городок) губу (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023: fig. 2). Раковины с истинными гиалозонатными полосами (см. Материал и методы) в сочетании с желтым или белым фоновым цветом были обнаружены на отдельных участках во Львове и Львовской области (Глиняны, Подборцы, Солонка, Зимна Вода). На одном участке в Солонке все полосатые раковины имели желтый фоновый цвет, и около 19% из них имели гиалозонатные полосы. На одном участке в Глинянах у половины всех собранных белых полосатых особей были гиалозонатные полосы, в то время как все желтые полосатые раковины имели нормально пигментированные полосы.

Проанализирована изменчивость фенотипического состава в трех группах выборок, отличающихся фоновым цветом полосатых раковин: только белые, белые и другие, только не-белые (табл. 3). Все выборки собраны на западе Украины, где перечисленные группы чаще всего соответствуют первичной интродукции, смеси интродукций и вторичным интродукциям. Доля полосатых раковин существенно варьировала во всех группах, однако ее среднее значение всегда было низким: от 22% для первичной интродукции до 29% для смешанных популяций. Преобладающим фенотипом обычно являлась желтая бесполосая раковина, что было особенно сильно выражено у потомков первичной интродукции (табл. 4). В среднем, каждая пятая особь во второй группе и каждая третья особь в третьей группе имела окраску раковины, отсутствующую у потомков первичной интродукции (табл. 3).

ДИСКУССИЯ

Благодаря счастливому стечению обстоятельств на западе Украины сложилась уникальная ситуация, позволяющая отслеживать взаимодействие разновременных интродукций *C. hortensis* – первичной (не позднее второй половины XX в.) и

вторичных (не ранее конца XX или начала XXI в.). Как показали наши исследования во Львовской области, последние связаны с деятельностью садовых центров (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a, GURAL-SVERLOVA et al. 2024), многие из которых были образованы не ранее начала XXI в. После окончания глубокого экономического кризиса 1990-х гг., сопровождавшего распад бывшего Советского Союза, уровень жизни населения начал постепенно повышаться. Увеличился спрос на декоративные растения, которые начали активно импортировать из других европейских стран, особенно из Польши. Вместе с растениями в садовых центры и на окружающие их территории стали проникать улитки рода *Seraea*.

Похожая ситуация имела место, очевидно, не только в других регионах Украины, но также в Европейской части России и в Беларуси. Это привело к почти лавинообразному увеличению количества новых находок *Seraea*, особенно *S. nemoralis* в Восточной Европе в последнее время (EGOROV 2018, BALASHOV & MARKOVA 2021, GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021, GURAL-SVERLOVA et al. 2021, GURAL-SVERLOVA & KRUGLOVA 2022, iNATURALIST 2025). *S. hortensis* также все более расселяется в Восточной Европе (iNATURALIST 2025). Однако этот процесс идет медленнее, а известных и тем более описанных интродуцированных популяций этого вида здесь заметно меньше (EGOROV 2015, KRUGLOVA & KOLESNIK 2017, EGOROV 2018, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a). Исключением является только запад Украины (особенно Львов, см. Введение), где широко распространены потомки более ранней (первичной) интродукции *S. hortensis*. Поэтому только на западе Украины *S. hortensis* является сейчас более распространенным видом, чем *S. nemoralis* (GURAL-SVERLOVA et al. 2024).

Популяции, образованные потомками первичной интродукции *S. hortensis* на запад Украины, являются хорошо узнаваемыми не столько из-за ограниченности фенотипического разнообразия как такового. Такое ограничение можно наблюдать и в природном ареале *Seraea*, например, в изолированных островных местообитаниях (SCHILDER & SCHILDER 1953, SVERLOVA 2004). Оно тем более является вполне ожидаемым для интродуцированных популяций, часто образуемых ограниченным количеством особей с ограниченным генетическим и фенотипическим составом. Намного более показательным для первичной интродукции *S. hortensis* на запад Украины является отсутствие признаков, обычных для этого вида в целом (желтая полосатая раковина, отчетливо выраженная сероватая пигментация тела) при сохранении в большинстве популяций белых полосатых раковин. Такой специфический фенотипический состав мог образоваться в результате случайных популяционно-

генетических процессов: эффект основателя или дрейф генов на начальных стадиях интродукции.

Вторичные интродукции не только компенсируют сильную фенотипическую ограниченность первичной. Они обусловили появление на западе Украины более редких признаков, например, розового (CAMERON 2013: table 3) и особенно коричневого (CAMERON 2013: table 4) фонового цвета. Это касается и признаков, локально встречающихся даже в природном ареале *C. hortensis*: темной губы (SCHILDER & SCHILDER 1957: map 66, OZGO 2010), фенотипа 10305 (SCHILDER & SCHILDER 1957: map 62, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023). Особенно интересно довольно быстрое расселение во Львове и Львовской области улиток с темной губой раковины, которое происходит как минимум из четырех садовых центров: в Подборцах (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a), Городке (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2023), Бирках и между Сокольниками и Львовом (данные 2024 г., см. Appendix 2). Садовые центры Львовской области скорее конкурируют, чем сотрудничают друг с другом. Можно предположить, что разные садовые центры могут иметь общие источники поставок за границей, например, в соседней Польше, где локально встречается упомянутый признак (OZGO 2010).

Окрасочные признаки, отсутствующие у потомков первичной интродукции, обычно встречаются на западе Украины на ограниченных участках, редко превышающих размеры панмиктической единицы. Нередко прослеживается их четкая связь с молодыми декоративными насаждениями, особенно хвойными. Это не зависит от географического расположения местообитаний, фенотипического состава популяций, наличия или отсутствия на прилегающих территориях потомков первичной интродукции. Все это подтверждает предположение, что вторичные интродукции *C. hortensis* начали происходить недавно. При этом даже на относительно небольшой территории (Львов и его ближайшие окрестности) сейчас можно увидеть потомков разных вторичных интродукций, явно независимых друг от друга и произошедших через разные садовые центры. Недаром в одних популяциях все розовые раковины имеют темную, в других – светлую губу. Это же касается и более редких коричневых раковин (табл. 2). В садовых центрах, имеющих разных заграничных поставщиков, может также происходить смешение нескольких вторичных интродукций, имеющих разное происхождение (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022a).

В Бережанах и их ближайших окрестностях в Тернопольской области нам удалось обнаружить совокупность окрасочных форм *C. hortensis*, отличную от первичной

интродукции, но одновременно распространенную на значительно большей территории и в более широком диапазоне местообитаний, чем это свойственно потомкам большинства вторичных интродукций. Не исключено, что *C. hortensis* проник на исследованную территорию раньше, чем началось активное расселение этого вида через садовые центры, см. выше. К сожалению, установить даже приблизительное время этого проникновения невозможно. Нет ни одной публикации о наземных моллюсках этой территории. Даже в малакологической коллекции Государственного природоведческого музея во Львове, где хранятся многочисленные сборы с запада Украины от второй половины XIX в. до наших дней, до 2024 г. Бережаны были представлены только раковинами Unionidae (BAKOWSKI 1891, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2012). В дальнейшем желательно провести более детальное обследование как разных населенных пунктов возле Бережан, так и на прилегающих территориях Ивано-Франковской области, где уже были отмечены похожие популяции *C. hortensis* (Бурштын).

Наши исследования подтвердили, что потомки первичной интродукции обычны во Львовской области, а также расширили представление об их современном распространении в других административных областях на западе Украины. Однако точные границы заселенной ими территории еще нуждаются в дальнейшем уточнении. Кроме Львовской, Ивано-Франковской, Тернопольской и Волынской областей популяции, образованные потоками первичной интродукции, могут встречаться в Ровенской, Закарпатской, Хмельницкой областях. Однако уже сейчас можно с уверенностью сказать, что даже на западе Украины есть много населенных пунктов, еще не заселенных *C. hortensis* или таких, которые только начали заселяться этим видом благодаря вторичным интродукциям. Последние в будущем могут дать ценную информацию для сравнения с территориями, где вторичные интродукции смешиваются с широко распространенными потомками первичной интродукции (прежде всего Львовская область).

В других регионах Украины вероятность обнаружения потомков первичной интродукции низка, однако и здесь ее, наверное, нельзя приравнивать к нулю. Например, есть садовые центры, работающие онлайн и рассылающие саженцы почтой по всей Украине. Расселению таких красивых и довольно крупных улиток, как *Cepaea*, могут способствовать и террариумисты. А до недавнего времени достать *C. hortensis* для разведения они могли только за границей (сложнее) или на западе страны. Пока можно с уверенностью сказать, что заселение центральной, восточной и особенно

жской Украины *C. hortensis* началось сравнительно недавно (GURAL-SVERLOVA et al. 2024), и решающую (если не единственную) роль в этом процессе играют вторичные интродукции. Недаром известен уже целый ряд наблюдений *C. hortensis* с окраской, отличной от первичной интродукции, из центральной и восточной Украины. В дальнейшем особый интерес могут иметь исследования фенотипической изменчивости этого вида в Киеве и его непосредственных окрестностях, Житомире, Кропивницком и Харькове.

От самого начала исследований фенотипической структуры *C. hortensis* во Львове (SVERLOVA 2001a, 2001b, 2002a, 2002b), а затем и в других населенных пунктах запада Украины (см. обзор в GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a: table 1) мы отмечали очень высокую долю бесполосых раковин в большинстве исследованных популяций. Во Львове в конце 1990-х гг. она составляла, в среднем, около 80% (SVERLOVA 2001a, 2001b, 2002b, GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022b). И это несмотря на то, что многие исследованные участки представляли собой фрагменты живых оград, часто дополнительно затененные деревьями и/или многоэтажными домами. В одном из парков Львова, детально исследованном в конце 1990-х и начале 2000-х гг., даже на затененных лесообразных участках средняя частота бесполосых раковин почти достигала 70%, увеличиваясь до 85% как на открытых участках с высокими травянистыми растениями, так и среди декоративных кустарников (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a: table 2). Доля полосатых раковин в городе до их пор остается низкой, а на некоторых из исследованных участков даже статистически достоверно снизилась (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2018).

В популяциях, образованных потомками первичной интродукции и живущих за пределами Львова, наблюдается та же закономерность (первая группа в табл. 3 и 4). В двух из них, имевших необычно высокую долю полосатых раковин (эффект основателя?), их частота была выше среди собранных пустых раковин, а не живых улиток (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022b: table 6). Это можно интерпретировать следующим образом: 1) особи с полосатой раковиной подвержены большей смертности; 2) это может вызывать постепенное снижение доли полосатых раковин, ведь собранные пустые раковины принадлежали взрослым улиткам более ранней генерации.

Аномально высокая доля бесполосых раковин в западноукраинских популяциях *C. hortensis* стает особенно заметной при сравнении с обобщенными данными для его ареала в целом (SCHILDER & SCHILDER 1957: table 13) или разных частей этого ареала по

отдельности (CAMERON 2013: table 6). Согласно обобщающей таблице первых авторов, можно сделать вывод, что бесполосые раковины встречаются в природном ареале *C. hortensis*, в целом, не чаще полосатых (SVERLOVA 2002b). Согласно CAMERON (2013: table 6), средние частоты бесполосых раковин во львовских (см. выше) и других западноукраинских популяциях *C. hortensis* (табл. 3) превосходят аналогичные показатели в любой части природного ареала этого вида. Это особенно хорошо заметно при сравнении со средними значениями, указанными для аналогичного диапазона географической широты (все исследованные участки на западе Украины расположены между 48 и 52° с.ш.): от 31 до 68% на западе, от 41 до 58% в центре и от 28 до 54% на востоке.

Наиболее вероятной причиной таких высоких частот бесполосых раковин на западе Украины мы считаем сильную климатическую селекцию за пределами природного ареала (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021a). Преимущества, которые могут получать особи *Seraea* с более светлыми раковинами в условиях более континентального климата, детально обсуждались нами ранее (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2021b: 375). Другим возможным объяснением могло бы быть общее происхождение большинства западноукраинских популяций *C. hortensis* в сочетании со случайными популяционно-генетическими факторами, прежде всего с эффектом основателя. Однако сейчас мы можем утверждать, что высокая доля бесполосых раковины (табл. 3) в большинстве западноукраинских выборок этого вида (табл. 4) не связана с их общим фенотипическим составом (табл. 3) и, соответственно, возможным происхождением (первичная интродукция, смешанные популяции, вторичные интродукции).

В последнее время был опубликован ряд статей, анализирующих возможную связь между уровнем фенотипической изменчивости в интродуцированных и/или городских популяциях *Seraea* и временем колонизации ими соответствующих территорий (CAMERON et al. 2009, 2014, CAMERON & VON PROSCHWITZ 2020, GNEOCA et al. 2019). Было высказано предположение, что высокий уровень изменчивости, оцениваемый коэффициентом инбридинга F_{st} , характерен для недавно заселенных территорий, вне зависимости от того, находятся ли они в пределах природных ареалов видов или за их пределами (CAMERON et al. 2009). Однако на значения F_{st} могут влиять и некоторые другие факторы (CAMERON & VON PROSCHWITZ 2020, GURAL-SVERLOVA & EGOROV 2021). Так, низкие значения F_{st} даже на недавно колонизированных территориях за пределами природного ареала могут быть связаны или с общностью происхождения, или с «a relatively uniform and rigorous selection regime (относительно однообразным и строгим

режимом отбора)» (CAMERON & VON PROSCHWITZ 2020). И первое, и второе, очевидно справедливо для популяций, образованных потомками первичной интродукции *C. hortensis* на запад Украины. Недаром во Львове рассчитанные значения *Fst* для бесполосых/полосатых и желтых раковин оказались не просто низкими, но вполне сопоставимыми с давно существующими популяциями в Англии (табл. 5), являющейся частью природного ареала *C. hortensis*. При включении в расчеты большего количества выборок, собранных на значительно больших территориях (несколько административных областей на западе Украины) эти значения увеличиваются в 2–3 раза даже для первичной интродукции. Однако даже во второй и третьей группах выборок (табл. 3), где присутствует влияние вторичных интродукций разного происхождения, *Fst* для бесполосых раковин значительно ниже, чем в Sibiu или Sheffield (табл. 5).

В будущем желательно провести аналогичные исследования *C. hortensis* в других регионах Украины, колонизация которых этим видом началась недавно за счет вторичных интродукций и происходит, скорее всего, независимо от западной части страны, см. выше. Наиболее перспективными территориями для этого сейчас кажутся Житомир и Киев в центральной Украине и Харьков в восточной Украине. Если и там частоты бесполосых раковин окажутся высокими, а их пространственная изменчивость, характеризуемая *Fst*, относительно небольшой, это будет еще одним аргументом в пользу сильной климатической селекции. Такие исследования особенно интересны еще и потому, что континентальность климата в Украине возрастает в направлении с запада на восток. На западе страны большее внимание стоило бы уделить Закарпатской области, где уже есть много достоверных находок *C. hortensis*, но очень скудны данные о фенотипическом составе популяций. Это может оказаться интересным и с точки зрения возможной климатической селекции, поскольку *C. hortensis* встречается как на Закарпатской низменности с теплым и мягким климатом, так и в горной местности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны всем лицам, помогавшим нам получать материал и информацию из разных областей Украины: Вячеславу Сверлову (Львов, посмертно), Софии Савчук (руководителю секции ботаники и зоологии Малой академии наук Ивано-Франковского городского совета), Ольге Сирой (Посухив, Тернопольская обл.), Андрею Чурилову (Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, Киев), Анастасии Суммовской (Киев), Сергею Писареву (Харьковский национальный

университет им. В.Н.Каразина), Александру Головачову (Львовский национальний университет им. И.Франко), Геннадию Романову (Хмельницкий), Любове Безуглой (Тернополь), Оресту Лыжечке (Чертков, Тернопольская обл.), Екатерине Рыбке (Институт экологии Карпат, Львов), Ирине Коноваловой (Государственный природоохранительный музей, Львов), Василию Глебе (Королево, Закарпатская обл.), Максиму Рудику (НПП «Цуманська Пуща», Волынская обл.), Тине Ильчишиной (Луцк), Елене Пановой (Дрезден), Диане Орел (Киев), а также коллективу Geoattractions (геологический факультет Львовского национального университета им. И.Франко) и персонально Альбертине Бучинской. Тарас Родич из Львовской национальной академии художеств помог нам найти несколько участков во Львове, где встречаются регионально редкие варианты окраски раковин у *C. hortensis*. Мы также благодарим всех наблюдателей, которые размещали свои фотографии *C. hortensis* в двух базах данных гражданской науки (iNaturalist, UkrBIN) или в социальной сети Facebook.

ЛИТЕРАТУРА

- 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-invasors 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]
- OŹGO M. 2010. Populations of *Cepaea hortensis* (O.F.Müller, 1774), polymorphic for the colour of shell lip in north-western Poland and north-central Germany. *Folia Malacologica* 18: 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., BAIDASHNIKOV 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. Примеры городского озеленения, способствующего расселению *C. hortensis* (2 – Тернополь, 4 – Залещики, Тернопольская обл., остальное во Львове): 1 – фрагмент старой живой ограды из декоративных кустов, населенной потомками первичной интродукции; 2–4 – более молодые насаждения, где была обнаружена вторичные интродукции; 5 – пример временного выживания на ограниченной территории.

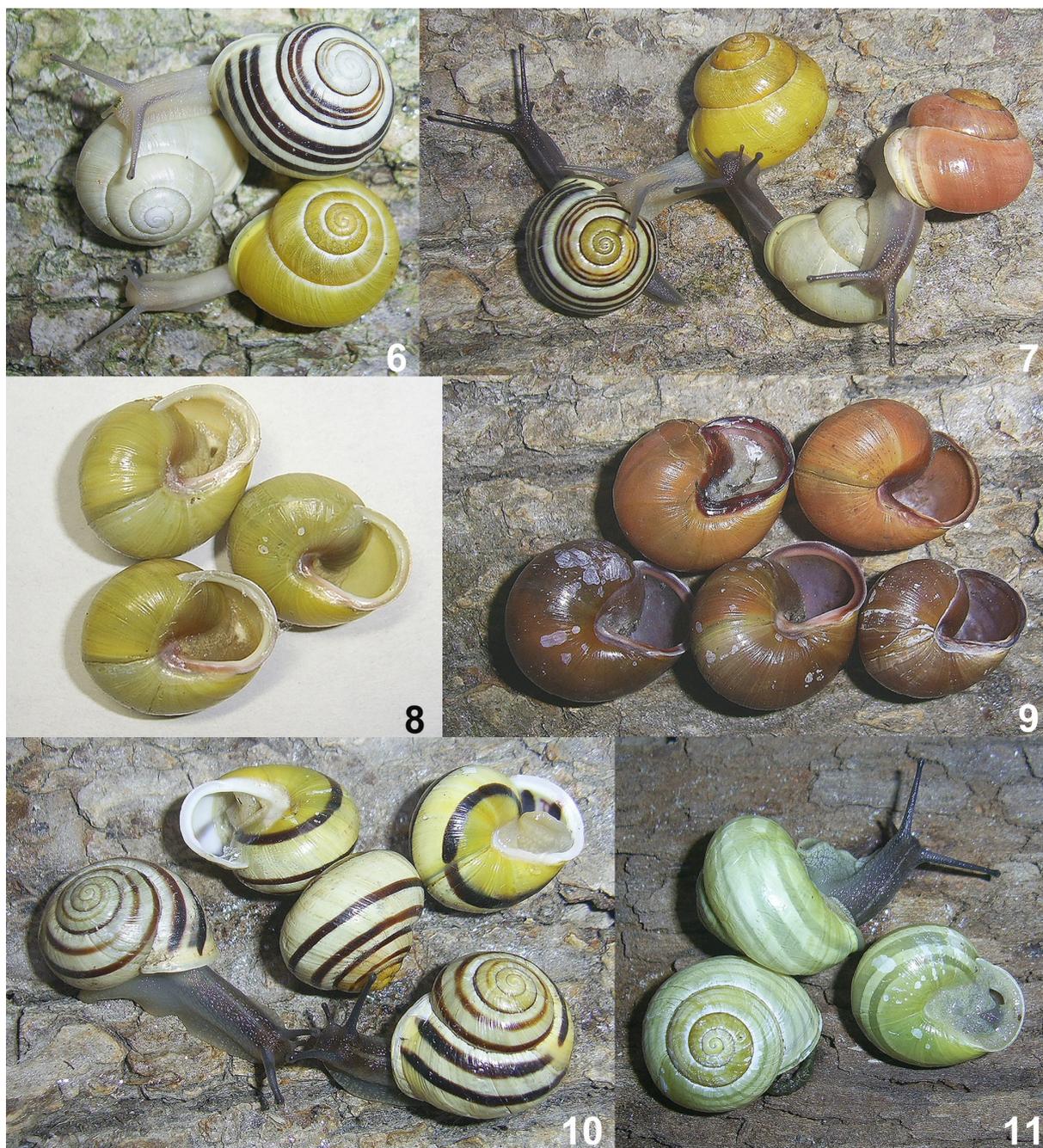
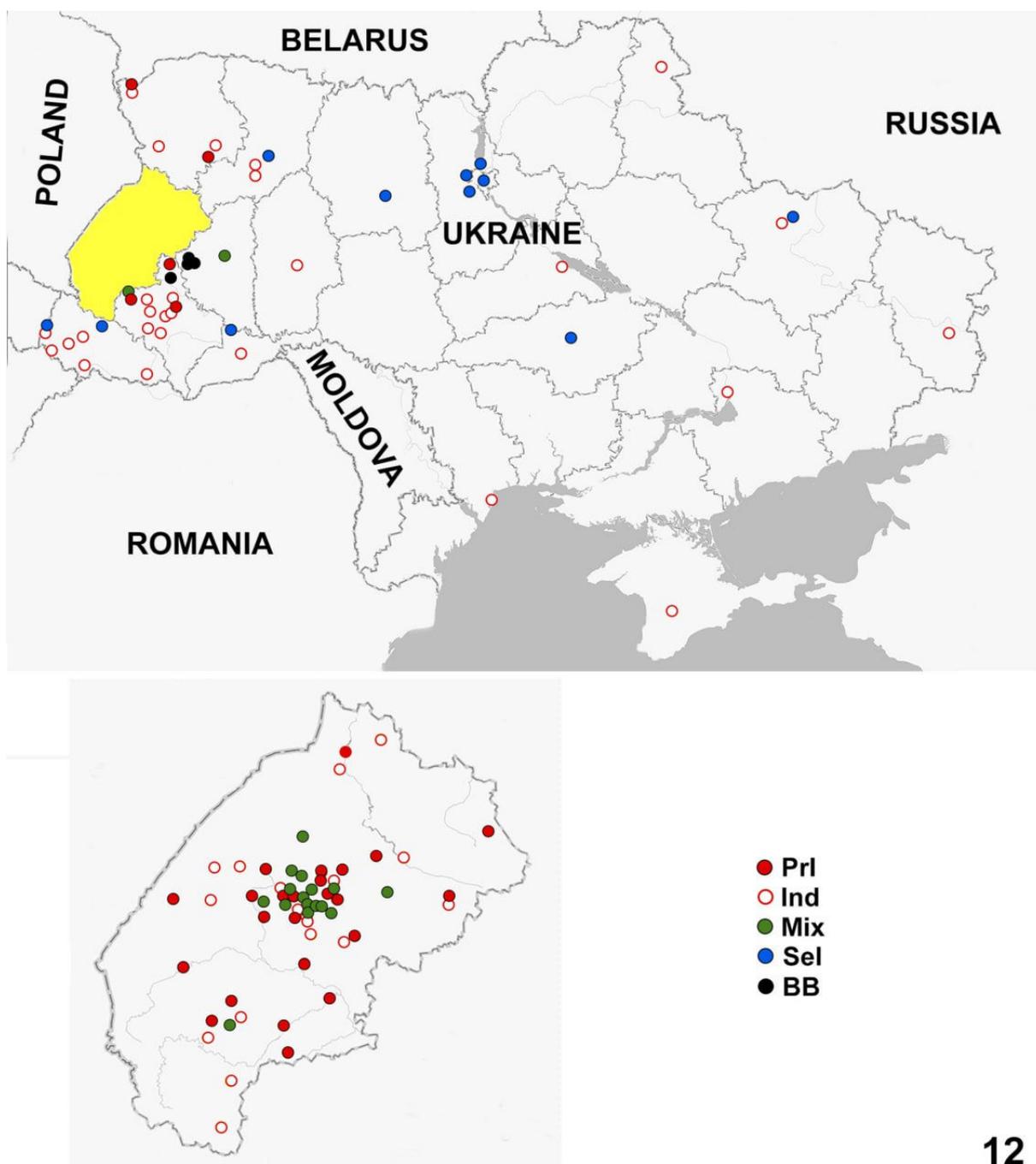


Рис. 6–11. Потомки первичной интродукции (6, 8) и более поздних независимых интродукций (остальное) *C. hortensis* в Украину: 6, 9 – Львов; 7, 10 – Тернополь; 8 – Дубляны, Львовская обл.; 11 – Солонка, Львовская обл. Детальнее см. в разделе «Материал и методы».



12

Рис. 12. Проанализированные находки *C. hortensis* в Украине (вверху) и ее Львовской области (внизу), обозначенные в соответствии с обнаруженными вариантами окраски. Условные обозначения см. в разделе “Материал и методы». Карта составлена на основании данных, обобщенных в Appendix 1.



Рис. 13–19. *C. hortensis* из Бережан, Тернопольская обл.: 13, 14 – места сборов; 15–17 – полосатые улитки разного возраста в местообитаниях; 18 – взрослые полосатые особи в лаборатории; 19 – три варианта окраски раковины.

Табл. 1. Находки окрасочных признаков, отсутствующих у потомков первичной интродукции *C. hortensis* в Украину (более детально см. Appendix 1)

Административные области	Впервые зарегистрированы	Y-b	P-0	P-b	B-0	DL	DB
Ивано-Франковская	2025	+	–	–	–	–	–
Житомирская	2018	+	–	–	–	–	+
Закарпатская	2015	?	+	?	–	–	+
Киевская	2020	+	+	–	–	–	+
Кировоградская	2023	–	+	–	–	–	–
Львовская	2019	+	+	+	+	+	+
Ровенская	2022	+	–	–	–	–	–
Тернопольская	2021	+	+	–	–	–	+
Харьковская	2021	+	+	–	–	–	–

Табл. 2. Комбинации окраски раковины и ее губы на 34 участках с признаками вторичных интродукций во Львовской области (звездочками обозначены окрасочные признаки, отсутствующие у потомков первичной интродукции)

Цвет губы	Количество участков с фенотипами						
	A-0	A-b	Y-0	*Y-b	*P-0	*P-b	*B-0
Только белая	18	28	31	29	3	1	1
Белая и *темная	–	–	3	2	–	–	–
Только *темная	–	–	–	1	15	9	2

Табл. 3. Изменчивость фенетической структуры в проанализированных выборках с запада Украины (состав всех выборок см. в Appendix 2)

Окраска раковины	Среднее, %	Min, %	Max, %	Fst
Фоновый цвет полосатых раковин: только белый (75 участков)				
Полосатая раковина	21,6±2.7	1,8	100	0,316
Бесполосая раковина	78,4±2.7	0	98,2	0,316
Желтая бесполосая раковина	73,6±2.6	0	98,2	0,255
Белый фоновый цвет	26,4±2.6	1,8	100	0,255
Желтый фоновый цвет	73,6±2.6	0	98,2	0,255
Розовый фоновый цвет	–	–	–	–
Фенотипы, отсутствующие у потомков первичной интродукции	–	–	–	–
Фоновый цвет полосатых раковин: белый и другой (31 участок)				
*включает два участка, где белые полосатые раковины были обнаружены только у молодых особей				
Полосатая раковина	29,1±3.6	4,0	76,0	0,183
Бесполосая раковина	70,9±3.6	24,0	96,0	0,183
Желтая бесполосая раковина	60,4±3.5	18,6	94,0	0,149
Белый фоновый цвет	17,8±3.0	0*	75,0	0,187
Желтый фоновый цвет	74,2±3.1	25,0	100	0,146
Розовый фоновый цвет	7,7±1.8	0	27,8	0,130
Фенотипы, отсутствующие у потомков первичной интродукции	21,8±3.0	0,4	79,7	0,155
Фоновый цвет полосатых раковин: не белый (19 участков)				
Полосатая раковина	24,1±3.6	3,2	60,9	0,124
Бесполосая раковина	75,9±3.6	39,1	96,8	0,124
Желтая бесполосая раковина	58,5±5.4	5,7	95,0	0,213
Белый фоновый цвет	8,6±3.1	0	50,0	0,216
Желтый фоновый цвет	82,2±4.7	26,4	100	0,271
Розовый фоновый цвет	7,8±3.4	0	47,2	0,282
Фенотипы, отсутствующие у потомков первичной интродукции	32,9±5.0	5,0	94,3	0,202

Табл. 4. Преобладание бесполосых и желтых бесполосых раковин в проанализированных выборках с запада Украины (группы выборок соответствуют табл. 3)

Фоновый цвет полосатых раковин	Доля в выборках	
	более 50%	более 70%
Для бесполосых раковин		
Только белый (75 участков)	67 участков (=89,3%)	61 участок (=81,3%)
Белый и другой (31 участок)	26 участков (=83,9%)	19 участков (=61,3%)
Не белый (19 участков)	18 участков (=94,7%)	13 участков (=68,4%)
Для желтых бесполосых раковин		
Только белый (75 участков)	66 участков (=88,0%)	54 участка (=72,0%)
Белый и другой (31 участок)	22 участка (=71,0%)	12 участков (=38,7%)
Не белый (19 участков)	14 участков (=73,7%)	6 участков (=31,6%)

Табл. 5. Коэффициент инбридинга (F_{st}), рассчитанный от частот двух окрасочных признаков, согласно литературным данным и нашим исследованиям (три группы выборок с запада Украины аналогичны табл. 3)

Локалитет, источник информации	Комментарий	Количество участков	Бесполовые	Желтые
город Львов, 1999–2004 гг. (GURAL-SVERLOVA & GURAL 2022b)	Вне природного ареала, не более 50 лет после интродукции	36	0,154	0,122
город Львов, 2015–2021 гг. (там же)	Аналогично, но на 10–20 лет позже	38	0,101	0,084
запад Украины, 2001–2025 гг. (эта публикация)	Первичная интродукция, вне Львова	75	0,316	0,255
запад Украины, 2019–2025 гг. (эта публикация)	Смешанные популяции	31	0,183	0,146
запад Украины, 2021–2025 гг. (эта публикация)	Вторичные интродукции	19	0,124	0,271
город Sibiu, Румыния (GHEOSA et al. 2019)	Вне природного ареала, столетие после интродукции	37	0,445	0,187
город Sheffield, Великобритания (CAMERON et al. 2009)	Недавно колонизированная территория внутри природного ареала	38	0,416	–
возле Rickmansworth, Великобритания (GHEOSA et al. 2019)	Давно сформировавшиеся популяции в стабильных местообитаниях (живые изгороди)	66	0,095	0,086

Шацк	Ind	2002	–	2002	–	–	+	–	–	–	–	–	–	PO
Житомирская область														
Житомир	SeI	2018	2018	2025	?	+	+	+	–	–	–	–	+	iN, UB
Закарпатская область														
*Ужгород	SeI	2015	2015	2025	?	+	+	–	+	–	–	–	+	PO, iN, ap2
Батьево	Ind	2023	–	2023	–	+	–	–	–	–	–	–	–	iN
Ботфалва	Ind	2023	–	2023	–	–	+	–	–	–	–	–	–	iN
Виноградов	Ind	2023	–	2024	–	–	+	–	–	–	–	–	–	PM, UB
*Мукачево	Ind	2018	–	2021	–	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, iN, ap2
Пилипец (и окрестности?)	SeI?	2021	021?	2025	–	?	+	?	–	?	–	–	–	iN, UB
Рахов	Ind	2021	–	2023	–	–	+	–	–	–	–	–	–	iN
Свалява	Ind	2023	–	2023	–	–	+	–	–	–	–	–	–	UB
Запорожская область														
Запорожье	Ind	2023	–	2023	–	–	+	–	–	–	–	–	–	iN
Ивано-Франковская область														
*Ивано-Франковск	PrI	2002	–	2025	+	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, SOC, iN, ap2
*Богородчаны	Ind	2019	–	2019	–	+	+	–	–	–	–	–	–	PO
*Болехов	Mix	2023	2025	2025	+	+	+	+	–	–	–	–	–	PO, iN, ap2
Брошнев-Осада	Ind	2023	–	2025	–	+	+	–	–	–	–	–	–	iN

*Бурштын	BB	2025	2025	2025	+	-	+	+	-	-	-	-	-	PO, ap2
Герыня	PrI	2023	-	2023	+	+	+	-	-	-	-	-	-	iN
Лисец	Ind	2023	-	2023	-	-	+	-	-	-	-	-	-	iN
Пасечная	Ind	2024	-	2024	-	-	+	-	-	-	-	-	-	iN
*Рогатин	PrI	2025	-	2025	-	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, ap2
между Слобода- Небыловская и Красное	Ind	2023	-	2023	+	-	-	-	-	-	-	-	-	UB
*Старая Гута	Ind	2024	-	2024	+	-	-	-	-	-	-	-	-	PO
Угринов	Ind	2019	-	2025	+	-	+	-	-	-	-	-	-	PO, iN
Киевская область														
Киев	SeI	2020	2020	2025	?	+	+	+	+	-	-	-	+	PM, FB, iN
Боярка	SeI	2025	2025	2025	?	+	+	-	-	-	-	-	+	iN
Ирпень	SeI	2023	2023	2023	-	-	+	-	-	-	-	-	+	iN
Новые Петровцы	SeI	2025	2025	2025	-	-	+	-	+	-	-	-	-	PM
Кировоградская область														
Кропивницкий	SeI	2023	2023	2025	-	?	+	-	+	-	-	-	-	iN
Крым														
Симферополь	Ind	2024	-	2024	-	-	+	-	-	-	-	-	-	iN
Луганская область														
Луганск	Ind	2018	-	2018	-	-	+	-	-	-	-	-	-	UB

Львовская область															
*Львов	Mix	1994	2019	2025	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	PO, (iN, UB – only common phenotypes), ap2
*Бобрка	PrI	1990s	–	2023	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	PO, ap2
*Борки	Mix	2019	2024	2024	+	+	+	+	+	–	–	+	+	PO, ap2	
*Борислав	PrI	2019	–	2019	+	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, ap2	
*Броды	PrI	2020	–	2023	–	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, iN, ap2	
*Брюховичи	Mix	2017	2024	2024	+	+	+	–	+	+	–	+	+	PO, ap2	
*Буск	Ind	2023	–	2025	–	+	–	–	–	–	–	–	–	PO, ap2	
*Великие Глебовичи	Ind	2018	–	2018	–	–	+	–	–	–	–	–	–	PO	
*Великий Любень	PrI	2016	–	2017	–	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, ap2	
*Винники	PrI	2019	–	2025	+	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, iN, ap2	
Вороняки	Ind	2022	–	2022	–	–	+	–	–	–	–	–	–	iN	
*Глиняны	Mix	2025	2025	2025	+	+	+	+	–	–	–	–	–	PO, ap2	
Горняк	Ind	2023	–	2023	–	–	+	–	–	–	–	–	–	iN	
*Городок	Mix	2017	2023	2025	–	+	+	+	+	+	–	+	+	PO, ap2	
*Давыдов и	Mix	2021	2021	2024	+	+	+	+	+	–	–	–	+	PO, ap2	

окрестности														
*Дрогобыч	PrI	2009	–	2025	–	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, iN, ap2
*Дроздовичи	PrI	2025	–	2025	–	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, ap2
*Дубляни	PrI	2017	–	2023	+	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, iN, ap2
*Жидачев	PrI	2025	–	2025	+	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, ap2
*Жовква и	Mix	2018	2018	2021	+	+	+	+	–	–	–	–	+	PO, ap2
окрестности														
*Запытов	PrI	2005	–	2023	–	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, ap2
*Зимна Вода	Mix	2024	2024	2025	+	+	+	+	–	–	–	–	+	PO, PM, ap2
*Золочев	PrI	2016	–	2023	+	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, iN, UB, ap2
*Зубра	Mix	2019	2019	2023	+	+	+	+	+	+	–	+	+	PO, ap2
*Ивано-Франково	PrI	2006	–	2025	+	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, iN, ap2
Каменополь	Ind	2023	–	2023	–	–	+	–	–	–	–	–	–	iN
*Конопница и	PrI	2005	–	2023	+	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, ap2
окрестности														
*Лапаевка	PrI	2021	–	2023	+	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, iN, ap2
Липники	Ind	2025	–	2025	–	+	+	–	–	–	–	–	–	iN
*Малехов	PrI	2019	–	2025	–	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, iN, ap2
*Моршин	PrI	2025	–	2025	+	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, ap2
*Мостиска	PrI	2025	–	2025	–	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, ap2
Навария	Ind	2021	–	2021	–	–	+	–	–	–	–	–	–	iN

*возле Неслухова	PrI	2023	–	2023	+	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, ap2
*Николаев и окрестности	PrI	2003	–	2025	–	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, ap2
Новояворовск	Ind	2025	–	2025	–	+	+	–	–	–	–	–	–	iN
*Оброшино	Mix	2016	2020	2024	+	+	+	+	–	–	–	–	–	PO, ap2
*Пасеки- Зубрицкие (включая *Горишний)	Mix	2023	2025	2025	–	+	+	+	–	–	–	–	+	PO, ap2
Первятичи	Ind	2024	–	2024	–	–	+	–	–	–	–	–	–	iN
*Подборцы	Mix	2021	2021	2024	+	+	+	+	+	+	+	+	+	PO, ap2
*Пустомыты и окрестности	PrI	2001	–	2021	+	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, ap2
возле Раковца	Ind	2021	–	2021	–	–	+	–	–	–	–	–	–	iN
*Самбор	PrI	2025	–	2025	+	+	+	–	–	–	–	–	–	PO, ap2
Сколе и окрестности	Ind	2023	–	2023	–	+	+	–	–	–	–	–	–	iN, FB, UB
Славско	Ind	2021	–	2023	–	+	+	–	–	–	–	–	–	iN
*Сокольники	Mix	2023	2023	2025	+	+	+	+	+	–	–	+	+	PO, ap2
*между Сокольниками и	Mix	2023	2024	2024	+	+	+	–	+	+	+	+	+	PO, ap2

Львовом														
*Солонка	Mix	2019	2021	2023	+	+	+	+	-	+	-	-	+	PO, ap2
*Стебник	Ind	2023	-	2024	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, ap2
*Стрый	PrI	2025	-	2025	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, ap2
*Судовая Вишня	Ind	2025	-	2025	-	+	+	-	-	-	-	-	-	PO
Суховоля	Ind	2022	-	2023	-	+	+	-	-	-	-	-	-	iN, FB
Сходница	Ind	2018	-	2024	?	+	+	-	-	-	-	-	-	iN, UB
*Трускавец	Mix	2017	2025	2025	+	+	+	+	+	-	-	+	+	PO, SOC, iN, FB, ap2
*Чишки	PrI	2023	-	2024	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, ap2
*Шептицкий (Червоноград)	PrI	2007	-	2007	+	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, SOC, ap2
*Яворов	Ind	2022	-	2022	-	+	+	-	-	-	-	-	-	PM, SOC
Одесская область														
Одесса	Ind	2022	-	2023	-	-	+	-	-	-	-	-	-	iN
Ровенская область														
Ровно	Ind	2025	-	2025	-	-	+	-	-	-	-	-	-	iN
*Здолбунов	Ind	2020	-	2025	-	+	+	-	-	-	-	-	-	PO, iN
Олександрійська об'єдінена територіальна	SeI	2022	2022	2024	-	-	-	+	-	-	-	-	-	iN

община														
Сумская область														
Глуховский р-н	Ind	2022	–	2022	+	–	–	–	–	–	–	–	–	iN
Тернопольская область														
*Тернополь	Mix	2019	2023	2025	+	+	+	+	+	–	–	–	+	PO, FB, iN, ap2
*Бережаны	BB	2024	2025	2025	+	–	+	+	–	–	–	–	–	PO, ap2
*Залещики	SeI	2025	2025	2025	+	–	+	+	–	–	–	–	–	PO, ap2
*Посухов	BB	2025	2025	2025	+	–	+	+	–	–	–	–	–	PM, SOC, iN, ap2
*Рай	BB	2021	2021	2025	–	–	+	+	–	–	–	–	–	PO, iN
Харьковская область														
Харьков	SeI	2021	2021	2024	–	+	+	+	+	–	–	–	–	iN, UB
Высокий	Ind	2021	–	2021	+	–	–	–	–	–	–	–	–	iN
Хмельницкая область														
Хмельницкий	Ind	2016	–	2025	+	+	+	–	–	–	–	–	–	PM, iN
Черкасская область														
Черкассy	Ind	2025	–	2025	–	–	+	–	–	–	–	–	–	iN
Черновицкая область														
Черновцы	Ind	2018	–	2018	–	–	+	–	–	–	–	–	–	iN

APPENDIX 2

Исследованные выборки *C. hortensis* из Украины: DL-1 – темная губа у всех розовых раковин, DL-2 – темная губа у всех розовых и коричневых раковин, DL-3 – темная губа у всех розовых и некоторых желтых раковин, GC – сборы возле садовых центров, действующих или недавно закрытых, hu – гиалозонатные полосы, 3b (three-banded) – полосатые раковины с отсутствием второй и четвертой полосы. Как «сборная выборка» обозначены данные с большой территории, нередко – из разных частей населенного пункта. Плюсами показаны варианты окраски, отмеченные только у неполовозрелых особей. Остальные обозначения см. в разделе «Материал и методы».

Населенный пункт	Координаты	Годы	Фенотипы						Всего	Примечания	
			A-0	A-b	Y-0	Y-b	P-0	P-b			B-0
Волынская область											
Луцк	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	–
Владимир (Владимир-Волынский)	50°50'32.9"N, 24°19'15.3"E	2025	–	–	17	–	–	–	–	17	–
возле Мельников (биостационар)	51°34'03.0"N, 23°54'00.6"E	2000– 2007	–	6	18	–	–	–	–	24	–
Закарпатская область											
Ужгород	48°37'28.2"N, 22°17'47.4"E	2015+	–	–	11	–	13	–	–	24	DB

2018											
Мукачево	48°26'29.3"N, 22°43'12.0"E	2018	–	12	–	–	–	–	–	12	–
Ивано-Франковская область											
Ивано-	48°55'32.1"N, 24°43'34.7"E	2018	18	5	63	–	–	–	–	86	–
Франковск	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	–
Болехов	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	–
Бурштын	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	–
Львовская область											
Львов (только участки с регионально редкими 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+ 2024	113	28	409	2	–	–	–	552	GC
	49°50'09.1"N, 24°02'29.8"E	2021– 2022	–	–	6	12	3	2	–	23	DL-3, DB
	49°49'50.2"N, 23°57'57.0"E	2022– 2023	8	–	77	4	35	–	–	124	GC, DB
	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+ 2025	–	–	23	8	4	–	–	35	DL-1, DB
	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– 2025	1	6	11	3	–	–	–	21	DB
	49°50'43.5"N, 24°00'41.1"E	2023– 2024	–	–	3	11	25	–	14	53	DL-2, DB, hy
	49°49'40.9"N, 24°00'27.5"E	2023– 2025	–	20	16	10	–	–	–	46	DB
	49°49'45.8"N, 24°01'29.5"E	2025	–	10	29	2	–	–	–	41	–
Бобрка	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	–

Борки	сборная выборка	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
Броды	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	–
Брюховичы	сборная выборка	2017–	–	13	65	–	–	–	–	78	–
		2018									
	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
Буск	49°57'51.9"N, 24°36'36.4"E	2023+	–	11	–	–	–	–	–	11	
		2025									
Великий	49°43'24.6"N, 23°42'49.8"E	2016–	–	20	106	–	–	–	–	126	–
Любень		2017									
Винники	сборная выборка	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	–
Глиняны	49°49'31.9"N, 24°31'36.2"E	2025	2	–	23	–	–	–	–	25	–
	сборная выборка	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–	–	476	220	–	–	–	–	696	–

		2024									
	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
Давыдов и окрестности	49°46'00.3"N, 24°06'30.1"E	2021+	2	9	12	12	1	–	–	36	GC, DB
		2024									
	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–	2	3	50	3	–	–	–	58	–
		2024									
Дрогобыч	49°21'25.4"N, 23°31'04.9"E	2023	–	8	23	–	–	–	–	31	–
Дроздовичи	49°48'13.4"N, 23°38'15.9"E	2025	–	5	6	–	–	–	–	11	–
Дубляны	49°54'00.5"N, 24°05'21.6"E	2017–	3	78	450	–	–	–	–	531	–
		2018									
Жидачев	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+	+	1	11	9	–	–	–	21	DB
		2019									
	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	–
Запытов	сборная выборка	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	–
Золочев	сборная выборка	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
Ивано- Франково	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	–
Конопница	сборная выборка	2023	5	14	45	–	–	–	–	64	–
Лапаевка	сборная выборка	2023	3	4	37	–	–	–	–	44	–
Малехов	сборная выборка	2019+	–	2	19	–	–	–	–	21	–

		2025									
	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	–
Мостиска	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	–
возле Неслухова	49°58'43.4"N, 24°26'13.5"E	2023	5	10	66	–	–	–	–	81	–
Николаев и окрестности	неизвестны, возле населенного пункта	2003	–	–	172	–	–	–	–	172	–
	49°31'50.3"N, 23°58'52.6"E	2018+	–	1	55	–	–	–	–	56	–
		2025									
Оброшино и окрестности	49°47'13.8"N, 23°52'24.6"E	2016–	1	202	177	–	–	–	–	380	–
		2019									
	сборная выборка	2017–	5	15	58	–	–	–	–	78	–
		2019									
	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–	–	+	9	1	–	–	–	10	–
		2024									
Пасеки-	49°46'31.2"N, 24°04'48.9"E	2023+	–	1	21	–	–	–	–	22	–

Солонка	сборная выборка	2019	–	1	12	–	–	–	–	13	–
	49°44'56.8"N, 24°00'24.2"E	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–	1	2	11	–	–	–	–	14	GC
		2024									
Стрый	сборная выборка	2025	1	2	18	–	–	–	–	21	–
Трускавец	сборная выборка	2023–	3	2	23	–	–	–	–	28	–
		2024									
	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–	6	5	52	–	–	–	–	63	GC
		2024									
Шептицкий	50°23'18.4"N, 24°14'56.1"E	2007	1	10	87	–	–	–	–	98	–
(Червоноград)	неизвестны	2007	–	–	62	–	–	–	–	62	–
Тернопольская область											
Тернополь	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	–
Бережаны	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	–
Залещики	48°38'17.3"N, 25°44'07.6"E	2025	4	–	7	+	–	–	–	11	–
Посухов	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	–