

Активная и пассивная миграция наземных моллюсков: обзор

С. С. КРАМАРЕНКО

Николаевский национальный аграрный университет, ул. Парижской коммуны, 9,
Николаев, 54020, УКРАИНА; e-mail: KSS0108@mail.ru

Active and passive dispersal of terrestrial mollusks: a review

S. S. KRAMARENKO

Mykolayiv National Agrarian University, Parizhskoy komuny str., 9, Mykolayiv 54020, UKRAINE; e-mail: KSS0108@mail.ru

ABSTRACT. The patterns of the migration activity of 43 species of land snails and slugs were analyzed on the basis of both original and literature data. Different species of terrestrial mollusks demonstrate significant intra- and interspecific differences in their migratory abilities. During short-term experiments, the distance from release point was determined mainly by displacement of individuals by random (Brownian) motion. Random events of passive dispersal of the snails (homing) were observed in the course of the long-term experiments lasting several years. The possibility of passive dispersal of terrestrial mollusks by means of different mechanisms (anemochory, hydrochory, zoochory and anthropochory) has been shown. Two distinct spatial scales in the process of the terrestrial mollusks invasion (transcontinental and intra-continental) were distinguished. Most cases of transcontinental invasion represent mainly the transfer of European species to Africa, North and South America, and Australia.

Введение

Перемещение особей между популяциями существенно влияет на генетическую структуру и демографические процессы, способствует потоку генов и поддержанию внутривидовой генетической изменчивости [Dobzhanski, Wright, 1943; Endler, 1977; Slatkin, 1985]. Миграционная активность также является важной компонентой при определении скорости расширения границ локальной популяции, ре-колонизации или заселения ранее свободных участков [Hanski, Gilpin, 1997].

Известно, что степень вагильности может в значительной степени влиять на эффективную численность популяции и скорость потока генов, особенно если популяция пространственно структурирована в зависимости от наличия мест обитания и источников пищи. «Разрезание» потока

генов, напротив, может привести к генетической дифференциации локальных популяций в результате проявления локального отбора или дрейфа генов [Dobzhansky, Wright, 1943].

Миграционная активность особей в пределах популяций и между ними является важной, но пока мало изученной областью демэкологии [Wiens, 2001]. Основные паттерны миграционного поведения наземных моллюсков варьируют от седентарности до номадности [Tomiyama, Nakane, 1993]. Отмечено, что естественный отбор будет благоприятствовать животным, которые остаются практически неподвижными, если они обитают в местах, в которых пригодные участки имеют пятнистое распределение, или если они не получают сигналов об условиях в соседних местах обитания [Frank, 1981]. Такие седентарные виды оказываются плохими «мигрантами», неспособными к колонизации новых территорий. Номадные же виды, адаптированные к обитанию в континуальных популяциях, могут испытывать повышенную смертность, проникая в места обитания, слабо пригодные для формирования новой колонии (например, измененные вследствие деятельности человека). Таким образом, выбор той или иной миграционной стратегии имеет важное влияние как на скорость колонизации новых мест обитания, так и на выживаемость улиток разных видов [Edworthy *et al.*, 2012].

Основная цель настоящей работы – анализ данных о паттернах миграционной активности наземных моллюсков, а также определение возможных путей и механизмов их пассивного переноса на фоне возрастающей глобализации.

Материалы и методы

Были проанализированы паттерны миграционной активности для 43 видов наземных улиток и слизней, изученных как нами непосредственно [Крамаренко, 1997; 1999; Вычалковская, Крамаренко, 2006; Попов, Крамаренко, 2004], так и используя литературные данные.

Продолжительность наблюдения над миграционной активностью наземных моллюсков варьировала от одних суток до 60 лет.

Статистические анализы были проведены с

использованием стандартных статистических процедур [Sokal, Rohlf, 1995].

Результаты и их обсуждение

Имеются значительные внутри- и межвидовые отличия в степени проявления миграционных способностей (Табл. 1).

Как и ожидалось, более крупные моллюски имеют возможность перемещаться на большие расстояния, чем мелкие. Например, среднесуточное расстояние перемещения для *Achatina fulica* (Bowdich, 1822) варьирует от 1,54 до 7,16 м, с максимальным расстоянием удаления от точки выпуска до 30 м. В то же время для кальцифильной *Chondrina clienta* (Westerlund, 1883) среднее расстояние перемещения за одни сутки не превышает 8-9 см (максимально – 35-42 см) [Baur, Baur, 1995].

В целом, для изученных видов наземных моллюсков медианное значение расстояние перемещения за одни сутки составляет 1,03 м (интерквартильный размах: 0,50-2,25 м). Медианное значение расстояния перемещения, пройденное улитками за один месяц, составляет уже 2,60 м (0,8-5,5 м). За полгода эта величина возрастает до 6,3 м (1,0-23,8 м).

Однако максимальные значения расстояния перемещения улиток могут достигать более существенных величин; например, улитки *Theba pisana* (Müller, 1774) за один месяц переместились максимально на 55 м [Baker, 1988b]. За полгода улитки *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836) удалились максимально от места выпуска на 42 м [Aubry *et al.*, 2006], а *Cepaea nemoralis* (L., 1758) – на 46 м [Schnetter, 1951].

Улитки этого вида за временной промежуток чуть более 40 лет переместились на расстояние в 1000-1500 м от места их выпуска [Örstan *et al.*, 2011]. Ранее R.A.D. Cameron [2001] уже указывал, что за период чуть более 60 лет особи данного вида переместились на 500 м от точки выпуска.

Тип гетерогенности мест обитания, локальная плотность популяции и индивидуальные характеристики, такие как размер тела, особенности питания и наличие хоминга могут влиять на характер миграционной активности наземных гастропод [Cain, Currey, 1968; Greenwood, 1974; Pollard, 1975; Oosterhoff, 1977; Cook, 1980; Cowie, 1980; Baker 1988a; 1988b; Lind, 1988; 1990; Baker, Hawke, 1990; Baur, Baur, 1990; 1991].

Получение информации о расселении наземных моллюсков – непростая задача. Ночная активность и обитание среди плотной растительности или листовом опаде приводит к предельно низкому уровню обнаружения меченых улиток. В 80-90 г.г. прошлого столетия было применено использование радиометок для определения уров-

ня миграционной активности наземных моллюсков *Ryssota uranus* (Pfeiffer, 1861) [Auffenberg, 1982], *Cornu aspersum* (Müller, 1774) [Bailey, 1989], *Achatina fulica* (Bowdich, 1822) [Tomiyama, Nakane, 1993]. Однако, радиометки пригодны лишь для улиток с диаметром раковины более 30 мм. Для многих видов наземных гастропод с более мелкой раковиной, расселение характеризуется оценкой смещения маркированных особей (например, для *Cepaea nemoralis* [Cameron, Williamson, 1977], *Theba pisana* [Baker, 1988b], *Arianta arbustorum* (L., 1758) [Baur, 1986; 1993], *Candidula intersecta* (Poiret, 1801) [Cowie, 1980], *Cernuella virgata* (Da Costa, 1778) [Cowie, 1980; Baker, 1988a]).

Кроме того, при изучении индивидуальных перемещений у наземных гастропод появляются проблемы, связанные, главным образом, с наличием у них хоминга и формированием слизистых дорожек (для *Helix pomatia* (L., 1758) [Edelstam, Palmer, 1950], для *Euglandina rosea* (Férussac, 1821) [Cook, 1985], для *Limax maximus* L., 1758 [Gelperin, 1974], для *L.pseudoflavus* Evans, 1978 [Cook, 1980]). При этом слабое внимание уделялось изучению перемещения мелких видов улиток, живущих в листовенной подстилке [Boag, 1985].

Предполагается, что все меченые улитки (вне зависимости от того перемещаются ли они на большие расстояния или на малые) имеют равные шансы быть обнаруженными. В действительности же большинство более мобильных особей имеют более низкую вероятность быть обнаруженным вследствие увеличения размеров территории поиска. Более того, предполагается, что повышение уровня плотности популяции в месте выпуска моллюсков в начале эксперимента никак не влияет на величину перемещения отдельных особей. Однако улитки, обитающие при более высоких уровнях плотности популяции, могут взаимодействовать посредством веществ, содержащихся в их слизистых дорожках, что также может способствовать повышению скорости расселения [Cameron, Williamson, 1977].

В целом, для наземных моллюсков имеется достоверная тенденция к увеличению расстояния удаления от точки выпуска в зависимости от продолжительности эксперимента (Рис. 1). Однако эта тенденция в значительной степени маскируется высокой изменчивостью оценок, полученных для самого короткого временного интервала наблюдений (одни сутки). Таким образом, результаты, полученные при проведении экспериментов по изучению суточной миграционной активности наземных моллюсков, имеют очень большую погрешность и снижают точность прогнозов, сделанных на их основе (линия №1 на Рис. 1).

Удаление этих данных из анализа резко повы-

Таблица 1. Показатели миграционной активности для разных видов наземных моллюсков

Table 1. Active migration values for different species of terrestrial mollusks

Вид	Период наблюдения	Расстояние перемещения, м		Источник
		среднее	максимальное	
<i>Achatina fulica</i> (Bowdich, 1822)	1 сутки	2,50	30,00	Tomiyama, Nakane, 1993
<i>Achatina fulica</i>	1 сутки	7,16	19,80	Butler, 1965
<i>Achatina fulica</i>	1 сутки	1,54		Tomiyama, Nakane, 1993
<i>Aegopinella nitidula</i> (Draparnaud, 1805)	1 сутки	0,60		Paul, 1978
<i>Allogona townsendiana</i> (Lea, 1838)	1 сутки	1,69	4,95	Edworthy <i>et al.</i> , 2012
<i>Anguispira alternata</i> (Say, 1816)	1 сутки	0,76		Pearce, 1990
<i>Arianta arbustorum styrica</i> (Frauenfeld, 1868)	1 сутки	0,18	5,48	Kleewein, 1999
<i>Arianta arbustorum</i> (L., 1758)	1 сутки	0,58	4,44	Baur, Baur, 1993
<i>Arion lusitanicus</i> Mabille, 1868	1 сутки	1,08		Grimm, Schaumberger, 2002
<i>Arion rufus</i> (L., 1758)	1 сутки	8,20		Müller, Ohnesorge, 1985
<i>Brephulopsis bidens</i> (Krynicky, 1833)	1 сутки	0,40		Крамаренко, неопубл. данные
<i>Brephulopsis cylindrica</i> (Menke, 1828)	1 сутки	0,15	0,42	Крамаренко, неопубл. данные
<i>Candidula intersecta</i> (Poiret, 1801)	1 сутки		1,20	Cowie, 1980
<i>Ceruellia virgata</i> (Da Costa, 1778)	1 сутки		3,00	Cowie, 1980
<i>Chondrina avenacea</i> (Bruguière, 1792)	1 сутки	0,13		Baur, Baur, 1994
<i>Chondrina clienta</i> (Westerlund, 1883)	1 сутки	0,09	0,35	Baur, Baur, 1995
<i>Chondrina clienta</i>	1 сутки	0,08	0,42	Baur, Baur, 1995
<i>Deroceras reticulatum</i> (Müller, 1774)	1 сутки	4,60	7,70	Bailey, 1989
<i>Hedleyella falconeri</i> (Gray, 1834)	1 сутки	5,10	13,96	Murphy, 2002
<i>Helicella itala</i> (L., 1758)	1 сутки	0,50	1,87	Oggier, 1994
<i>Helix pomatia</i> (L., 1758)	1 сутки	0,87	3,65	Lind, 1988
<i>Mesodon thyroidus</i> (Say, 1817)	1 сутки	2,25		Pearce, 1990
<i>Neohelix albolabris</i> (Say, 1817)	1 сутки	1,22		Pearce, 1990
<i>Trichia plebeius</i> (Draparnaud, 1805)	1 сутки	0,90		Paul, 1978
<i>Xeropicta derbentina</i> (Krynicky, 1836)	1 сутки	1,03	3,10	Попов, Крамаренко, 2004
<i>Xeropicta krynickii</i> (Krynicky, 1833)	1 сутки	1,44	2,95	Попов, Крамаренко, 2004
<i>Zonitoides nitidus</i> (Müller, 1774)	1 сутки	2,70		Didier, Rondelaud, 1989
<i>Xeropicta derbentina</i> (Krynicky, 1836)	2 суток	1,56	4,02	Попов, Крамаренко, 2004
<i>Xeropicta krynickii</i>	2 суток	1,82	3,70	Попов, Крамаренко, 2004
<i>Chondrina clienta</i>	3 суток	0,10	0,44	Baur, Baur, 1995
<i>Achatina fulica</i>	3 суток	8,56	24,40	Butler, 1965
<i>Achatina fulica</i>	4 суток	11,70	24,40	Butler, 1965
<i>Chondrina clienta</i>	6 суток	0,10	0,34	Baur, Baur, 1995
<i>Brephulopsis bidens</i>	7 суток	0,50		Крамаренко, неопубл. данные
<i>Brephulopsis cylindrica</i>	7 суток	0,77	3,84	Крамаренко, неопубл. данные
<i>Helix pomatia</i>	7 суток	2,67	4,00	Pollard, 1975
<i>Chondrina avenacea</i>	7 суток	0,96		Baur, Baur, 1994
<i>Helicella itala</i>	7 суток	1,68	6,43	Oggier, 1994
<i>Achatina fulica</i>	12 суток	9,85	24,40	Butler, 1965
<i>Brephulopsis bidens</i>	14 суток	0,61	2,72	Крамаренко, 1999
<i>Brephulopsis cylindrica</i>	14 суток	0,45	2,47	Крамаренко, 1997
<i>Brephulopsis cylindrica</i>	14 суток	1,09	3,98	Вычалковская, Крамаренко, 2006
<i>Brephulopsis cylindrica</i>	14 суток	1,16	3,85	Вычалковская, Крамаренко, 2006
<i>Helicella itala</i>	14 суток	2,41	10,18	Oggier, 1994
<i>Brephulopsis cylindrica</i>	15 суток	1,22	4,61	Крамаренко, неопубл. данные
<i>Trochoidea geyeri</i> (Soos, 1926)	15 суток	0,86	4,23	Pfenninger <i>et al.</i> , 1996
<i>Brephulopsis bidens</i>	25 суток	0,62	3,00	Livshits, 1985
<i>Albinaria coerulea</i> (Deshayes, 1835)	1 месяц	1,62	7,50	Giokas, Mylonas, 2004
<i>Allogona townsendiana</i>	1 месяц	2,60	5,21	Edworthy <i>et al.</i> , 2012

Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continued

Вид	Период наблюдения	Расстояние перемещения, м		Источник
		среднее	максимальное	
<i>Arianta arbustorum</i>	1 месяц	3,30	11,00	Baur, Baur, 1990
<i>Arianta arbustorum</i>	1 месяц	3,40	6,00	Baur, 1993
<i>Cermeuella virgata</i>	1 месяц	10,20	25,00	Baker, 1988a
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu, 1803)	1 месяц		12,00	Bulman, 1995
<i>Mastus butoti</i> Maassen, 1995	1 месяц	0,50	3,35	Parmakelis, Mylonas, 2004
<i>Mastus cretensis</i> (Pfeiffer, 1846)	1 месяц	1,00	3,90	Parmakelis, Mylonas, 2004
<i>Theba pisana</i> (Müller, 1774)	1 месяц	16,00	55,00	Baker, 1988b
<i>Xeropicta derbentina</i>	1 месяц	5,50	21,60	Aubry <i>et al.</i> , 2006
<i>Pomatias elegans</i> (Müller, 1774)	42 суток	0,16		Pfenninger, 2002
<i>Brephulopsis cylindrica</i>	45 суток	0,84	4,25	Крамаренко, неопубл. данные
<i>Brephulopsis bidens</i>	2 месяца	1,20		Крамаренко, 1997
<i>Cepaea hortensis</i> (Müller, 1774)	2 месяца	2,10	7,50	Bengtson <i>et al.</i> , 1976
<i>Brephulopsis cylindrica</i>	75 суток	3,12	4,04	Крамаренко, неопубл. данные
<i>Cermeuella virgata</i>	3 месяца	14,80	50,00	Baker, 1988a
<i>Theba pisana</i>	3 месяца	16,00	75,00	Baker, 1988b
<i>Arianta arbustorum</i>	3 месяца	4,90	11,00	Baur, 1993
<i>Brephulopsis cylindrica</i>	105 суток	2,41	7,10	Крамаренко, неопубл. данные
<i>Chondrina clienta</i>	4 месяца	0,85	4,85	Baur, Baur, 1995
<i>Chondrina avenacea</i>	4 месяца	0,88		Baur, Baur, 1994
<i>Brephulopsis cylindrica</i>	135 суток	1,79	7,60	Крамаренко, неопубл. данные
<i>Chondrina clienta</i>	5 месяцев	0,19	0,71	Baur, Baur, 1995
<i>Helicigona lapicida</i> (L., 1758)	5 месяцев	1,70	6,00	Baur, Baur, 2006
<i>Helix pomatia</i>	5 месяцев		50,00	Turcek, Turcekova, 1973
<i>Cepaea nemoralis</i>	6 месяцев	8,10	20,00	Lamotte, 1951
<i>Cepaea nemoralis</i>	6 месяцев	23,80	46,00	Schmetter, 1951
<i>Chondrina avenacea</i>	6 месяцев	0,96	6,12	Baur, Baur, 1994
<i>Chondrina clienta</i>	6 месяцев	0,93	8,17	Baur, Baur, 1995
<i>Rumina decollata</i> (L., 1758)	6 месяцев		0,64	Dundee, 1986
<i>Xeropicta derbentina</i>	6 месяцев	27,20	42,00	Aubry <i>et al.</i> , 2006
<i>Achatinella mustelina</i> Mighels, 1845	7 месяцев	4,94		Hall, Hadfield, 2009
<i>Arianta arbustorum</i>	10 месяцев	6,20	15,00	Baur, 1993
<i>Albinaria caerulea</i> (Deshayes, 1835)	1 год	2,50	10,00	Giokas <i>et al.</i> , 2010
<i>Albinaria corrugata</i> (Bruguière, 1792)	1 год	2,00	5,00	Schilthuizen, Lombaerts, 1994
<i>Allogona townsendiana</i>	1 год	6,90	15,05	Edworthy <i>et al.</i> , 2012
<i>Arianta arbustorum</i>	1 год	12,00	23,00	Baur, 1986
<i>Candidula unifaciata</i> (Poiret, 1801)	1 год	5,00		Bahl <i>et al.</i> , 1996
<i>Cepaea hortensis</i>	1 год		86,00	Day, Dowdeswell, 1968
<i>Cepaea nemoralis</i>	1 год	10,00		Greenwood, 1974
<i>Chondrina avenacea</i>	1 год	1,98	8,40	Baur, Baur, 1994
<i>Chondrina clienta</i>	1 год	0,97	4,68	Baur, Baur, 1995
<i>Cristataria genezarethana</i> (Tristram, 1865)	1 год	0,75		Heller, Dolev, 1994
<i>Helicigona lapicida</i>	1 год	2,80	31,00	Baur, Baur, 2006
<i>Oxychilus draparnaldi</i> Beck, 1837	1 год	4,60		Frest, Rhodes, 1982
<i>Partula taeniata</i> Mörch, 1850	1 год	4,80		Murray, Clarke, 1984
<i>Allogona townsendiana</i>	2 года	12,09	27,40	Edworthy <i>et al.</i> , 2012
<i>Cepaea nemoralis</i>	2 года	9,70	25,00	Lamotte, 1951
<i>Cepaea nemoralis</i>	2 года	32,10	67,00	Schmetter, 1951

Таблица 1. Окончание

Table 1. Finished

Вид	Период наблюдения	Расстояние перемещения, м		Источник
		среднее	максимальное	
<i>Chondrina clienta</i>	2 года	1,40	7,16	Baur, Baur, 1995
<i>Helicigona lapicida</i>	2 года	6,40	26,00	Baur, Baur, 2006
<i>Allogona townsendiana</i>	3 года	19,98	32,20	Edworthy <i>et al.</i> , 2012
<i>Chondrina clienta</i>	3 года	2,14	12,70	Baur, Baur, 1995
<i>Chondrina clienta</i>	4 года	2,13	11,50	Baur, Baur, 1995
<i>Cepaea nemoralis</i>	40+ лет	1316,00		Örstan <i>et al.</i> , 2011
<i>Cepaea nemoralis</i>	60+ лет	500,00		Cameron, 2001

шает наклон линии регрессии (линия №2 на Рис. 1), величина которого приближается к ожидаемой оценке ($b = 0,5$), которая соответствует модели случайного перемещения.

Характерно, что между средним и максимальным расстоянием перемещения наземных моллюсков существует высокая достоверная корреляция (Рис. 2). Причем коэффициенты уравнения регрессии для данной зависимости достоверно не различаются для краткосрочных (до 1 года) и долгосрочных экспериментов (более 1 года) (ANCOVA: $F_{1,68} = 2,47$; $p = 0,120$).

Данный феномен оказывается очень важным, особенно при моделировании паттерна перемещения улиток с точки зрения переноса ими генетической информации (потока генов), поскольку, как показывают теоретические работы [Slatkin, 1985], обмен между популяциями даже одной особью за одно поколение оказывает значительный гомогенизирующий эффект на их генетическую структуру.

Однако при использовании разных хронологических масштабов достоверность корреляции между расстоянием перемещения улиток и затра-

ченным ими временем отличается. Если при краткосрочных исследованиях (до 1 года) она имеет высоко достоверный характер, то при проведении долгосрочных исследований (более 1 года) данная зависимость находится на границе достоверности, а для максимального возможного расстояния удаления – вообще отсутствует (табл. 2).

Это, по-видимому, обуславливается различиями механизмов, ответственных за перемещение особей. При проведении краткосрочных экспериментов удаление улиток в большей степени определяется их непосредственными перемещениями по типу случайного (броуновского) блуждания. При долгосрочных же экспериментах, длящихся несколько лет, сказываются случайные проявления пассивного переноса улиток или проявляется хоминг.

Пассивный перенос у улиток – явление, которое известно давно и упоминается еще в книге «Происхождение видов...» [Дарвин, 1991]. Многочисленные исследования этой проблемы, особенно в последние годы, показывают, что перемещение на далекие расстояния (LDD – long distance dispersal) может обуславливаться самы-

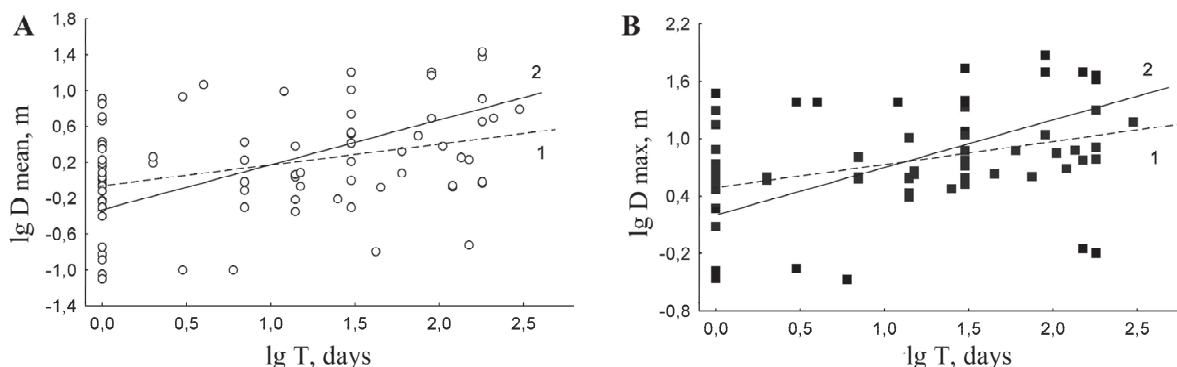


РИС. 1. График зависимости среднего (А) и максимального (В) расстояния перемещения улиток разных видов от продолжительности наблюдения при проведении краткосрочных экспериментов (до 1 года).

FIG. 1. Graph of the mean (A) and maximum (B) dispersal distance of terrestrial mollusks of different species on the duration of the observation during the short-term experiments (up to 1 year).

Таблица 2. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между расстоянием перемещения наземных моллюсков и продолжительностью экспериментов.

Table 2. Spearman's rank correlation coefficients between distance traveled by terrestrial mollusks and the duration of the experiments.

Расстояние перемещения	Краткосрочные эксперименты (до 1 года)	Долгосрочные эксперименты (более 1 года)
Среднее	$R_S = 0,326; n = 76; p = 0,0045$	$R_S = 0,446; n = 22; p = 0,038$
Максимальное	$R_S = 0,402; n = 63; p = 0,0011$	$R_S = 0,213; n = 16; p = 0,429$

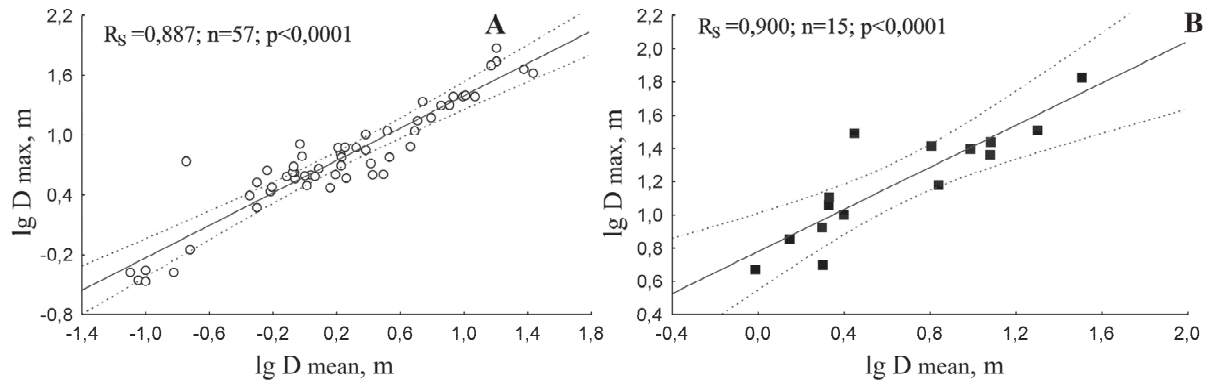


РИС. 2. Графики зависимости максимального (D_{max}) от среднего (D_{mean}) расстояния перемещения улиток разных видов при проведении краткосрочных (А) и долгосрочных экспериментов (В).

FIG. 2. Graph of the maximum (D_{max}) on the mean (D_{mean}) dispersal distance of terrestrial mollusks of different species during the short-term (A) and the long-term (B) experiments.

ми различными по форме и проявлению механизмами (табл. 3).

Так, например, в результате анемохории перенос улиток (или непосредственно, или прикрепившихся к листьям) происходит во время ураганов [Vagvolgyi, 1975; Peake, 1981; Kirchner *et al.*, 1997; Dörge *et al.*, 1999; Hausdorf, 2000]. Не менее распространено явление гидрохории, когда улитки преодолевают водные преграды на «плотах» из стволов деревьев (т.н. «рафтинг») [Douris *et al.*, 1998; Dörge *et al.*, 1999; Holland, Cowie, 2007; Jesse *et al.*, 2011], а также вследствие переноса с потоками воды при наводнениях или оползнях в горах [Шиков, 1977; Tweedie, 1961; Baur, 1993; Schilthuizen, Lombaerts, 1994].

Распространены различные формы зоохории при пассивном переносе наземных моллюсков. При этом рассматривают два варианта: экзозоохорию (перенос организмов, прикрепившихся к поверхности тела животного) и эндозоохорию (перенос организмов, прошедших через пищеварительный тракт птиц или млекопитающих). Так, Rees [1965] описывал случаи обнаружения *Pomatias elegans* (Müller, 1774) на лапках крупных одиночных пчел и шмелей, а особи *Vitrina pellucida* (Müller, 1774) и *Succinea riisei* (Pfeiffer, 1853) были обнаружены им на оперении мигрирующих птиц в Европе и Северной Америке.

Отмечены многочисленные случаи переноса *Cochlicopa lubrica* (Müller, 1774) с гнездовым материалом крупными птицами в Польше [Maciagowski *et al.*, 2012].

Гиттенбергер с соавторами [Gittenberger *et al.*, 2006] считают, что появлению на островах Тристан-де-Кунья улитки, генетически близкие к европейским *Balea perversa* (L., 1758), обязаны переносу их океаническими птицами (на расстояние около 9000 км).

Наличие специфических гаплотипов в разных частях Альп у вида *Candidula unifasciata* (Poiret, 1801) может быть объяснено ежегодными миграциями стад овец, к шерсти которых прикрепляются улитки, с зимних пастбищ на летние в течение нескольких последних веков [Dörge *et al.*, 1999; Pfenninger, Posada, 2002].

В последние годы появились сообщения о том, что наземные моллюски могут остаться живыми после прохождения через пищеварительный тракт птиц (явление эндозоохории) [Kawakami *et al.*, 2008]. Так, S. Wada с соавторами [2011] экспериментально показали, что около 15% улиток *Tornatellides boeningi* (Schumacher et Boettger, 1891), съеденных птицами, может проходить через их пищеварительный тракт живыми и неповрежденными. Возможно, наземные моллюски формируют плотную эпифрагму, которая защи-

Таблица 3. Механизмы пассивного переноса улиток.

Table 3. Mechanisms of passive dispersal of terrestrial mollusks.

Механизм	Проявление	Источник
Анемохория	- перенос улиток в результате ураганов;	Vagvolgyi, 1975; Peake, 1981; Kirchner <i>et al.</i> , 1997; Dörge <i>et al.</i> , 1999; Hausdorf, 2000
Гидрохория	- перенос улиток на плотках (рафтинг);	Douris <i>et al.</i> , 1998; Dörge <i>et al.</i> , 1999; Holland, Cowie, 2007; Jesse <i>et al.</i> , 2011
	- перенос улиток при наводнениях;	Шиков, 1977; Tweedie, 1961
	- перенос улиток при оползнях в результате дождей;	Baur, 1993; Schilthuizen, Lombaerts, 1994
Зоохория (экзозоохория)	- перенос улиток, прикрепившихся к оперению или конечностям птиц;	Дарвин, 1991; Rees, 1965; Dundee <i>et al.</i> , 1967; Dörge <i>et al.</i> , 1999; Gittenberger <i>et al.</i> , 2006; Shikov, Vinogradov, 2013
	- перенос улиток птицами с гнездовым материалом;	Maciorowski <i>et al.</i> , 2012
	- перенос улиток, прикрепившихся к лапкам шмелей;	Rees, 1965
	- перенос улиток, прикрепившихся к шерсти овец;	Fisher <i>et al.</i> , 1996; Dörge <i>et al.</i> , 1999; Pfenninger, Magnin, 2001
Зоохория (эндозоохория)	- перенос улиток в пищеварительном тракте птиц;	Biggs, 1968; Kawakami <i>et al.</i> , 2008; Wada <i>et al.</i> , 2012
Антропохория	- перенос улиток на глыбах камней при строительстве или при использовании в качестве судового балласта;	Welter-Schultes, 1998; Dörge <i>et al.</i> , 1999; Örstan, 2004
	- перенос улиток, которые представляют пищевую ценность;	Welter-Schultes, 1998
	- перенос улиток, прикрепившихся к автомобилям.	Trautner, 2000; Aubry <i>et al.</i> , 2006

щает их мягкие ткани от разъедания желудочным соком птиц.

Не менее разнообразные механизмы антропохории – от преднамеренного переноса улиток, имеющих пищевое или эстетическое значение до случайного переноса с балластным материалом, зерном, овощами, фруктами, сеном и т.п. [Welter-Schultes, 1998; Dörge *et al.*, 1999; Örstan, 2004]. Недавно появились сообщения о возможности пассивного переноса улиток, прикрепившихся к автомобилям. Так, обследовав 1247 автомобилей, Aubry с соавторами [2006] на 11 из них обнаружили улиток *Xeropicta derbentina* (от 1 до 3 особей на машине). В своем блоге доктор Örstan приводит фотографии взрослых и почти взрослых особей *Cornu aspersum* (Müller, 1774), прикрепленных к автомобилям.

В целом, можно отметить, что способность к миграции (активной и/или пассивной) у наземных моллюсков коррелирована с их размерами тела. Возможность пассивной миграции (особенно LDD) больше характерна улиткам мелкого и среднего размера и снижается у крупных форм, тогда как возможность активной миграции у более крупных моллюсков выражена в большей степени [Hausdorf, 2000]. Хотя, при этом, на возможность антропохории размер раковины назем-

ных моллюсков не влияет. Это отчетливо видно при анализе случаев интродукции наземных моллюсков, описанных, в последние 20-30 лет (Табл. 4).

Просматриваются два различных пространственных масштаба при процессах инвазии улиток – трансконтинентальный и внутриконтинентальный (межрегиональный). Случаи трансконтинентальной инвазии, как правило, касаются переноса европейских видов в Африку, Северную и Южную Америки, Австралию. Случаи межрегионального переноса могут иметь разный вектор и дистанцию. Так, например, Обри с соавторами [Aubry *et al.*, 2005; 2006] рассматривают перенос циркумпонтического и балканского вида *Xeropicta derbentina* во Францию. В то же время иберийский слизень *Arion lusitanicus* Mabilie, 1868 обнаружен уже не только в Центральной и Северной Европе, но и в странах Восточной Европы – Чехии [Horsak, Dvořak, 2003a], Польше [Kozłowski, Kornobis, 1994], Венгрии [Heга, 2005] и Украине [Гураль-Сверлова, Гураль, 2011a; 2011б].

Кроме долгого направления, отмечаются также многочисленные случаи широтного вектора переноса улиток, например, появление представителей средиземноморской малакофауны (*Cornu aspersum*, *Monacha cantiana* (Montagu,

Таблица 4. Случаи интродукции разных видов наземных моллюсков.

Table 4. Introduction events of different species of terrestrial mollusks.

Вид	Место интродукции	Источник
<i>Achatina fulica</i> (Bowdich, 1822)	Бразилия	Thiengo <i>et al.</i> , 2007; Albuquerque <i>et al.</i> , 2008; Zanol <i>et al.</i> , 2010
<i>Achatina fulica</i>	Япония	Mead, 1961; Koyano <i>et al.</i> , 1989
<i>Achatina fulica</i>	Америка	Godan, 1983
<i>Achatina fulica</i>	Фиджи	Brodie <i>et al.</i> , 2010; Brodie, Barker, 2011
<i>Achatina fulica</i>	более 50 регионов	Civeyrel, Simberloff, 1996
<i>Achatina fulica</i>	Новая Каледония	Cowie, Grant-Mackie, 2004
<i>Achatina fulica</i>	Аргентина	Gregoric <i>et al.</i> , 2011
<i>Achatina fulica</i>	США	Mead, 1961
<i>Aegopinella nitidula</i> (Draparnaud, 1805)	Канада	Forsyth <i>et al.</i> , 2001
<i>Allopeas gracilis</i> (Hutton, 1834)	Новая Каледония	Cowie, Grant-Mackie, 2004
<i>Allopeas gracilis</i>	Катар	Al-Khayat, 2010
<i>Arianta arbustorum</i> (L., 1758)	Псковская, Тверская и Московская области, РФ	Шиков, 2012
<i>Arion hortensis</i> Férussac, 1819	США	McDonnell <i>et al.</i> , 2008b
<i>Arion intermedius</i> Normand, 1852	Чили	Cadiz, Gallardo, 2007
<i>Arion intermedius</i>	США	McDonnell <i>et al.</i> , 2008b
<i>Arion lusitanicus</i> Mabile, 1868	Украина	Гураль, Сверлова, 2011a; Гураль, Сверлова, 2011b
<i>Arion lusitanicus</i>	Чехия	Horsak, Dvorak, 2003
<i>Arion lusitanicus</i>	Польша	Kozlowski, Kornobis, 1995
<i>Arion lusitanicus</i>	Венгрия	Hera, 2005
<i>Arion subfuscus</i> (Draparnaud, 1805)	США	McDonnell <i>et al.</i> , 2011
<i>Boettgerilla pallens</i> Simroth, 1912	Канада	Reise <i>et al.</i> , 2000
<i>Boettgerilla pallens</i>	Крым	Balashov, Baidashnikov, 2012
<i>Brephulopsis cylindrica</i> (Menke, 1828)	г. Киев	Вычалковская, Крамаренко, 2008
<i>Brephulopsis cylindrica</i>	г. Львов	Сверлова, 1998
<i>Carychium minimum</i> Müller, 1774	Канада	Forsyth <i>et al.</i> , 2008; Weigand, Jochum, 2010
<i>Ceciloides acicula</i> (Müller, 1774)	Тасмания	Bonham, 2005
<i>Ceciloides acicula</i>	Канада	Forsyth <i>et al.</i> , 2008
<i>Cepaea nemoralis</i> (L., 1758)	Чехия	Dvořak, Honek, 2004; Peltanova <i>et al.</i> , 2012
<i>Cernuella virgata</i> (Da Costa, 1778)	Австралия	Pomerooy, Laws, 1967
<i>Cornu aspersum</i> (Müller, 1774)	Чехия	Juříčková, Kapounek, 2009
<i>Cornu aspersum</i>	ЮАР	Sanderson, Sirgel, 2002
<i>Cornu aspersum</i>	Северная и Южная Америка	Basinger, 1931; Capinera, 2001; Sakovich, 2002
<i>Deroceras panormitanum</i> (Lessona et Pollonera, 1882)	Северная Америка	Reise <i>et al.</i> , 2006
<i>Deroceras panormitanum</i>	Польша	Wiktor, 2001
<i>Deroceras panormitanum</i>	Словакия	Dvořak <i>et al.</i> , 2003
<i>Deroceras panormitanum</i>	Чехия	Horsak, Dvořak, 2003b
<i>Deroceras reticulatum</i> (Müller, 1774)	Австралия	Molluscs as Crop Pests, 2002
<i>Deroceras reticulatum</i>	Северная Америка	Hammond, Byers, 2002
<i>Deroceras turcicum</i> (Simroth, 1894)	Чехия и Словакия	Reise, Hutchinson, 2001
<i>Deroceras turcicum</i>	Польша	Reise <i>et al.</i> , 2005
<i>Eobania vermiculata</i> (Müller, 1774)	ЮАР	Herbert, Sirgel, 2001
<i>Eobania vermiculata</i>	Катар	Al-Khayat, 2010
<i>Euglandina rosea</i> (Férussac, 1821)	Таити	Gargominy, 2008
<i>Euglandina rosea</i>	Гавайи	Meyer, Cowie, 2010
<i>Helix albescens</i> Rossmässler, 1837	г. Киев	Балашов, Василюк, 2007
<i>Helix lucorum</i> L., 1758	Чехия	Peltanova <i>et al.</i> , 2012

Таблица 4. Окончание.

Table 4. Ended.

Вид	Место интродукции	Источник
<i>Helix lucorum</i>	г. Одесса	Хлус, Ткачук, 2012
<i>Helix lucorum</i>	Днепропетровская обл., Украина	Balashov <i>et al.</i> , 2013
<i>Hygromia cinctella</i> (Draparnaud, 1801)	Чехия	Řihova, Juříčková, 2011
<i>Krynickyllus melanocephalus</i> Kaleniczenko, 1851	г. Киев	Король, Корнюшин, 2002
<i>Lehmania valentiana</i> (Férussac, 1823)	Литва	Skujiene, 2002
<i>Lehmania valentiana</i>	Сербия	Stojnić <i>et al.</i> , 2011
<i>Limicolaria flammea</i> (Müller, 1774)	Азия (Сингапур)	Tan, Clements, 2011
<i>Monacha cantiana</i> (Montagu, 1803)	Чехия	Hlavač, Peltanova, 2010; Peltanova <i>et al.</i> , 2012
<i>Monacha cartusiana</i> (Müller, 1774)	Польша	Cholewa <i>et al.</i> , 2003; Gorka, 2005
<i>Monacha cartusiana</i>	Чехия	Pech, Pechova, 2009
<i>Otala lactea</i> (Müller, 1774)	США	Elliott, Pierce, 1992; La Pierre <i>et al.</i> , 2010
<i>Otala punctata</i> (Müller, 1774)	ЮАР	Herbert, Siregel, 2001
<i>Oxychilus alliarius</i> (Miller, 1822)	Гавайи	Meyer, Cowie, 2010
<i>Polygyra cereolus</i> (Muhlfeld, 1816)	Катар	Al-Khayat, 2010
<i>Rumina decollata</i> (L., 1758)	Аргентина	De Francesco, Lagiglia, 2007
<i>Rumina decollata</i>	Япония	Matsukuma <i>et al.</i> , 2006
<i>Tandonia budapestensis</i> (Hazay, 1880)	Северная Америка	Reise <i>et al.</i> , 2006
<i>Theba pisana</i> (Müller, 1774)	Аргентина	Rumi <i>et al.</i> , 2010; Däumer <i>et al.</i> , 2012
<i>Theba pisana</i>	Австралия	Pomeroy, Laws, 1967; Däumer <i>et al.</i> , 2012
<i>Theba pisana</i>	США	Däumer <i>et al.</i> , 2012
<i>Theba pisana</i>	Южная Африка	Odendaal <i>et al.</i> , 2008; Däumer <i>et al.</i> , 2012
<i>Veronicella cubensis</i> (Pfeiffer, 1840)	США	McDonnell <i>et al.</i> , 2008a
<i>Xeropicta derbentina</i> (Krynicky, 1836)	Франция	Aubry <i>et al.</i> , 2005; 2006

1803), *Deroceras turcicum* (Simroth, 1894) и др.) в странах Восточной Европы – Чехии, Словакии и Польше [Juříčková, Karounek, 2009; Hlavač, Peltanova, 2010; Peltanova *et al.*, 2012; Reise *et al.*, 2001; 2005].

Как видим, пассивный перенос наземных моллюсков и формирование ими жизнеспособных популяций в новых местах обитания – явление глобального масштаба и такие случаи исчисляются уже десятками.

Литература

- Балашов И.О., Василюк О.В. 2007. Знахідка популяції *Helix albescens* Rossmässler, 1839 (Gastropoda, Geophila, Helicidae) у Києві. *Наукові записки Державного природознавчого музею*, 23: 227-228.
- Вычалковская Н.В., Крамаренко С.С. 2006. Особенности миграционной активности наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae). *Вестник зоологии*, 40: 155-159.
- Вычалковская Н.В., Крамаренко С.С. 2008. Находка *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) в городе Киеве. *Вестник зоологии*, 42: 92.
- Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И. 2011а. *Arion lusitanicus* (Gastropoda, Pulmonata) на западе Украины. *Вестник зоологии*, 45: 173-177.
- Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И. 2011б. Поява іспанського слизняка *Arion lusitanicus* (Gastropoda, Pulmonata, Arionidae) у Львові, її можливі екологічні та економічні наслідки. *Наукові записки Державного природознавчого музею*, 27: 71-80.
- Дарвин Ч. 1991. *Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь*. Перевод с шестого издания (Лондон, 1872). Тахтаджян А.Л., ред. Наука, Санкт-Петербург: 1-539.
- Король Э.Н., Корнюшин А.В. 2002. Обнаружение интродуцированного вида слизней *Krynickyllus melanocephalus* (Mollusca, Gastropoda, Stylomatophora) в Киеве и предварительные результаты его гельминтологического исследования. *Вестник зоологии*, 6: 57-59.
- Крамаренко С.С. 1997. Некоторые аспекты экологии наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda; Buliminidae). *Вестник зоологии*, 3: 51-54.
- Крамаренко С.С. 1999. Локомоторная активность моллюсков *Brephulopsis bidens* (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae). *Вестник зоологии*, 33: 82.
- Попов В.Н., Крамаренко С.С. 2004. Дисперсия на-

- земных моллюсков рода *Xeropicta* Monterosato, 1892 (Gastropoda; Pulmonata; Hygromiidae). *Экология*, 4: 301-304.
- Сверлова Н.В. 1998. Знахідка *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Buliminidae) у Львові. *Вестник зоології*, 32: 72.
- Хлус Л.Р., Ткачук А.Д. 2012. Конхологическая характеристика колонии *Helix lucorum* L. из Одессы. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія*, 2(51): 290-295.
- Шиков Е.В. 1977. О расселении наземных моллюсков во время половодий. *Зоологический журнал*, 56: 361-367.
- Шиков Е.В. 2012. *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) (Mollusca, Gastropoda) – агрессивный вселенец на Русскую равнину. В кн.: *Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения. Материалы Международной научной конференции, посвященной 95-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета (г. Тверь, 21-24 ноября 2012 г.)*. Тверской государственный университет, Тверь: 380-381.
- Albuquerque F.S., Peso-Aguiar M.C., Assunção-Albuquerque M.J.T. 2008. Distribution, feeding behavior and control strategies of the exotic land snail *Achatina fulica* (Gastropoda: Pulmonata) in the north-east of Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68: 837-842.
- Al-Khayat J.A. 2010. First record of five terrestrial snails in the State of Qatar. *Turkish Journal of Zoology*, 34: 539-545.
- Aubry S., Labaune C., Magnin F., Kiss L. 2005. Habitat and integration within indigenous communities of *Xeropicta derbentina* (Gastropoda: Hygromiidae), a recently introduced land snail in South-Eastern France. *Diversity and Distributions*, 11: 539-547.
- Aubry S., Labaune C., Magnin F., Roche P., Kiss L. 2006. Active and passive dispersal of an invading land snail in Mediterranean France. *Journal of Animal Ecology*, 75: 802-813.
- Auffenberg K. 1982. Bio-electronic techniques for the study of molluscan activity. *Malacological Review*, 15: 137-138.
- Bahl A., Pfenninger M., Bamberger H., Frye M., Streit B. 1996. Survival of snails in fragmented landscapes. In: Settele J., Margules C., Poschlod P., Henle K., eds. *Species survival in fragmented landscapes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 329-343.
- Bailey S.E.R. 1989. Foraging behaviour of terrestrial gastropods: Integrating field and laboratory studies. *Journal of Molluscan Studies*, 55: 263-272.
- Baker G.H. 1988a. The dispersal of *Cernuella virgata* (Mollusca; Helicidae). *Australian Journal of Zoology*, 36: 513-520.
- Baker G.H. 1988b. Dispersal of *Theba pisana* (Mollusca; Helicidae). *Journal of Applied Ecology*, 25: 889-900.
- Baker G.H., Hawke B.G. 1990. Life history and population dynamics of *Theba pisana* (Mollusca: Helicidae), in a cereal pasture rotation. *Journal of Applied Ecology*, 27: 16-29.
- Balashov I.A., Baidashnikov A.A. 2012. The first findings of a slug *Boettgerilla pallens* (Stylommatophora, Boettgerillidae) in Crimea. *Ruthenica*, 22: 111-114.
- Balashov I.A., Kramarenko S.S., Zhukov A.V., Shklyaruk A.N., Baidashnikov A.A., Vasyliuk A.V. 2013. Contribution to the knowledge of terrestrial molluscs in southeastern Ukraine. *Malacologica Bohemoslovaca*, 12: 62-69.
- Basinger A.J. 1931. The European brown snail in California. *University of California Agricultural Experiment Station Bulletin*, 151: 1-22.
- Baur A., Baur B. 1991. The effect of hibernation position on winter survival of the rock-dwelling land snails *Chondrina clienta* and *Balea perversa* on Öland, Sweden. *Journal of Molluscan Studies*, 57: 331-336.
- Baur B. 1986. Patterns of dispersion, density and dispersal in alpine populations of the land snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae). *Holarctic Ecology*, 9: 117-125.
- Baur B. 1993. Population structure, density, dispersal and neighborhood size in *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) (Pulmonata: Helicidae). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien: Serie B*, 94/95: 307-321.
- Baur B., Baur A. 1990. Experimental evidence for intra- and interspecific competition in two species of rock-dwelling land snails. *Journal of Animal Ecology*, 59: 301-315.
- Baur B., Baur A. 1994. Dispersal of the land snail *Chondrina avenacea* on vertical rock walls. *Malacological Review*, 27: 53-59.
- Baur B., Baur A. 1995. Habitat-related dispersal in the rock-dwelling land snail *Chondrina clienta*. *Ecography*, 18: 123-130.
- Baur B., Baur A. 2006. Dispersal of the land snail *Helicigona lapicida* in an abandoned limestone quarry. *Malakologische Abhandlungen*, 24: 135-139.
- Bengston S., Nillson A., Nordstrom S., Rundgren S. 1976. Polymorphism in relation to habitat in the snail *Cepaea hortensis* in Iceland. *Journal of Zoology*, 178: 173-188.
- Biggs H.E.J. 1968. *Succinea putris* (L.) in a pigeon's crop. *Conchologist Newsletter*, 24: 36.
- Boag D.A. 1985. Microdistribution of three genera of small terrestrial snails (Stylommatophora: Pulmonata). *Canadian Journal of Zoology*, 63: 1089-1095.
- Bonham K. 2005. *Cecilioides acicula* (Müller, 1774) (Pulmonata: Ferussaciidae), a burrowing land snail introduced into Tasmania. *Tasmanian Naturalist*, 127: 42-44.
- Brodie G., Barker G.M. 2011. Introduced land snails in the Fiji Islands: are there risks involved? In: Veitch C.R., Clout M.N., Towns D.R., eds. *Island invasives: eradication and management*. IUCN, Gland: 32-36.
- Brodie G., Barker G.M., Haynes A., Singh R. 2010. Land snails of the Fiji Islands: a summary of their biodiversity, quarantine and agricultural status and human health relationships. Summary report to the Fiji Government Departments of Environment, Forestry and Agriculture: 1-12.
- Bulman K. 1995. Life history of *Cochlodina laminata* (Montagu) – preliminary observations. In: *Abstracts of 12th International Malacological Congress*. Spain, Vigo: 146-147.
- Butler G.D. 1965. Observations on the movement and diurnal activity of the giant African snail in Hawaii (Pulmonata: Achatinidae). *Proceedings of Hawaiian Entomological Society*, 19: 83-86.

- Cadiz F.J., Gallardo C.S. 2007. *Arion intermedius* (Gastropoda: Stylommatophora): first record of this introduced slug in Chile, with notes on its anatomy and natural history. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80: 99-108.
- Cain A.J., Currey J.D. 1968. Studies on *Cepaea*. III. Ecogenetics of a population of *Cepaea nemoralis* subject to strong area effects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 253: 447-482.
- Cameron R. 2001. *Cepaea nemoralis* in a hostile environment: continuity, colonizations and morph-frequencies over time. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74: 255-264.
- Cameron R.A.D., Williamson P. 1977. Estimating migration and the effects of disturbance in mark-recapture studies on the snail *Cepaea nemoralis* L. *Journal of Animal Ecology*, 46: 173-179.
- Capinera J.L. 2001. *Handbook of Vegetable Pests*. Academic Press, New York: 1-729.
- Cholewa S., Koralewska-Batura E., Batura M. 2003. A new locality of *Monacha cartusiana* (O.F. Müller, 1774) (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae) in Poland. *Folia Malacologica*, 11: 59-61.
- Civeyrel L., Simberloff D. 1996. A tale of two snails: is the cure worse than the disease? *Biodiversity and Conservation*, 5: 1231-1252.
- Cook A. 1980. Field studies of homing in the pulmonate slug *Limax pseudoflavus* Evans. *Journal of Molluscan Studies*, 46: 100-105.
- Cook A. 1985. Functional aspects of trail following by the carnivorous snail *Euglandina rosea*. *Malacologia*, 26: 173-181.
- Cowie R.H. 1980. Observations on the dispersal of two species of British land snail. *Journal of Conchology*, 30: 201-208.
- Cowie R.H., Grant-Mackie J.A. 2004. The land snail fauna of the Mé Auré cave (WMD007), Moindou, New Caledonia: human introductions and faunal change. *Pacific Science*, 58: 447-460.
- Däumer C., Greve C., Hutterer R., Misof B., Haase M. 2012. Phylogeography of an invasive land snail: natural range expansion versus anthropogenic dispersal in *Theba pisana pisana*. *Biological Invasions*, 14: 1665-1682.
- Day J.C.L., Dowdeswell W.H. 1968. Natural selection in *Cepaea* on portland bill. *Heredity*, 23: 169-188.
- De Francesco C.G., Lagiglia H. 2007. A predatory land snail invades central-western Argentina. *Biological Invasions*, 9: 795-798.
- Didier B., Rondelaud D. 1989. Characteristics of prey consumed by the mollusc *Zonitoides nitidus* Müller and their dynamics in June, July and August. *Bulletin de la Societe D'Histoire Naturelle de Toulouse*, 125: 111-118.
- Dobzhansky Th., Wright S. 1943. Genetics of natural populations. X. Dispersion rates in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 28: 304-340.
- Dörge N., Walther C., Beinlich B., Plachter H. 1999. The significance of passive transport for dispersal in terrestrial snails (Gastropoda, Pulmonata). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*, 8: 1-10.
- Douris V., Cameron R.A.D., Rodakis G.C., Lecanidou R. 1998. Mitochondrial phylogeography of the land snail *Albinaria* in Crete: long-term geological and short-term vicariance effects. *Evolution*, 52: 116-125.
- Dundee D.S. 1986. Notes on the habits and anatomy of the introduced land snails, *Rumina* and *Lamellaxis* (Subulinidae). *The Nautilus*, 100: 32-37.
- Dundee D.S., Phillips P.H., Newsom J.D. 1967. Snails on migratory birds. *The Nautilus*, 80: 89-91.
- Dvořák L., Čejka T., Horsák M. 2003. First records of *Deroceras panormitanum* (Gastropoda, Agriolimacidae) from Slovakia. *Biologia*, 58: 917-918.
- Dvořák L., Honek A. 2004. The spread of the Brown Lipped Snail, *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758), in the Czech Republic. *Časopis Národního muzea, Řada přírodovědná*, 173: 97-103.
- Edelstam C., Palmer C. 1950. Homing behaviour in gastropods. *Oikos*, 2: 259-270.
- Edworthy A.B., Steensma K.M.M., Zandberg H.M., Lillley P.L. 2012. Dispersal, home-range size, and habitat use of an endangered land snail, the Oregon forestsnail (*Allogona townsendiana*). *Canadian Journal of Zoology*, 90: 875-883.
- Elliott A.C., Pierce A. 1992. Size, growth rate, and multiple-locus heterozygosity in the land snail (*Otala lactea*). *Journal of Heredity*, 83: 270-274.
- Endler J.A. 1977. *Geographic variation, speciation, and clines*. Princeton University Press, Princeton: 1-262.
- Fisher S.F., Poschlod P., Beinlich B. 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 33: 1206-1222.
- Forsyth R.G., Hutchinson J.M.C., Reise H. 2001. *Aegopinella nitidula* (Draparnaud, 1805) (Gastropoda: Zonitidae) in British Columbia – first confirmed North American record. *American Malacological Bulletin*, 16: 65-69.
- Forsyth R.G., Oldham M.J., Schueler F.W. 2008. Mollusca, Gastropoda, Ellobiidae, *Carychium minimum*, and Ferussaciidae, *Cecilioides acicula*: Distribution extension and first provincial records of two introduced land snails in Ontario, Canada. *Check List*, 4: 449-452.
- Frank P.W. 1981. A condition for a sessile strategy. *The American Naturalist*, 118: 288-290.
- Frest T.J., Rhodes R.S. 1982. *Oxychilus draparnaldi* in Iowa. *The Nautilus*, 96: 36-49.
- Gargominy O. 2008. Beyond the alien invasion: a recently discovered radiation of Nesopupinae (Gastropoda, Pulmonata, Vertiginidae) from the summits of Tahiti (Society Islands, French Polynesia). *Journal of Conchology*, 39: 517-536.
- Gelperin A. 1974. Olfactory basis of homing behavior in the giant garden slug, *Limax maximus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 71: 966-970.
- Giokas S., Mylonas M. 2004. Dispersal patterns and population structure of the land snail *Albinaria coerulea* (Gastropoda: Pulmonata: Clausiliidae). *Journal of Molluscan Studies*, 70: 107-116.
- Giokas S., Thomaz D., Douris V., Lecanidou R., Rodakis G.C. 2010. 5000 years of molecular evolution in a population of the land snail *Albinaria caerulea* transported by humans. *Journal of Molluscan Studies*, 76: 49-56.
- Gittenberger E., Groenenberg D.S.J., Kokshoorn B., Preece R.C. 2006. Molecular trails from hitch-hiking snails. *Nature*, 439: 409.

- Godan D. 1983. *Pest Slugs and Snail – Biology and Control*. Springer-Verlag, Berlin: 1-445.
- Gorka M. 2005. The invasion continues – a new locality of *Monacha cartusiana* (O.F. Müller, 1774) (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae) in the Swietokrzyskie Mts (Central Poland). *Folia Malacologica*, 13: 153-155.
- Greenwood J. 1974. Effective population numbers in the snail *Cepaea nemoralis*. *Evolution*, 28: 513-526.
- Gregoric D.E.G., Nuñez V., Vogler R., Rumi A. 2011. Invasion of the Argentinean paranense rainforest by the giant African snail *Achatina fulica*. *American Malacological Bulletin*, 29: 135-137.
- Grimm B., Schaumberger K. 2002. Daily activity of the pest slug *Arion lusitanicus* under laboratory conditions. *Annals of Applied Biology*, 141: 35-44.
- Hall K.T., Hadfield M.G. 2009. Application of harmonic radar technology to monitor tree snail dispersal. *Invertebrate Biology*, 128: 9-15.
- Hammond R.B., Byers R.A. 2002. Agriolimacidae and Arionidae as pests in conservation tillage soybean and maize cropping in North America. In : Barker G., ed. *Molluscs as Crop Pests*. CABI Publishing, Hamilton: 301-314.
- Hanski I., Gilpin M.E. 1997. *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, San Diego: 1-512.
- Hausdorf B. 2000. Biogeography of the Limacoidea sensu lato (Gastropoda: Stylommatophora): vicariance events and long-distance dispersal. *Journal of Biogeography*, 27: 379-390.
- Heller J., Dolev A. 1994. Biology and population dynamics of a crevice-dwelling landsnail, *Cristataria genezarethana* (Clausiliidae). *Journal of Molluscan Studies*, 60: 33-46.
- Hera Z. 2005. On experiences in monitoring molluscs (Mollusca) in the area of Duna-Drava National Park. *Natura Somogyiensis*, 7: 25-34.
- Herbert D.J., Sirgel W.F. 2001. The recent introduction of two potentially pestiferous alien snails into South Africa and the outcomes of different pest management practices: an eradication and a colonization. *South African Journal of Science*, 97: 301-304.
- Hlavač J.Č., Peltanova A. 2010. First occurrence of the Kentish Snail *Monacha cantiana* (Mollusca: Gastropoda: Hygromiidae) in the Czech Republic. *Malacologica Bohemoslovaca*, 9: 11-15.
- Holland B.S., Cowie R.H. 2007. A geographic mosaic of passive dispersal: population structure in the endemic Hawaiian amber snail *Succinea caduca* (Mighels, 1845). *Molecular Ecology*, 16: 2422-2435.
- Horsak M., Dvořák L. 2003a. Co vime o plžaku spanelskem (*Arion lusitanicus*). In: Bryja J., Zuka J. eds. *Zoologické dny Brno 2003*. Sborník abstraktu z konference. Ustav Biologie Obratlovcu AV CR, Brno: 35-36.
- Horsak M., Dvořák L. 2003b. First records of the introduced slug *Deroceras panormitanum* (Lessona et Pollonera, 1882) from the Czech Republic (Mollusca: Gastropoda: Agriolimacidae). *Folia Malacologica*, 11: 57-58.
- Jesse R., Vela E., Pfenninger M. 2011. Phylogeography of a land snail suggests trans-mediterranean neolithic transport. *PLoS ONE*, 6: e20734.
- Juričková L., Kapouněk F. 2009. *Helix (Cornu) aspersa* (O.F. Müller, 1774) (Gastropoda: Helicidae) in the Czech Republic. *Malacologica Bohemoslovaca*, 8: 53-55.
- Kawakami K., Wada S., Chiba S. 2008. Possible dispersal of land snails by birds. *Ornithological Science*, 7: 167-171.
- Kirchner C., Krätzner R., Welter-Schultes F.W. 1997. Flying snails – how far can *Truncatellina* (Pulmonata: Vertiginidae) be blown over sea? *Journal of Molluscan Studies*, 63: 479-487.
- Kleewein D. 1999. Population size, density, spatial distribution and dispersal in an Austrian population of the land snail *Arianta arbustorum styriaca* (Gastropoda: Helicidae). *Journal of Molluscan Studies*, 65: 303-315.
- Koyano S., Numazawa K., Takeuchi K. 1989. Ecology of giant african snail in Japan. *Plant Protection (Shokubutsu Boeki)*, 43: 53-56.
- Kozłowski J., Kornobis S. 1995. *Arion lusitanicus* Mabile, 1868 (Gastropoda: Arionidae) w Polsce oraz nowe stanowisko *Arion rufus* (Linnaeus, 1758). *Przegląd Zoologiczny*, 39: 79-82.
- La Pierre K.J., Harpole W.S., Suding K.N. 2010. Strong feeding preference of an exotic generalist herbivore for an exotic forb: a case of invasional antagonism. *Biological Invasions*, 12: 3025-3031.
- Lamotte M. 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.). *Suppléments au Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 35: 1-239.
- Lind H. 1988. The behaviour of *Helix pomatia* L. (Gastropoda, Pulmonata) in a natural habitat. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i Kjøbenhavn*, 147: 67-92.
- Lind H. 1990. Strategies of spatial behaviour in *Helix pomatia*. *Ethology*, 86: 1-18.
- Livshits G.M. 1985. Ecology of the terrestrial snail *Brephulopsis bidens* (Pulmonata: Enidae): mortality, burrowing and migratory activity. *Malacologia*, 26: 213-223.
- Maciorowski G., Urbanska M., Gierszal H. 2012. An example of passive dispersal of land snails by birds – short note. *Folia Malacologica*, 20: 139-141.
- Matsukuma A., Akizuki S., Minei H. 2006. The accidentally introduced land snail *Rumina decollata* (Gastropoda: Subulinidae) in Fukuoka Prefecture, western Japan, and its dispersion coefficient. *Chiribotan*, 37: 7-12 (in Japan).
- McDonnell R.J., Hansen A., Paine T.D., Gormally M.J. 2008a. A record of the invasive slug *Veronicella cubensis* (Pfeiffer, 1840) in California. *The Veliger*, 50: 81-82.
- McDonnell R.J., Paine T.D., Stouthamer R., Gormally M.J., Harwood J.D. 2008b. Molecular and morphological evidence for the occurrence of two new species of invasive slugs in Kentucky, *Arion intermedius* Normand, 1852, and *Arion hortensis* d'Audebard de Féussac, 1819 (Arionidae: Stylommatophora). *Journal of the Kentucky Academy of Science*, 69: 117-123.
- McDonnell R.J., Rugman-Jones P., Backeljan T., Breugelmans K., Jordaens K., Stouthamer R., Paine T., Gormally M. 2011. Molecular identification of the exotic slug *Arion subfuscus* sensu stricto (Gastropoda: Pulmonata) in California, with comments on the source location of introduced populations. *Biological Invasions*, 13: 61-66.

- Mead A.R. 1961. *The Giant African Snail: A Problem in Economic Malacology*. The University Chicago Press, Chicago: 1-257.
- Meyer W.M. III, Cowie R.H. 2010. Feeding preferences of two predatory snails introduced to Hawaii and their conservation implications. *Malacologia*, 53: 135-144.
- Molluscs as Crop Pests*. 2002. Barker G., ed. CABI Publishing, Hamilton: 1-400.
- Müller S.T., Ohnesorge B. 1985. Die Verwendung markierter Schnecken zur Populationsdichteabschätzung und zum Studium des Migrationsverhaltens von *Arion* sp. *Anzeiger für Schadlingskunde*, 58: 123-126.
- Murphy M.J. 2002. Observations on the behaviour of the Australian land snail *Hedleyella falconeri* (Grey, 1834) (Pulmonata: Caryodidae) using the spool-and-line tracking technique. *Molluscan Research*, 22: 149-164.
- Murray J., Clarke B. 1984. Movement and gene flow in *Partula taeniata*. *Malacologia*, 25: 343-348.
- Odendaal L.J., Haupt T.H., Griffiths C.L. 2008. The alien invasive land snail *Theba pisana* in the West Coast National Park: Is there cause for concern? *Koedoe*, 50: 93-98.
- Oggier P. 1994. Das Ausbreitungsverhalten der Heideschnecke (*Helicella itala*) bei erhöhter Dichte. In: Sattmann H., Bisenberger A., Kothbauer H., eds. *Taxonomie und Oekologie alpiner Landschnecken am Beispiel von Arianta und Cylindrus*. Naturhistorisches Museum, Wien: 40-43.
- Oosterhoff L. 1977. Variation in growth rate as an ecological factor in the landsnail *Cepaea nemoralis* (L.). *Netherlands Journal of Zoology*, 27: 1-132.
- Örstan A. 2004. Possible human-assisted dispersal of *Levantina spiriplana* (Pulmonata: Helicidae) in western Turkey. *Triton*, 9: 27-28.
- Örstan A., Sparks J.L., Pearce T.A. 2011. Wayne Grimm's legacy: A 40-year experiment on the dispersal of *Cepaea nemoralis* in Frederick County, Maryland. *American Malacological Bulletin*, 29: 139-142.
- Parmakelis A., Mylonas M. 2004. Dispersal and population structure of two sympatric species of the Mediterranean land snail genus *Mastus* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 83: 131-144.
- Paul C.R.C. 1978. The ecology of Mollusca in ancient woodland. 2. Analysis of distribution and experiments in Hayley wood, Cambridgeshire. *Journal of Conchology*, 29: 281-294.
- Peake J.F. 1981. The land snails of islands – a dispersalist's view. In: Forey P.L., ed. *The evolving biosphere*. Cambridge University Press, Cambridge: 247-263.
- Pearce T.A. 1990. Spool and line technique for tracing field movements of terrestrial snails. *Walkerana*, 4: 307-316.
- Pech P., Pechova H. 2009. *Monacha cartusiana* (Gastropoda: Hygromiidae) in South Bohemia. *Malacologica Bohemoslovaca*, 8: 28.
- Peltanova A., Dvořák L., Juříčková L. 2012. The spread of non-native *Cepaea nemoralis* and *Monacha cartusiana* (Gastropoda: Pulmonata) in the Czech Republic with comments on other land snail immigrants. *Biologia*, 67: 384-389.
- Peltanova A., Petrusek A., Kment P., Juříčková L. 2012. A fast snail's pace: colonization of Central Europe by Mediterranean gastropods. *Biological Invasions*, 14: 759-764.
- Pfenninger M. 2002. Relationship between microspatial population genetic structure and habitat heterogeneity in *Pomatias elegans* (O.F. Müller, 1774) (Caenogastropoda, Pomatiasidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 76: 565-575.
- Pfenninger M., Bahl A., Streit B. 1996. Isolation by distance in a population of a small land snail *Trochoidea geyeri*: evidence from direct and indirect methods. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 263: 1211-1217.
- Pfenninger M., Magnin F. 2001. Phenotypic evolution and hidden speciation in *Candidula unifasciata* ssp. (Helicellinae, Gastropoda) inferred by 16S variation and quantitative shell traits. *Molecular Ecology*, 10: 2541-2554.
- Pfenninger M., Posada D. 2002. Phylogeographic history of the land snail *Candidula unifasciata* (Helicellinae, Stylommatophora): fragmentation, corridor migration, and secondary contact. *Evolution*, 56: 1776-1788.
- Pollard E. 1975. Aspects of the ecology of *Helix pomatia* L. *Journal of Animal Ecology*, 44: 305-329.
- Pomeroy D.E., Laws H.M. 1967. The distribution of introduced snails in South Australia. *Records of the South Australian Museum*, 15: 483-494.
- Rees W.J. 1965. The aerial dispersal of mollusca. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 36: 269-282.
- Reise H., Hutchinson J.M.C. 2001. Morphological variation in terrestrial slug *Deroceras turcicum* (Simroth, 1894), and a northern extension of its range in Central Europe. *Folia Malacologica*, 9: 63-71.
- Reise H., Hutchinson J.M.C., Forsyth R.F., Forsyth T. 2000. The ecology and spread of the terrestrial slug *Boettgerilla pallens* in Europe with reference to its recent discovery in North America. *The Veliger* 43: 313-318.
- Reise H., Hutchinson J.M.C., Forsyth R.J., Forsyth T.J. 2005. First records of the terrestrial slug *Deroceras turcicum* (Simroth, 1894) in Poland. *Folia Malacologica*, 13: 177-179.
- Reise H., Hutchinson J.M.C., Robinson D. 2006. Two introduced pest slugs: *Tandonia budapestensis* new to the Americas, and *Deroceras panormitanum* new to the eastern USA. *The Veliger*, 48: 110-115.
- Řihova D., Juříčková L. 2011. The girdled snail *Hygromia cinctella* (Draparnaud, 1801) new to the Czech Republic. *Malacologica Bohemoslovaca*, 10: 35-37.
- Rumi, A., Sanchez J., Ferrando N. 2010. *Theba pisana* (Müller, 1774) (Gastropoda, Helicidae) and other alien land molluscs species in Argentina. *Biological Invasions*, 12: 2985-2990.
- Sakovich H.J. 2002. Integrated management of *Cantareus aspersus* (Müller) (Helicidae) as pest of citrus in California. In: Barker G., ed. *Molluscs as crop pests*. CABI Publishing, Hamilton: 353-360.
- Sanderson G., Sirgel W. 2002. Helicidae as pests in Australian and South African grapevines. In: Barker G., ed. *Molluscs as crop pests*. CABI Publishing, Hamilton: 255-270.
- Schilthuisen M., Lombaerts M. 1994. Population structure and levels of gene flow in the Mediterranean

- land snail *Albinaria corrugata* (Pulmonata: Clausiliidae). *Evolution*, 48: 577-586.
- Schnetter M. 1951. Veränderungen der genetischen Konstitution in natürlichen Populationen der polymorphen Bänderschnecken. *Zoologische Anzeiger*, 15: 192-206.
- Shikov E.V., Vinogradov A.A. 2013. Dispersal of terrestrial gastropods by birds during the nesting period. *Folia Malacologica*, 21: 105-110.
- Skujiene G. 2002. *Lehmania valentiana* (Férussac, 1823): A newly introduced slug species in Lithuania (Gastropoda: Pulmonata: Limacidae). *Acta Zoologica Lituanica*, 12: 341-344.
- Slatkin M. 1985. Gene flow in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 393-430.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 1995. *Biometry*. W.H. Freeman and Co, New York: 1-887.
- Stojnić B., Vukša M., Jokić G., Èkrkić M. 2011. First record of introduced valencia slug, *Lehmannia valentiana* (Férussac, 1822), in Serbia. *Pesticidi i Fitomedicina*: 26: 213-220.
- Tan S.K., Clements R.G. 2011. *Limicolaria flammea* (Müller, 1774), another potentially invasive African land snail in tropical Asia. *Tropical Conservation Science*, 4: 97-102.
- Thiengo S.C., Faraco F.A., Salgado N.C., Cowie R.H., Fernandez M.A. 2007. Rapid spread of an invasive snail in South America: the giant African snail, *Achatina fulica*, in Brasil. *Biological Invasions*, 9: 693-702.
- Tomiyama K., Nakane M. 1993. Dispersal patterns of the giant African land snail, *Achatina fulica* (Férussac) (Stylommatophora: Achatinidae), equipped with a radio-transmitter. *Journal of Molluscan Studies*, 59: 315-322.
- Trautner J. 2000. Ein Ferntransport der Kartäuserschnecke, *Monacha cartusiana* (O.F. Müller, 1774) (Gastropoda: Stylommatophora: Helicidae), mit Anmerkungen zur passiven Ausbreitung bei Schnecken. *Malakologische Abhandlungen*, 20: 161-163.
- Turcek F.J., Turcekova A. 1973. Variabilita vahy, susina tela, konzumpcia detritu listia drevin a niektore ekologicke poznamky o *Helix pomatia* L. *Biologia. Series B: Zoology*, 28: 665-669.
- Tweedie M. 1961. On certain Mollusca of the Malayan limestone hills. *Bulletin of Rafines Museum*, 26: 49-65.
- Vagvolgyi J. 1975. Body size, aerial dispersal, and origin of the Pacific land snail fauna. *Systematic Zoology*, 24: 465-88.
- Wada S., Kawakami K., Chiba S. 2012. Snails can survive passage through a bird's digestive system. *Journal of Biogeography*, 39: 69-73.
- Weigand A.M., Jochum A. 2010. Mollusca, Gastropoda, Ellobioidea, *Carychium minimum* O.F. Müller, 1774: Filling gaps. New population record for the State of New York, northeastern United States. *Check List*, 6: 517-518.
- Welter-Schultes F.W. 1998. Human-dispersed land snails in Crete, with special reference to *Albinaria* (Gastropoda: Clausiliidae). *Biologia Gallo-hellenica*, 24: 83-106.
- Wiens J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3: 385-397.
- Wiktor A. 2001. *Deroceras (Deroceras) panormitatum* (Lessona et Pollonera) – a new introduced slug species in Poland (Gastropoda, Pulmonata, Agriolimacidae). *Folia Malacologica*, 9: 155-157.
- Zanol J., Fernandez M.A., Oliveira A.P.M., Thiengo S.C. 2010. O caramujo exótico invasor *Achatina fulica* (Stylommatophora, Mollusca) no Estado do Rio de Janeiro (Brasil): situação atual. *Biota Neotropica*, 10: 447-451.

РЕЗЮМЕ. Проанализированы паттерны миграционной активности для 43 видов наземных улиток и слизней на основании как собственных, так и литературных данных. Отмечены значительные внутри- и межвидовые отличия в степени проявления миграционных способностей наземных моллюсков. При проведении краткосрочных экспериментов расстояние удаления от точки выпуска в большей степени определялось непосредственными перемещениями особей по типу случайного (броуновского) блуждания. При долгосрочных экспериментах, длящихся несколько лет, сказываются случайные проявления пассивного переноса улиток либо проявляется хоминг. Показана возможность пассивного переноса улиток с использованием различных механизмов (в разных вариациях): анемохории, гидрохории, зоохории и антропохории. Просматриваются два различных пространственных масштаба при процессах инвазии улиток – трансконтинентальный и внутриконтинентальный (межрегиональный). Трансконтинентальная инвазия как правило, выражается в переносе европейских видов в Африку, Северную и Южную Америку, Австралию.