

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОТЕНЦИАЛЬНОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ НА ТЕРРИТОРИИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2024 Адамова В.В.

Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Белгород, 308015 Россия
e-mail: valeriavladislavna@gmail.com

Поступила в редакцию 28.10.2024; После доработки 21.12.2025; Принята к публикации 07.02.2025

В работе представлены модели распространения девяти чужеродных видов наземных моллюсков (Mollusca, Gastropoda, Stylommatophora) на территории Восточной Европы, а именно на европейской территории России и сопредельных территориях. В качестве предикторов выбраны климатические переменные, тип землепользования и расширенный вегетационный индекс (EVI). Созданы модели потенциального распространения каждого вида, а также выявлены территории, пригодные для совместного обитания видов-вселенцев. Анализ перекрытия потенциальных ареалов показал, какие виды могут совместно заселить новые для них территории. Показано, что наиболее благоприятные условия обитания исследуемых видов определены в Причерноморье, Приазовье и на Кавказе, Подольской возвышенности, Среднедунайской и Нижнедунайской низменности. Подтверждена приуроченность наземных моллюсков-вселенцев к антропогенно измененным ландшафтам.

Ключевые слова: потенциальный ареал; sdm; экологическое моделирование; европейская территория России.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-002-025

Введение

В последние десятилетия достаточно часто наблюдаются новые случаи вселения чужеродных видов наземных моллюсков в Восточную Европу, в частности на Европейскую территорию России (ЕТР) и сопредельные территории [Egorov 2015, 2021; Kramarenko, 2016; Gural-Sverlova, Gural, 2017; Adamova, 2021; Adamova et al., 2022b]. Нередко моллюски-вселенцы образуют устойчивые популяции и продолжают свое распространение. Экспансия чужеродных наземных моллюсков идет по направлениям: с юга на север (кавказские, крымские, южноевропейские виды), с запада и северо-запада на восток (центральноевропейские и западноевропейские виды) [Шиков, 2016]. Закономерно возникают вопросы: насколько широко может распространиться тот или иной моллюск-вселенец и какие территории наиболее уязвимы для экспансии разных видов чужеродных моллюсков? Методы экологического моделирования успешно применяются для поиска ответов на подобные вопросы. В частности, методы моделирования распространения видов (species

distribution modeling, SDM) широко используются для определения подходящих местообитаний и территорий потенциального распространения видов-вселенцев [Uden et al., 2015; Pěkníková, Berchová-Bímová, 2016; Srivastava et al., 2019]. Ввиду своей экологической, а нередко и хозяйственной значимости, моллюски становятся объектами таких исследований. Однако в настоящее время практически нет работ по оценке потенциальной экспансии наземных моллюсков на ЕТР и сопредельных территориях. Исключение составляют работы по моделированию распространения *Arianta arbustorum* Linnaeus, 1758 [Bondareva et al., 2020], *Brephulopsis cylindrica* Menke, 1828 и *Xeropicta derbentina* Krynicki, 1836 [Adamova et al., 2022a]. Однако указанные работы имеют важные недостатки. Так при моделировании *A. arbustorum* в качестве предикторов авторы использовали только климатические факторы, причем не проводился отбор переменных; также не был проведен предварительный анализ точек находок для уменьшения пространственной автокорреляции и не было определено пороговое значение для оценки

пригодности территории. Кроме того, регион исследования в данной работе не включает восточную часть потенциального ареала [Bondareva et al., 2020]. В опубликованной работе по моделированию потенциального ареала *B. cylindrica* и *X. derbentina* не определено пороговое значение разделения территории на пригодную и непригодную для обитания, а также не проведена оценка перекрытия ареалов видов. Очевидно, возможно создание улучшенных моделей потенциального ареала этих видов-вселенцев с учетом важных методических рекомендаций, представленных в литературе [Guisan et al., 2017; Petrosyan et al., 2023].

В качестве объектов представленного исследования были выбраны девять видов наземных моллюсков, которые известны как вселенцы в разных регионах ЕТР и ближнего зарубежья, а именно: *Arianta arbustorum* Linnaeus, 1758; *Brephulopsis cylindrica* Menke, 1828; *Caucasotachea vindobonensis* C. Pfeiffer, 1828; *Harmozica ravergensis* Férussac, 1835; *Helix lucorum* Linnaeus, 1758; *Helix pomatia* Linnaeus, 1758; *Monacha cartusiana* O.F.Müller, 1774; *Xeropicta derbentina* Krynicki, 1836; *Xeropicta krynickii* Krynicki, 1833. Некоторые из перечисленных видов (*A. arbustorum*, *C. vindobonensis*, *H. pomatia*) проникли на ЕТР довольно давно, расселение других замечено в последние десятилетия (*B. cylindrica*, *X. derbentina*, *X. krynickii*, *H. ravergensis*, *H. lucorum*, *M. cartusiana*). Выбор моллюсков-вселенцев для моделирования обусловлен результатами полевых наблюдений автора при обследовании территории ряда регионов ЕТР и выявленных новых находок чужеродных популяций.

Исследуемые виды моллюсков не только имеют разные регионы происхождения (табл. 1), но и относятся к разным экологическим группам [Geyer, 1927; Шилейко, 1978]. Закономерно у них наблюдаются различные предпочтения к местообитаниям и переменным окружающей среды. *B. cylindrica*, *X. derbentina*, *X. krynickii* приурочены к открытым степным биотопам. Это ксерофильные моллюски, имеющие разнообразные адаптации к условиям засухи, повышенной инсоляции и высокой температуре [Крамаренко, 1997;

Di Lellis et al., 2012; Troschinski et al., 2014]. Еще три вида (*H. ravergensis*, *H. lucorum*, *M. cartusiana*) можно отнести к ксеромезофильным. Эти моллюски также населяют открытые биотопы, однако могут обитать в затененных биотопах с древесно-кустарниковым покровом. Наконец, *A. arbustorum* и *H. pomatia* приурочены к затененным, влажным лесным биотопам.

Виды наземных моллюсков, которые выбраны в качестве объекта в представленном исследовании, известны как чужеродные не только на территории России, но и в странах ближнего и дальнего зарубежья. Виды *X. derbentina* и *X. krynickii* за последние десятилетия распространились в северном и северо-западном направлении от естественного ареала: в частности, изучены популяции в Сербии, Хорватии, Черногории, Италии и во Франции [Aubry et al., 2005; De Mattia, 2007; De Mattia, Pešić, 2014; Wagner, Bertrand, 2021]. Популяции этих вселенцев обнаружены в Белгородской области России и в ряде регионов Украины [Gural-Sverlova, Gural, 2017; Адамова и др., 2019]. Чужеродные популяции *B. cylindrica* известны на территории России, Украины и Белоруссии [Рабчук, Земоглядчук, 2011; Снегин и др., 2017; Balashov et al., 2018a]. *A. arbustorum* расселяется на территорию Русской равнины с севера-запада в восточном и южном направлении [Шиков, 2016; Bondareva et al., 2020; Egorov, 2021]. *C. vindobonensis* распространяется в северном направлении по Русской равнине [Шиков, 2016; Egorov, 2018]. Популяции кавказского вида *H. ravergensis* обнаружены и изучены на территории Русской равнины, в том числе Среднерусской возвышенности, Приднепровской возвышенности и Приднепровской низменности [Balashov et al., 2013, 2018b; Шиков, 2016; Adamova, 2021; Ostrovsky, 2022]. Распространение двух видов рода *Helix* (*H. pomatia* и *H. lucorum*) отмечено в центре и на юге Русской равнины [Balashov et al., 2013; Egorov, 2015]. На этих же территориях, а также на юго-западе Русской равнины известны чужеродные популяции *M. cartusiana* [Gural-Sverlova, Gural, 2022; Шиков, 2016].

Цель исследования — создание моделей пространственного распространения

Таблица 1. Количество точек находок с указанием нативного ареала видов

| Вид и его нативный ареал | Количество точек в наборе данных | | | | | | Источники литературы и DOI наборов данных GBIF |
|---|----------------------------------|------------|------------------|-------------------|------|-------|--|
| | Сборы автора | Литература | Коллекция ЗМ МГУ | Коллекция ЗИН РАН | GBIF | Всего | |
| <i>A. arbustorum</i> С-З, Ц Европа | 3 | 47 | 6 | 17 | 177 | 250 | Балашёв, Байдашников, 2012; Коцур, 2013; Островский, 2016; Муханов, Лисицын, 2017; Bondareva et al., 2020; Гураль-Сверлова, Гураль, 2020; Земоглядчук, 2020; Egorov, 2021; 10.15468/qxy4mc; 10.15468/kllyl; 10.15468/bmk3ab; 10.15468/qn6223 |
| <i>B. cylindrica</i> Крым | 30 | 45 | 8 | 15 | 4 | 102 | Крамаренко, Сверлова, 2001; Сверлова, Гураль, 2007; Вычалковская, 2008; Рабчук, Земоглядчук, 2011; Kramarenko, Dovgal, 2014; Balashov et al., 2018a; Гураль-Сверлова и др., 2018; Хайленко, 2018; Zhukov et al., 2019; Коваленко, 2019; 10.15468/pnkuwh |
| <i>C. vindobonensis</i> Ц, Ю-В Европа, Кавказ, Крым | 18 | 121 | 10 | 68 | 2 | 219 | Гураль-Сверлова, Гураль, 2020; Шиков, 2023; 10.15468/fsreqb |
| <i>H. ravergiensis</i> Кавказ | 33 | 9 | 8 | 80 | 0 | 130 | Гураль-Сверлова, Тимошенко, 2012; Balashov et al., 2018b; Гураль-Сверлова, Гураль, 2020; Ostrovsky, 2022 |
| <i>H. lucorum</i> Ю Европа, Крым, Кавказ | 15 | 19 | 15 | 39 | 0 | 88 | Гураль-Сверлова, Гураль, 2020 |
| <i>H. pomatia</i> Ц, Ю-В Европа | 16 | 91 | 14 | 25 | 16 | 162 | Стойко, Булавкина, 2008; Сачкова, 2009; Балашёв, Байдашников, 2010; Балашёв и др., 2013; Коцур, 2013, 2015; Шиков, 2016; Снегин, Артемчук, 2017; Алексанов и др., 2019; Гураль-Сверлова, Гураль, 2020; 10.15468/qxy4mc; 10.15468/bmk3ab; 10.15468/kllyl; 10.15468/4f0bmt |
| <i>M. cartusiana</i> Ю Европа, Крым, Кавказ | 14 | 41 | 13 | 27 | 0 | 95 | Гураль-Сверлова, Гураль, 2020 |
| <i>X. derbentina</i> Кавказ, Крым, Малая Азия | 59 | 107 | 25 | 142 | 1 | 334 | Балашёв, Байдашников, 2012; Gural-Sverlova, Gural, 2017; Balashov et al., 2018a; Гураль-Сверлова и др., 2018; Гураль-Сверлова, Гураль, 2020; 10.15468/pnkuwh |
| <i>X. krynickii</i> Кавказ, Крым, Малая Азия | 8 | 35 | 12 | 23 | 2 | 80 | Гураль-Сверлова, Гураль, 2020; 10.15468/pnkuwh |

чужеродных видов наземных моллюсков на территории Восточной Европы в условиях текущего климата. Для достижения цели в работе решались следующие задачи: 1) оценка риска распространения исследуемых видов моллюсков на обозначенной

территории с помощью методов экологического моделирования (SDM); 2) оценка степени перекрытия потенциальных ареалов в рамках региона исследования; 3) оценка пригодности территорий для совместного обитания разных видов.

Материалы и методы

Источниками данных о находках видов послужили полевые сборы автора; малакологическая коллекция Зоологического института РАН и Зоологического музея МГУ; каталог Государственного природоохранного музея НАН Украины [Гураль-Сверлова, Гураль, 2020]; литературные источники (см. табл. 1); наборы данных, размещенные в GBIF – Global Biodiversity Information Facility [DOI: 10.15468/qxy4mc; 10.15468/kllkyl; 10.15468/bmk3ab; 10.15468/qn6223; 10.15468/pnkuwh; 10.15468/fsreqb; 10.15468/4f0bmt].

Так как данные были получены из разных источников, в некоторых случаях по причине близкого расположения точек находок возможно искажение распределения данных из-за неравномерности их сбора [Guisan, Zimmermann, 2000]. Для того чтобы этого избежать, была проведена процедура пространственного разреживания точек находок каждого вида с использованием пакета *spThin* в среде R [Aiello-Lammens et al., 2015]. В зависимости от первоначального распределения точек расстояние прореживания составляло 5–10 км [Petrosyan et al., 2023]. В качестве точек отсутствия были сгенерированы случайные фоновые точки, так называемые точки псевдоотсутствия в области обучения моделей [Guisan et al., 2017; Petrosyan et al., 2023]. Территория исследования включала европейскую часть России и прилегающие территории от 66° с.ш. до 40° с.ш., от 20° в.д. до 60° в.д., в том числе нативные ареалы моллюсков.

Первоначальный набор предикторов включал 19 биоклиматических переменных из набора WorldClim 2.1 разрешением 2.5 угловой минуты (WorldClim.org) [Fick, Hijman, 2017], тип земельного покрова/землепользования (landcover/landuse) и расширенный вегетационный индекс EVI (enhanced vegetation index). Данные по типу земельного покрова (землепользования) и EVI взяты из открытого доступа earthexplorer.usgs.gov и являются растровыми слоями, созданными на основе спутниковых снимков MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer). Типы земельного покрова выделены в соответствии с классификацией Международной геосферно-биосферной программы [Friedl et al., 2010].

Отбор предикторов для моделей проходил в два этапа. Вначале на основе расчета VIF (variance inflation factor, коэффициент инфляции дисперсии) из первоначального набора биоклиматических переменных для моделирования было отобрано 8 (табл. 2). Биоклиматические переменные исключались по пороговому значению $VIF = 10$.

Далее была проведена оценка относительного вклада каждой переменной на основе результатов корреляционного анализа с использованием коэффициента Пирсона [Thuiller et al., 2009]. Эта процедура проводилась на наборе из 8 биоклиматических предикторов, EVI и 16 типов земельного покрова. В итоге для каждого вида был сформирован окончательный набор предикторов, каждый из которых имел значимый вклад в модель. Из 16 типов земельного покрова в итоговые наборы предикторов вошли 11 переменных (см. табл. 2) Относительный вклад переменных из итоговых наборов был рассчитан усреднением на основе всех моделей.

Для моделирования были использованы три метода: обобщенная линейная модель (Generalized Linear model, GLM), метод случайных лесов (Random Forest, RF) и метод максимальной энтропии (MaxEnt). При построении моделей была применена пространственная кросс-валидация выборки методом перегруппировки (*k*-fold cross validation) для получения независимых наборов данных обучения и тестирования пригодности моделей. Исходная выборка была разделена на обучающую (75%) и тестовую (25%). Качество пригодности моделей оценивалось с помощью площади под ROC-кривыми (area-under-the-curve, AUC), а также TSS-статистики. На основе полученных моделей был создан ансамблевый прогноз по взвешенным результатам на основе моделей (GLM, RF, MaxEnt).

Для каждого вида вся исследуемая территория была разделена на пригодную и непригодную для обитания. Пороговое значение пригодности территории было рассчитано для каждого вида методом максимизации суммы чувствительности и специфичности (maxSSS) [Liu et al., 2016; Guisan et al., 2017; Petrosyan et al., 2023]. В результате были получены бинарные карты потенциальных ареалов с разделени-

Таблица 2. Переменные, вошедшие в итоговые наборы предикторов

| Переменная | Описание, значение VIF для биоклиматических переменных |
|------------|---|
| BIO1 | Среднегодовая температура, VIF = 4.73 |
| BIO2 | Среднесуточный диапазон температур, VIF = 1.94 |
| BIO4 | Температура сезонная, VIF = 3.14 |
| BIO8 | Средняя температура самого влажного квартала, VIF = 1.49 |
| BIO9 | Средняя температура самого засушливого квартала, VIF = 4.45 |
| BIO15 | Коэффициент вариации осадков, VIF = 1.64 |
| BIO18 | Осадки самого теплого квартала, VIF = 5.42 |
| BIO19 | Осадки самого холодного квартала, VIF = 2.27 |
| EVI | Расширенный вегетационный индекс |
| LU1 | Вечнозеленый хвойный лес. Преобладают вечнозеленые хвойные деревья (полог леса >2 м). Древесный покров >60% |
| LU4 | Широколиственные леса. Преобладают широколиственные деревья (полог леса >2 м). Древесный покров >60% |
| LU5 | Смешанные леса. Нет преобладания ни лиственных, ни вечнозеленых хвойных (40–60% каждого типа деревьев, полог леса >2 м, древесный покров >60% |
| LU8 | Древесный покров 30–60% (полог >2 м) |
| LU9 | Древесный покров 10–30% (полог >2 м) |
| LU10 | Преобладают травянистые однолетники (<2м) |
| LU11 | Постоянно затопленные земли с 30–60% покрытием воды и >10% растительного покрова |
| LU12 | Не менее 60% площади занимают пахотные земли |
| LU13 | Не менее 30% площади непроницаемой поверхности, включая строительные материалы, асфальт и транспортные средства |
| LU14 | Мозаика мелких приусадебных хозяйств с 40–60% с древесной, кустарниковой или травянистой растительностью |
| LU16 | Не менее 60% без растительности (песок, камни, почва), участки с растительностью менее 10% |

ем территории по двум значениям: пригодная для обитания территория (1) и непригодная (0).

Помимо получения прогнозов для каждого вида в отдельности, также были выявлены участки исследуемой территории, потенциально пригодные для совместного вселения нескольких видов. То есть места, наиболее пригодные не только для какого-либо одного вселенца, а сразу для нескольких. Для этого на основе суммирования бинарных растров была получена карта, отражающая количество видов, потенциально способных заселить исследуемую территорию.

Оценка сходства пригодных территорий исследуемых видов была проведена на основе I-статистики (индекса) [Warren et al., 2008] в R-пакете «dismo» [Hijmans et al., 2022]. Значение индекса варьирует от 0 (полное отсутствие перекрытия) до 1 (полное перекрытие). Для расчета I-статистики были использованы полученные в результате моделирования растры. Для видов, имеющих значение попарного перекрытия ареалов ≥ 0.5 ,

были созданы карты потенциального распространения пары видов-вселенцев на исследуемой территории.

Моделирование, основная часть подготовительных работ с данными, оценка качества прогнозных моделей проведены в среде R версии 4.1.2 [R Core Team, 2021] с использованием пакетов: «sdm» [Naimi, Araújo, 2016], «usdm» [Naimi et al., 2014], «dismo» [Hijmans et al., 2022], «sp» [Pebesma, Bivand, 2005; Bivand et al., 2013], «raster» [Hijmans, 2022], «rgdal» [Bivand et al., 2022], «rgeos» [Bivand, Rundel, 2021]. Обработка растровых изображений, суммирование растров, а также подготовка итоговых карт и расчет площади территорий выполнялись в программе ArcGIS версии 10.7 [<https://www.esri.com>].

Результаты

Полученные модели, включая ансамблевые, характеризуются высокой предсказательной способностью, о чем свидетельствуют значения AUC и TSS (табл. 3).

Таблица 3. Оценка качества прогноза моделей

| | GLM | | RF | | MaxEnt | | Ансамбль | | |
|-------------------------|------|------|------|------|--------|------|----------|------|-------|
| | AUC | TSS | AUC | TSS | AUC | TSS | AUC | TSS | Порог |
| <i>A. arbustorum</i> | 0.92 | 0.77 | 0.97 | 0.84 | 0.95 | 0.82 | 0.94 | 0.81 | 0.31 |
| <i>B. cylindrica</i> | 0.85 | 0.70 | 0.99 | 0.92 | 0.98 | 0.91 | 0.94 | 0.84 | 0.63 |
| <i>C. vindobonensis</i> | 0.92 | 0.75 | 0.95 | 0.80 | 0.93 | 0.75 | 0.93 | 0.77 | 0.42 |
| <i>H. ravergiensis</i> | 0.92 | 0.78 | 0.93 | 0.77 | 0.92 | 0.77 | 0.92 | 0.77 | 0.42 |
| <i>H. lucorum</i> | 0.94 | 0.80 | 0.96 | 0.84 | 0.95 | 0.84 | 0.95 | 0.82 | 0.39 |
| <i>H. pomatia</i> | 0.90 | 0.72 | 0.93 | 0.76 | 0.92 | 0.73 | 0.92 | 0.72 | 0.35 |
| <i>M. cartusiana</i> | 0.92 | 0.78 | 0.95 | 0.82 | 0.93 | 0.82 | 0.93 | 0.81 | 0.31 |
| <i>X. derbentina</i> | 0.93 | 0.76 | 0.96 | 0.81 | 0.95 | 0.82 | 0.94 | 0.80 | 0.42 |
| <i>X. krynickii</i> | 0.94 | 0.82 | 0.97 | 0.92 | 0.97 | 0.91 | 0.96 | 0.88 | 0.39 |

Итоговые наборы предикторов, которые были использованы для моделирования, включали от 14 (для *M. cartusiana*, *X. krynickii*) до 7 переменных (для *X. derbentina*). Относи-

тельный вклад каждого предиктора представлен в таблице 4. Для всех видов моллюсков оказалась значимой среднегодовая температура (bio 1). Причем для ксерофильных мол-

Таблица 4. Относительный вклад переменных (%) на основе корреляционных метрик

| | <i>A. arbustorum</i> | <i>B. cylindrica</i> | <i>C. vindobonensis</i> | <i>H. ravergiensis</i> | <i>H. lucorum</i> | <i>H. pomatia</i> | <i>M. cartusiana</i> | <i>X. derbentina</i> | <i>X. krynickii</i> |
|-------|----------------------|----------------------|-------------------------|------------------------|-------------------|-------------------|----------------------|----------------------|---------------------|
| bio1 | 4.5* | 16.8* | 27.9* | 9.3* | 10.8* | 16.1* | 10.8* | 33.7* | 34.1* |
| bio2 | 29.7* | 14.4* | 10.8* | | 0.6 | 9.8* | 4.2* | | 2.6 |
| bio4 | 27.8* | 3.7* | | 3 | 11.6* | | 2.8 | 8.7* | 1.8 |
| bio8 | | | 7.0* | | 10.1* | | 2.4* | | |
| bio9 | 4.7* | 8.5* | | | 6.5* | | 5.4* | | 3.5* |
| bio15 | 1.3 | 3.4* | | 1.4 | | | 1.6 | | 6.7* |
| bio18 | | 6.6* | 9.5* | 6.2* | 5.1* | 8.5* | 4.9* | 9.9* | 3.4* |
| bio19 | | 7.9* | | 5* | | | 0.8 | | 2.2* |
| EVI | 0.6 | 3.6* | | 5.1* | 3.1* | | 0.8 | | |
| LU1 | | | | 7.2* | 7.8* | | 8.7* | | |
| LU4 | 2* | | 1.4 | | | | | | |
| LU5 | 4 | 9.9* | 12* | 16.5* | 6.1* | 5.4* | 3.7* | 16.4* | 13.7* |
| LU8 | 2.6 | 0.9 | | | | | | 0.5 | 2.2* |
| LU9 | | | | | | 4.1* | | | |
| LU10 | | 1.8* | | 4.8* | | | 0.7 | 2.9 | 2.4* |
| LU11 | | 1.8* | | | | 0.6 | | | 1.5 |
| LU12 | 2.9 | | 3.2* | | 2.9* | 2* | 0.7 | | 6.3* |
| LU13 | 14.0* | 11.5* | 11.8* | 21.2* | 18.2* | 16.8* | 12.2* | 10.8* | |
| LU14 | 0.8 | 3.3* | | | | | | | |
| LU16 | | | | | | | | | 0.8 |

люсков рода *Xeropicta* и ксеромезофильного вида *C. vindobonensis* вклад этой переменной в прогноз оказался наиболее высоким. А для мезоигрофильного вида *A. arbustorum* наиболее значимыми оказались среднесуточный диапазон температур (bio 2) и сезонная температура (bio 4). Этот же вид отличается от прочих отсутствием значимых предикторов,

характеризующих осадки. Но некоторый вклад в прогноз вносит средняя температура самого сухого квартала (bio 9), то есть вид зависит от определенного сочетания температуры и влажности.

Для остальных моллюсков осадки самого теплого квартала (bio 18) и в некоторых случаях осадки самого холодного квартала (bio

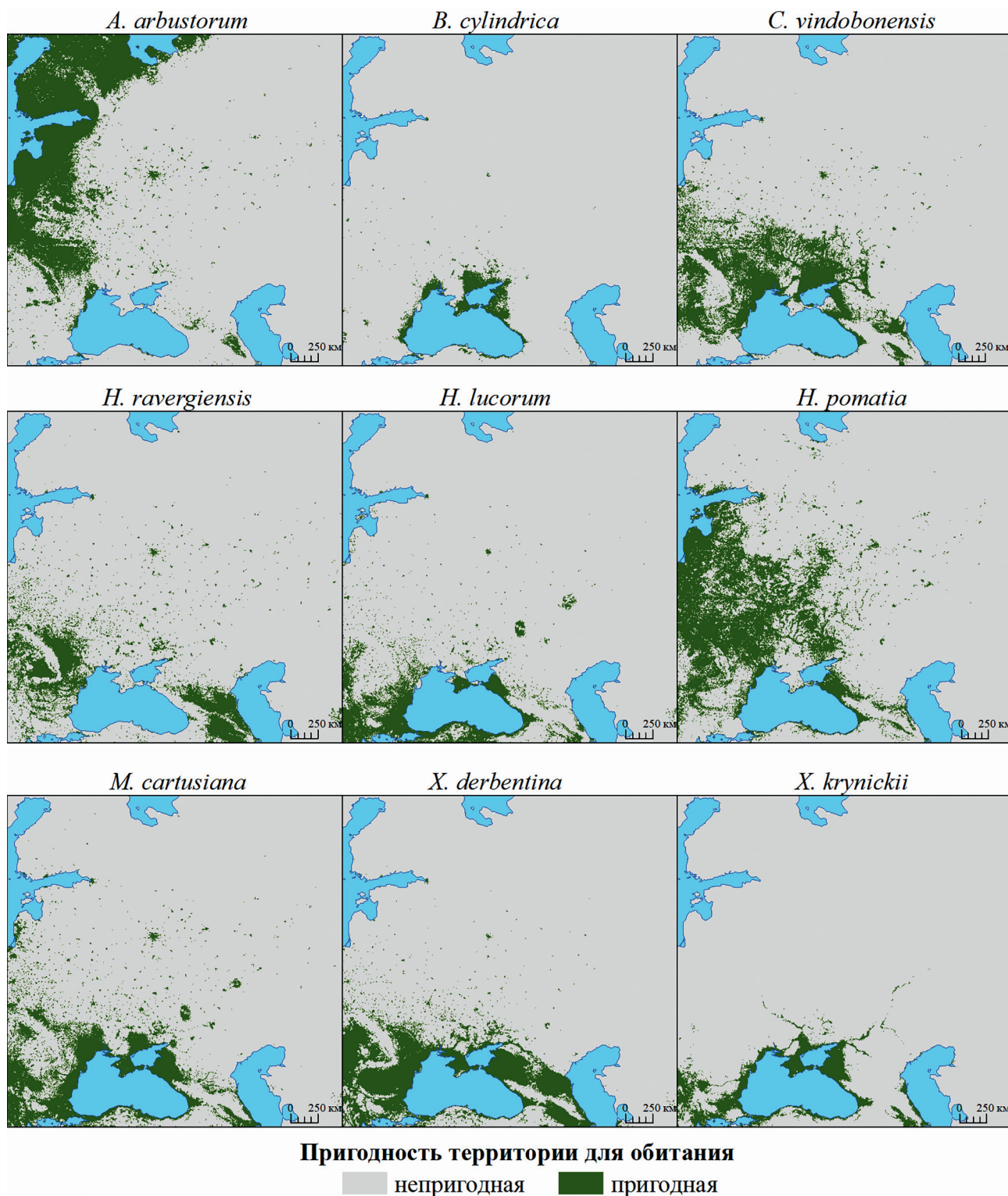


Рис. 1. Пригодность территории для обитания исследуемых видов моллюсков.

19) были включены в наборы предикторов на основе их значимого вклада в прогноз. Из типов землепользования значимыми практически для всех видов оказались смешанные леса (LU5) и урбанизированные территории (LU13). Вегетационный индекс EVI оказался значимым только для трех видов: *B. cylindrica*, *H. ravergensis* и *H. lucorum*. Остальные предикторы внесли относительно равный вклад в прогноз.

Результаты моделирования представлены в виде картосхем, потенциально пригодных для обитания территорий (рис. 1). В границах региона исследования распространение моллюсков возможно на территориях, прилегающих к нативным ареалам, а также на отдельных участках, рассредоточенных по исследуемой территории.

Таблица 5. Площадь потенциально пригодной для обитания территории

| Вид | Площадь, кв. км |
|-------------------------|-----------------|
| <i>A. arbustorum</i> | 1 170 865 |
| <i>B. cylindrica</i> | 210 956 |
| <i>C. vindobonensis</i> | 982 045 |
| <i>H. ravergensis</i> | 645 009 |
| <i>H. lucorum</i> | 628 528 |
| <i>H. pomatia</i> | 1 383 689 |
| <i>M. cartusiana</i> | 946 436 |
| <i>X. derbentina</i> | 988 462 |
| <i>X. krynickii</i> | 559 092 |

Из полученных оценок следует что моллюски с более широким естественным ареалом имеют большую по площади территорию потенциального распространения (табл. 5). К таким видам относятся: *H. pomatia*, *A. arbustorum*, *X. derbentina*, *C. vindobonensis*, *M. cartusiana*.

В разной степени потенциальные ареалы видов перекрываются (табл. 6). Карты перекрывания потенциальных ареалов видов ($I \geq 0.45$) представлены в Приложении. Распространение *A. arbustorum* идет с северо-запада в южном направлении. *H. pomatia* распространяется с запада на восток. От Прибалтики до Подольской возвышенности ареалы видов значительно перекрываются. Перекрывание с другими видами у *A. arbustorum* не такое существенное. *H. pomatia* имеет перекрывание ареалов с южноевропейским видом *C. vindobonensis*. Помимо западной части региона исследования, у этих видов имеются общие участки потенциального распространения от Приазовья до Среднерусской возвышенности.

Все остальные виды распространяются с юга на север. Перекрывание потенциальных ареалов среди этих видов выражено в большей степени. Это ожидаемо ввиду их общих нативных ареалов (Кавказ, Причерноморье, южная Европа, Малая Азия). В част-

Таблица 6. Значения I-статистики для оценки перекрывания ареалов

| | <i>A. arbustorum</i> | <i>B. cylindrica</i> | <i>C. vindobonensis</i> | <i>H. ravergensis</i> | <i>H. lucorum</i> | <i>H. pomatia</i> | <i>M. cartusiana</i> | <i>X. derbentina</i> | <i>X. krynickii</i> |
|-------------------------|----------------------|----------------------|-------------------------|-----------------------|-------------------|-------------------|----------------------|----------------------|---------------------|
| <i>A. arbustorum</i> | 1 | | | | | | | | |
| <i>B. cylindrica</i> | 0.08 | 1 | | | | | | | |
| <i>C. vindobonensis</i> | 0.24 | 0.35 | 1 | | | | | | |
| <i>H. ravergensis</i> | 0.20 | 0.15 | 0.52 | 1 | | | | | |
| <i>H. lucorum</i> | 0.08 | 0.35 | 0.30 | 0.34 | 1 | | | | |
| <i>H. pomatia</i> | 0.48 | 0.25 | 0.57 | 0.39 | 0.25 | 1 | | | |
| <i>M. cartusiana</i> | 0.17 | 0.45 | 0.56 | 0.46 | 0.67 | 0.41 | 1 | | |
| <i>X. derbentina</i> | 0.10 | 0.40 | 0.56 | 0.62 | 0.59 | 0.37 | 0.69 | 1 | |
| <i>X. krynickii</i> | 0.02 | 0.51 | 0.31 | 0.20 | 0.50 | 0.23 | 0.61 | 0.53 | 1 |

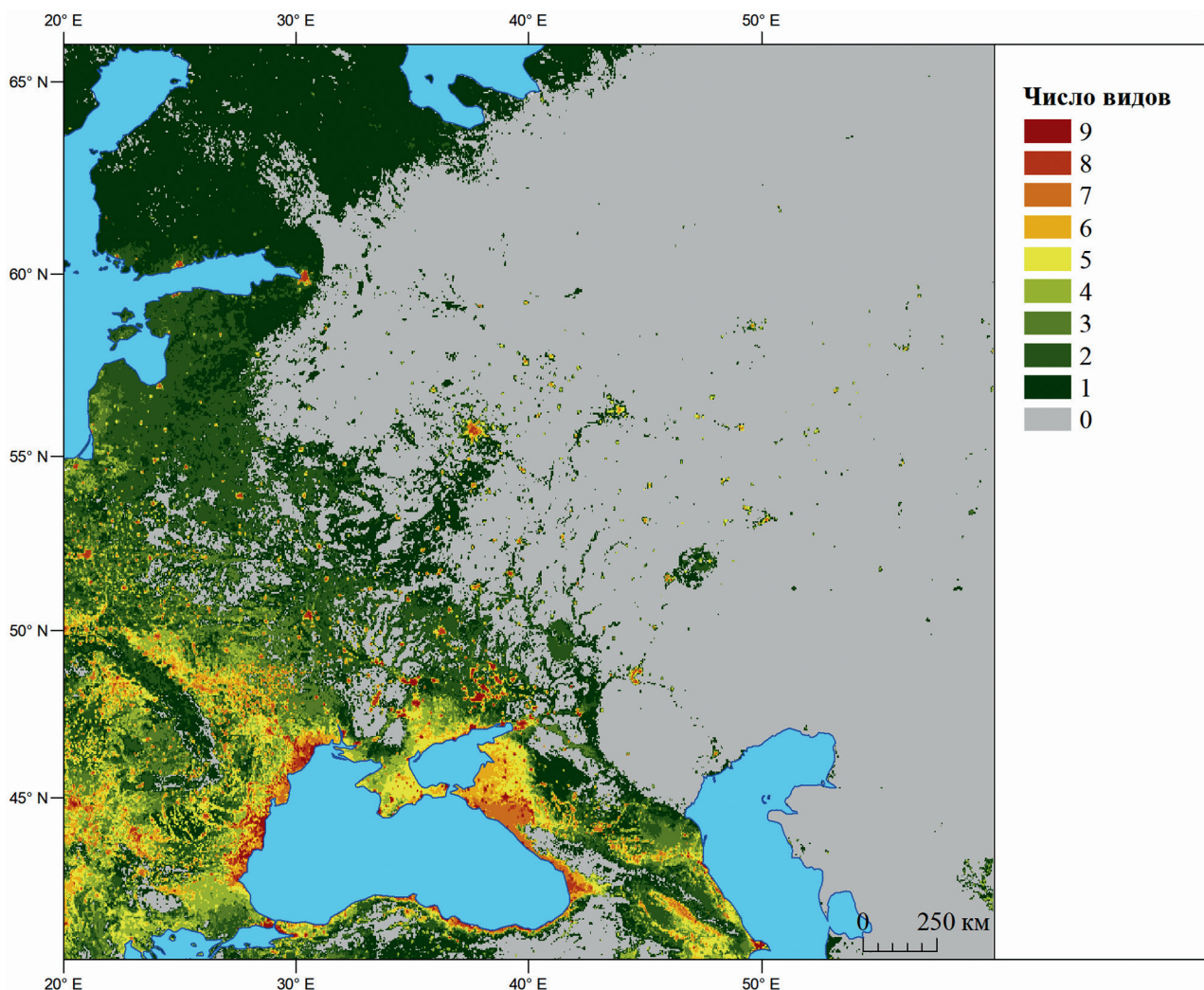


Рис. 2. Пригодность территории для обитания разного числа исследуемых видов.

ности, наибольшее число попарных «совпадений» с другими моллюсками оказалось у *S. vindobonensis*, *M. cartusiana*, *X. derbentina*, *X. krynickii*. Области перекрывания потенциальных ареалов в основном расположены на Кавказе, в Причерноморье, а также на Нижнедунайской низменности и Балканах.

Наименьшая площадь потенциального распространения оказалась у эндемика Крыма и Северного Причерноморья, *B. cylindrica*. Этот вид имеет перекрывающийся ареал с *M. cartusiana* и *X. krynickii*.

На исследуемой территории были выделены участки, пригодные для обитания разного количества видов (рис. 2).

Из рисунка 2 видно, что в районе исследования преобладают участки, пригодные для обитания одного-двух видов моллюсков. Значительная часть такой территории находится на северо-западе региона исследования. Это ареал *A. arbustorum*, который в наименьшей

мере пересекается с ареалами остальных исследуемых видов. Территории, пригодные для обитания максимального числа видов, расположены в Причерноморье, Приазовье, на Кавказе, Подольской возвышенности, Среднедунайской и Нижнедунайской низменности, а также разбросаны в виде небольших по площади участков, приуроченных к землям населенных пунктов. При этом для всех видов восточная часть региона исследования оказалась менее пригодной или вовсе непригодной для обитания.

Обсуждение

Температура и влажность окружающей среды являются ключевыми экологическими факторами для наземных моллюсков [Riddle, 1983; Лихарев, Раммельмейер, 1952]. При изучении разнообразия сообществ моллюсков в широтном градиенте на северо-востоке России показано, что климатические переменные

является главными факторами, влияющими на пригодность территории для обитания наземных моллюсков в бореальной зоне [Horsák et al., 2013].

В настоящем исследовании рассматривается потенциальное распространение южных видов в северном направлении и северо-западного вида (*A. arbustorum*) — в южном. Можно ожидать, что распространение наземных моллюсков из одной климатической зоны в другую в первую очередь лимитировано климатическими условиями. Результаты моделирования указывают, что существенный вклад в прогноз внесли климатические переменные — температура и осадки. Изученные виды моллюсков можно подразделить на три экологические группы в зависимости от их отношения к температуре и влажности среды обитания. В том или ином сочетании во всех наборах предикторов присутствуют переменные, характеризующие исключительно температурные переменные среды (bio1, bio2, bio4). Их вклад превышает вклад всех остальных переменных для всех видов. При этом для северо-западного мезогигрофильного моллюска *A. arbustorum* основной вклад в прогноз внесли переменные, характеризующие колебания температуры, а не среднегодовая температура, как для остальных видов. Большинство изученных моллюсков распространяются из южных регионов и приспособлены к аридным условиям [Крамаренко, 1997; Staikou, 1999; Dittbrenner et al., 2009]. Адаптации ксерофильных и ксеромезофильных моллюсков позволяют им аккумулировать влагу, противостоять высокой инсоляции и перегреву [Staikou et al., 2024]. Можно предположить, что пониженные температуры для таких видов будут иметь негативное влияние. Возможно, это в какой-то степени объясняется наличием криопротекторных соединений в тканях моллюсков, как было показано в исследовании биохимического состава гемолимфы мезофильного моллюска *H. pomatia* в состоянии гибернации [Nicolai et al., 2011]. Интересно, что этот вид, согласно полученному прогнозу, имеет наибольшую площадь потенциального распространения.

Суммарные годовые осадки (bio12) не оказали никакого влияния на распростране-

ние видов. Но переменные, которые отражают соотношение температуры и влажности (bio9, bio18, bio19), оказались важны. Для всех видов, кроме *A. arbustorum*, значимый вклад в прогноз внесла переменная bio18 — осадки самого теплого квартала, что можно объяснить происхождением этих видов из южных климатических зон.

Помимо климатических факторов, в качестве предикторов использовались переменные, характеризующие тип земного покрова. Эти переменные были представлены растровыми бинарными слоями. Данные, которые содержатся в значениях пиксела такого слоя, отражают результат классификации земной поверхности, в которой были учтены основные распознаваемые покрытия земли [Sulla-Menashe et al., 2019]. Оригинальные наименования типов земного покрова [Friedl et al., 2010] не означают буквально тот или иной тип биомов. Так, переменные LU8 и LU9 обозначены в оригинальной классификации как «Woody savanna» и «Savanna», однако точнее эти типы земельного покрова можно обозначить как редколесье (см. табл. 2). Причем территории с этим типом покрова присутствуют в разных климатических зонах. Относительно высокий вклад в большинство моделей внесли переменные, содержащие данные о распределении антропогенно измененных территорий (LU13) и смешанной древесной растительности (LU5). Вклад переменной «смешанный лес» выше у степных видов: их распространение приурочено к отсутствию лесного покрова. Приуроченность виноградной улитки к лесным биотопам тоже отразилась на прогнозе: участки лесных массивов в лесостепи показаны пригодными для обитания вида.

Антропогенно измененные территории пригодны для обитания всех исследуемых вселенцев, что следует обсудить отдельно. Часто по причине неравномерно обследованной территории точки находок, которые используются для моделирования ареала, оказываются сконцентрированы вокруг населенных пунктов, дорог и других подобных объектов [Лисовский и др., 2020]. Однако в настоящем исследовании это обстоятельство было учтено: на этапе подготовки данных

было проведено пространственное разреживание точек. В случае с исследуемыми видами приуроченность к антропогенно измененным территориям, по всей видимости, является экологической особенностью. Известно, что чужеродные виды в первую очередь успешно осваивают урбанизированные ландшафты, которые могут стать плацдармом для дальнейшей экспансии [Cadotte et al., 2017; Marques et al., 2020; Borden, Flory, 2021]. На примере Центральной Европы показано, что малакофауна городов имеет существенный инвазионный компонент [Horsák et al., 2016]. Важно заметить, что все исследуемые виды являются обычными для своих нативных ареалов, о чем давно известно [Geyer, 1927; Лихарев, Раммельмейер, 1952; Шилейко, 1978]. В своих естественных ареалах все исследуемые моллюски успешно освоили, помимо природных биотопов, антропогенно измененные территории. Пожалуй, самым известным примером является виноградная улитка. Д. Гейером описаны типичные местообитания вида: сады, парки, кладбища и т.п. Здесь же замечено, что распространение *H. pomatia* в Восточной Европе связано с интродукцией и культивированием вида [Geyer, 1927]. При этом для *H. pomatia* и *C. vindobonensis* показано естественное распространение в Европе из рефугиума последнего ледникового максимума (Last Glacial Maximum) предположительно из юго-восточных Карпат [Korábek et al., 2022]. Однако в нашей работе рассматривается только распространение видов в условиях текущего климата.

Антропохория и приуроченность к антропогенно измененным территориям описаны для *B. cylindrica*, *H. ravergensis*, *M. cartusiana*, *X. derbentina*, *X. krynickii* на территории Украины [Son, 2010; Gural-Sverlova, Gural, 2017, 2022; Zhukov et al., 2019]. Распространение турецкой улитки *H. lucorum* в Центральной и Западной Европе в последнее десятилетие ограничено урбанизированными территориями [Doležal, 2021]. Европейский вид *A. arbustorum* в нативном ареале населяет как равнинные, так и горные территории, при этом моллюск проявляет широкую морфологическую изменчивость [Kleewein, 1999]. Типичные местообитания в Центральной Европе

для этого вида – овраги, луга и другие увлажненные биотопы, преимущественно с крупнолиственной растительностью [Geyer, 1927]. На территории вторичного ареала выявлена приуроченность *A. arbustorum* к антропогенно измененным биотопам и постепенное распространение в населенных пунктах, в том числе в крупных городах [Шиков, 2016; Муханов и Лисицын, 2017; Egorov, 2021].

Зоны перекрытия потенциальных ареалов большей частью включают территории естественных ареалов. В пределах потенциального распространения перекрытие наблюдается на тех же участках, которые наиболее пригодны для обитания большинства исследуемых вселенцев.

Рассматривая регион исследования в целом (см. рис. 2), можно заключить, что чем более континентальный климат на территории, тем для меньшего числа исследуемых видов моллюсков она наиболее пригодна. Это объясняет «серую зону» на карте в восточной ее части. Территории, которые оказались пригодны для обитания всех видов, в основном расположены в Причерноморье, Приазовье, на Кавказе, Подольской возвышенности, Среднедунайской и Нижнедунайской низменностях. Кавказ и Причерноморье характеризуются высоким биоразнообразием, в том числе разнообразием малакофауны [Лихарев, Раммельмейер, 1952; Walther et al., 2014]. Для большинства исследуемых видов эта область входит в нативный ареал, но для *A. arbustorum* и *H. pomatia* — это потенциально пригодная для обитания территория. Кроме того, ввиду приуроченности вселенцев к антропогенным биотопам территории населенных пунктов так же пригодны для обитания большинства исследуемых моллюсков. Так, в северной и северо-восточной части потенциального ареала *H. ravergensis* пригодные для обитания территории разбросаны точно из-за приуроченности к населенным пунктам. Перекрытие потенциальных ареалов между парами исследуемых видов в основном происходит либо в пределах нативных ареалов, либо на территориях, пригодных для обитания всех видов.

В качестве предположения можно отметить, что при заселении исследуемыми вида-

ми антропогенно измененных территорий, в частности территорий населенных пунктов, маловероятен негативный эффект в отношении местной флоры и фауны. Такое предположение обусловлено тем, что вселенцы, по всей видимости, заполняют некий «вакуум» в нарушенных экосистемах [Алимов, Богуцкая, 2004]. Распространение же этих видов в естественные экосистемы определяется еще и биотическими факторами. По этой причине можно предложить более строгий контроль за потенциальными инвайдерами на территориях, показанных в данной работе как наиболее пригодных для их экспансии. При этом оценка потенциального влияния на нативную биоту видов-вселенцев требует дополнительного исследования.

Заключение

Все исследуемые виды наземных моллюсков имеют потенциал для дальнейшей экспансии на новые территории в условиях текущего климата. Результаты моделирования подтвердили роль климата в распространении чужеродных наземных моллюсков. В восточной части региона исследования текущие климатические условия не подходят для обитания рассматриваемых видов. Приуроченность моллюсков-вселенцев к антропогенным биотопам достаточно ясно отрази-

лась в результатах моделирования. Но важно отметить, что, хотя территории населенных пунктов могут служить плацдармами для дальнейшей инвазии, распространение вида в естественные экосистемы на территории, не имеющей подходящих климатических условий, маловероятно.

Финансирование работы

Сбор, анализ данных и подготовка рукописи выполнены за счёт собственных средств автора.

Благодарности

Автор выражает благодарность П.В. Кияшко за возможность работы с коллекцией Зоологического института РАН, Е.В. Шикова и А.В. Сысоева за предоставленные данные, а также А.Г. Хомутовской за помощь в определении координат точек находок некоторых видов.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии у него конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит исследований с участием животных в экспериментах, выполненных автором.

Приложение

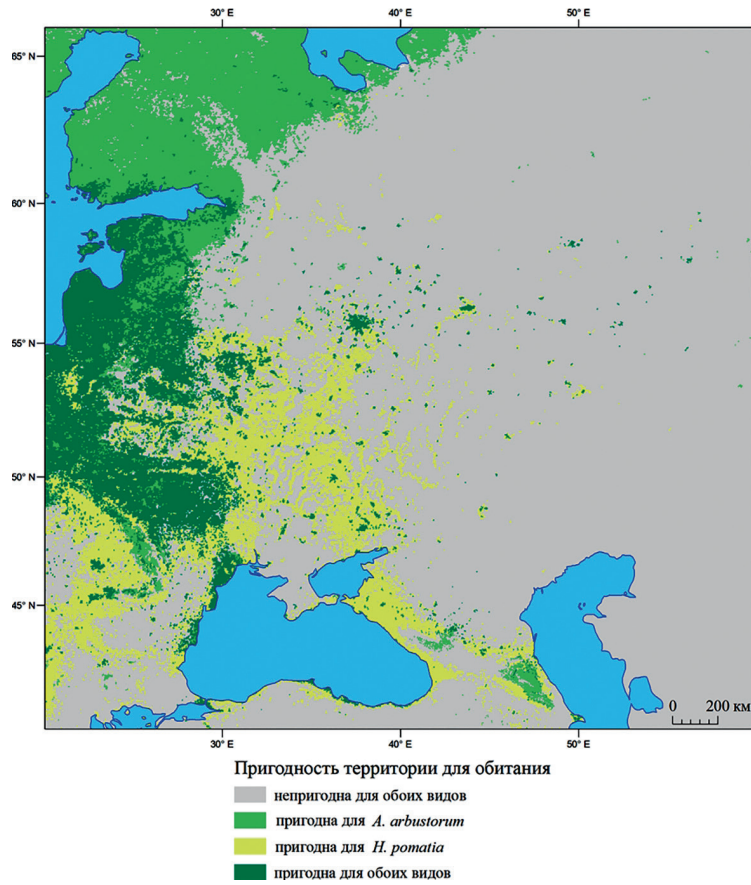


Рис. П1. Перекрывание потенциальных ареалов *H. pomatia* и *A. arbustorum*.

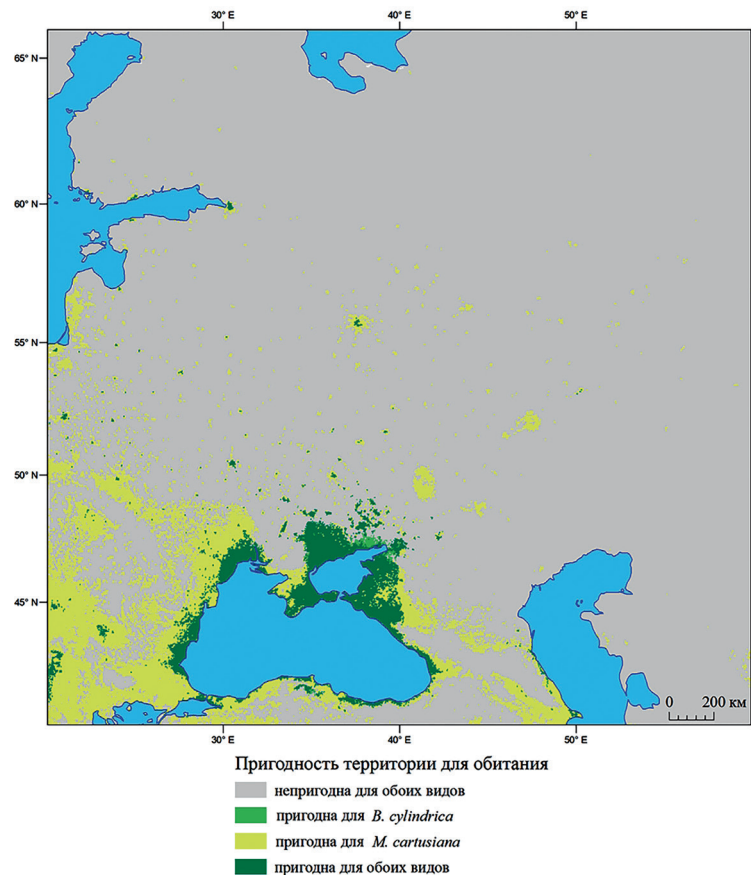


Рис. П2. Перекрывание потенциальных ареалов *B. cylindrica* и *M. cartusiana*.

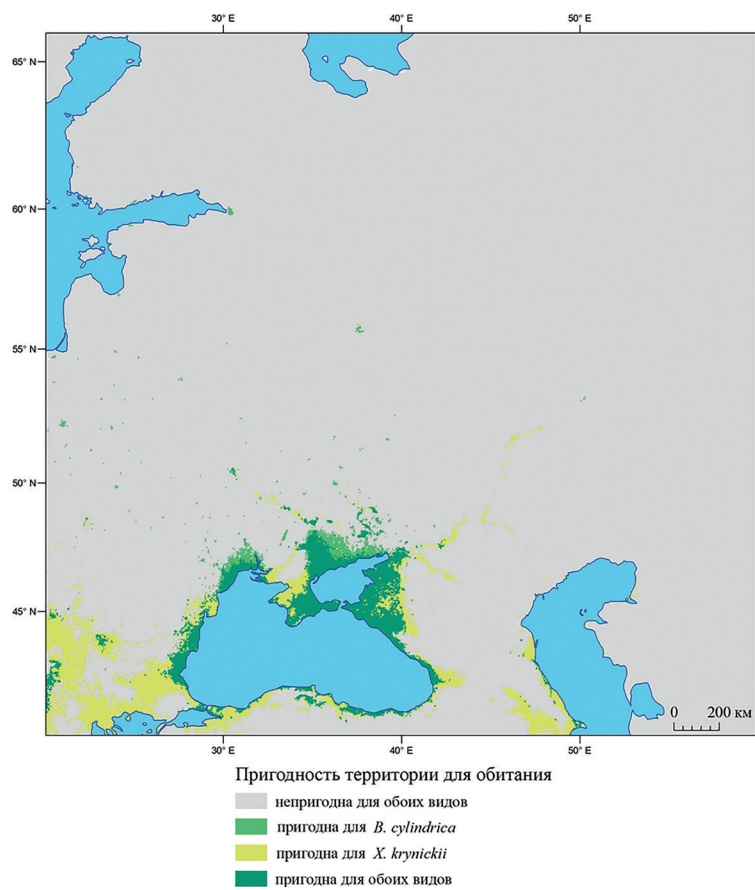


Рис. П3. Перекрывание потенциальных ареалов *B. cylindrica* и *X. krynickii*.

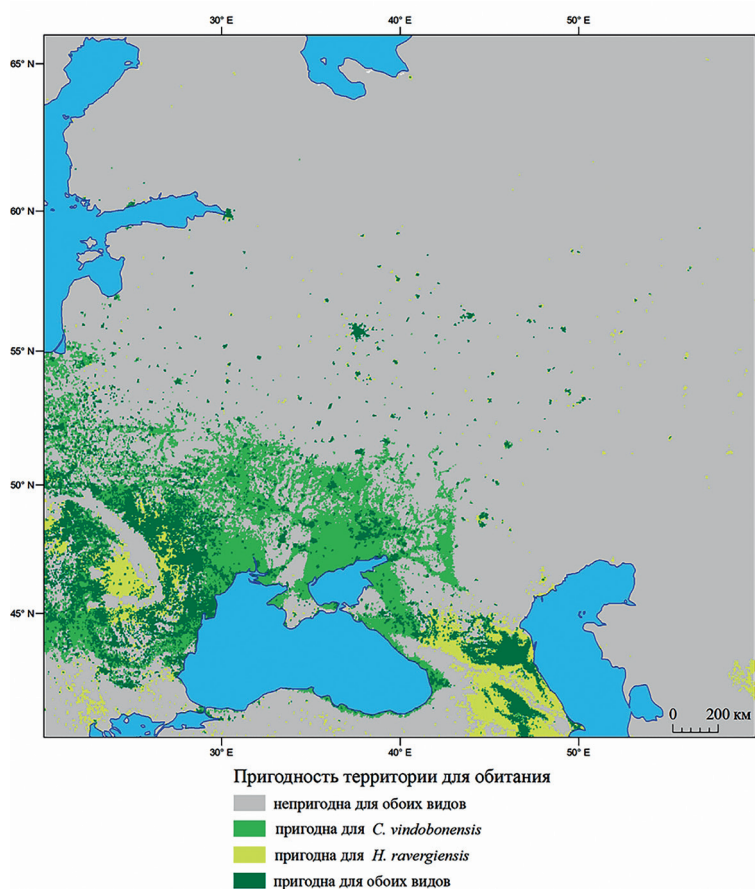


Рис. П4. Перекрывание потенциальных ареалов *C. vindobonensis* и *H. raveriensis*.

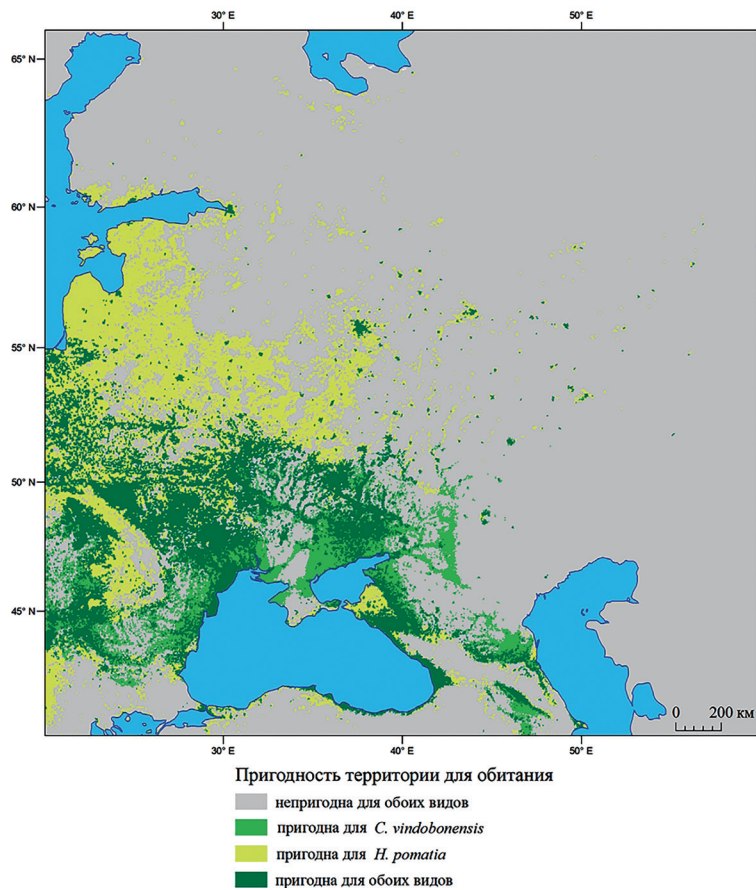


Рис. П5. Перекрытие потенциальных ареалов *C. vindobonensis* и *H. pomatia*.

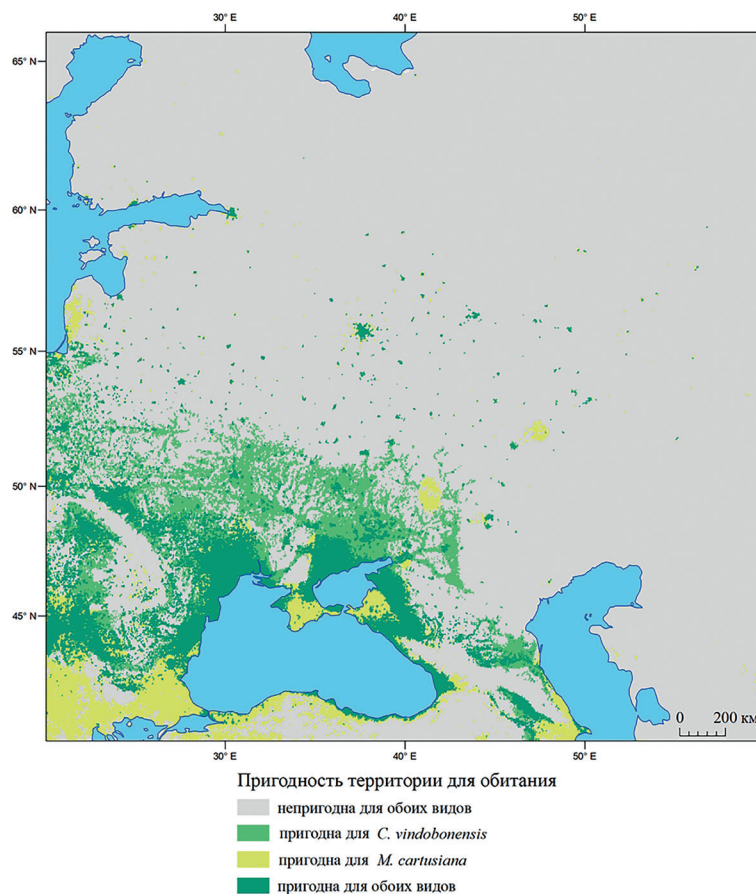


Рис. П6. Перекрытие потенциальных ареалов *C. vindobonensis* и *M. cartusiana*.

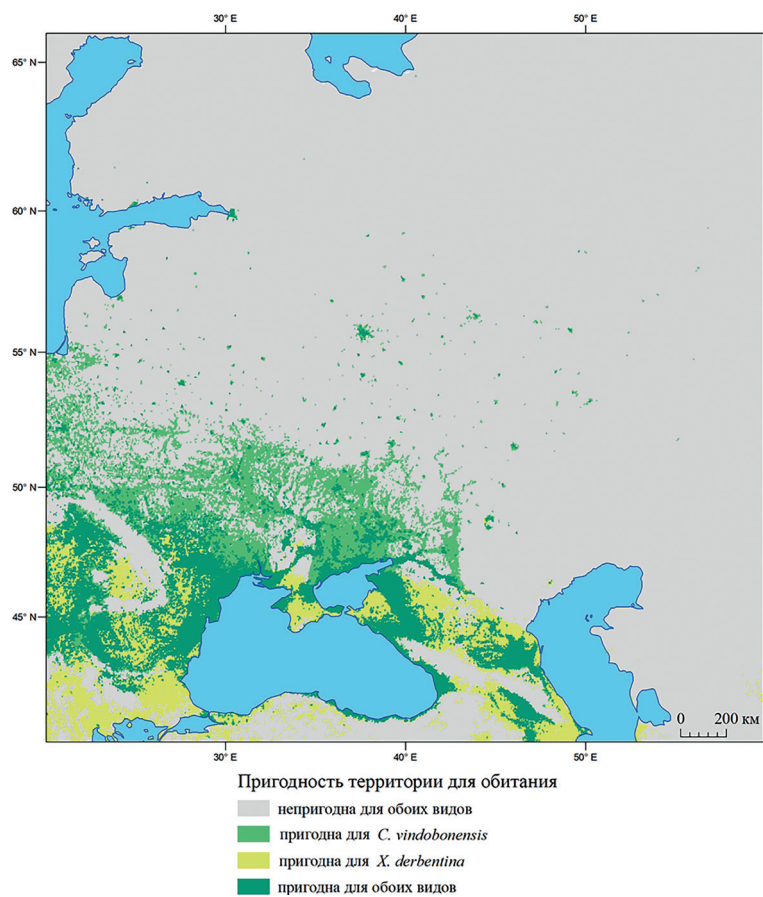


Рис. П7. Перекрытие потенциальных ареалов *C. vindobonensis* и *X. derbentina*.

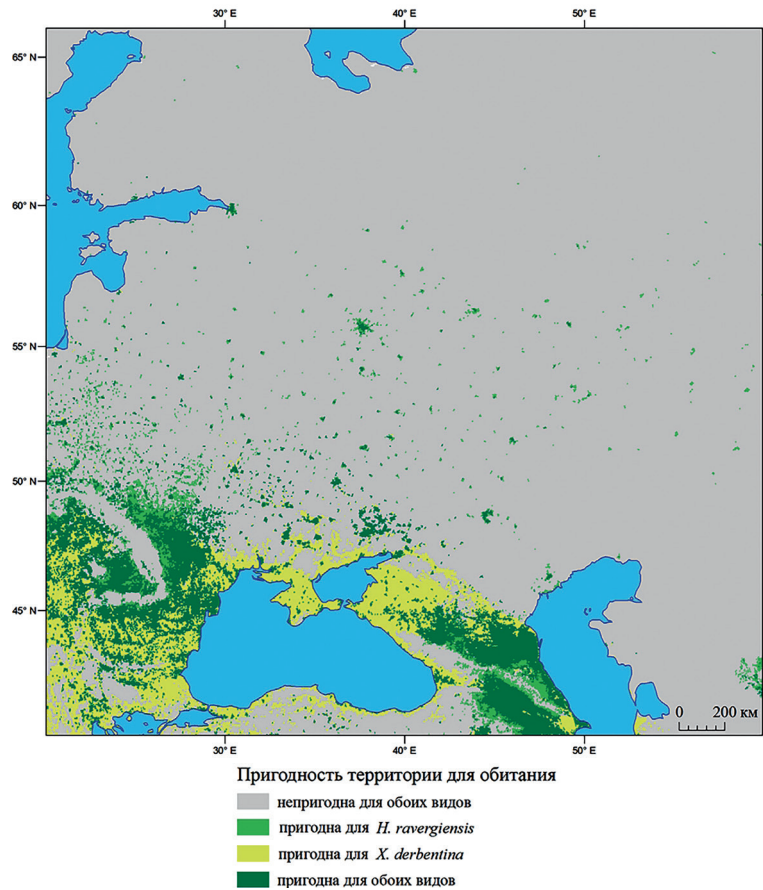


Рис. П8. Перекрытие потенциальных ареалов *H. ravergiensis* и *X. derbentina*.

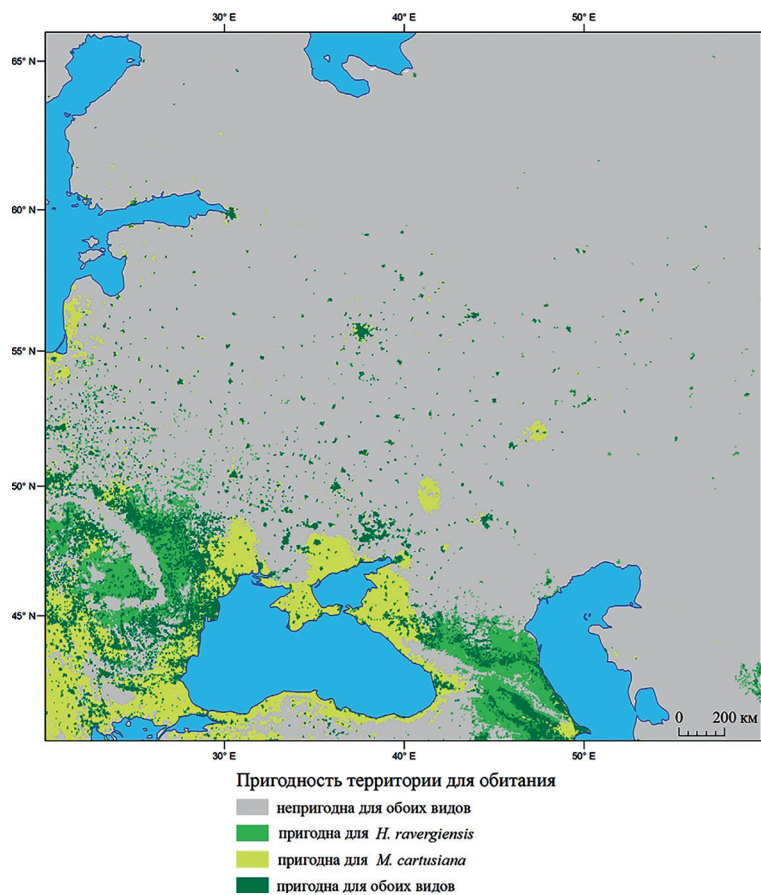


Рис. П9. Перекрытие потенциальных ареалов *H. ravergensis* и *M. cartusiana*.

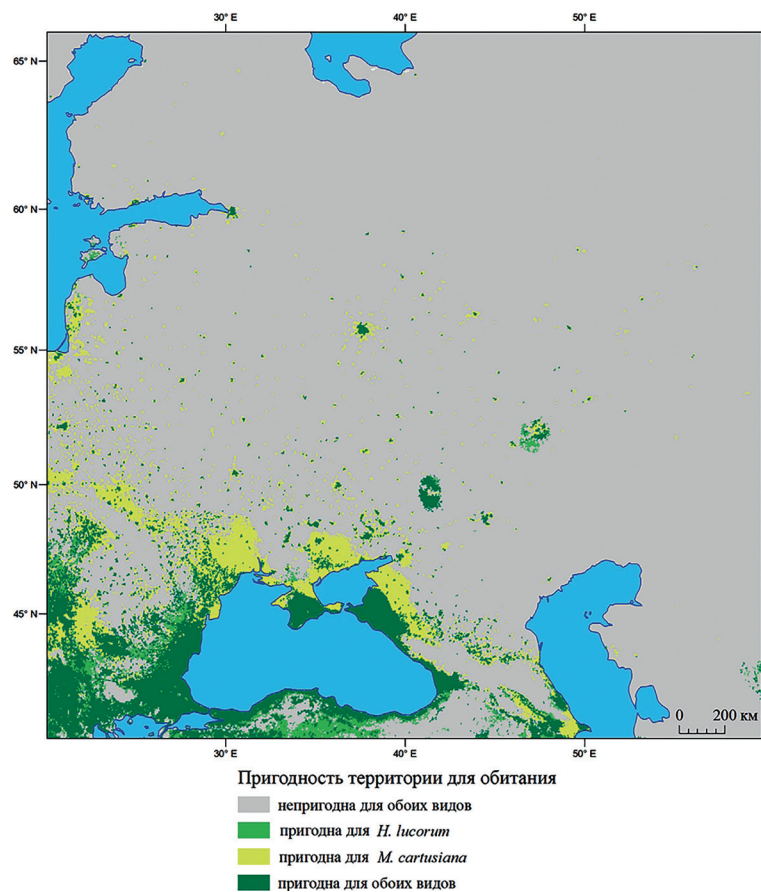


Рис. П10. Перекрытие потенциальных ареалов *M. cartusiana* и *H. lucorum*.

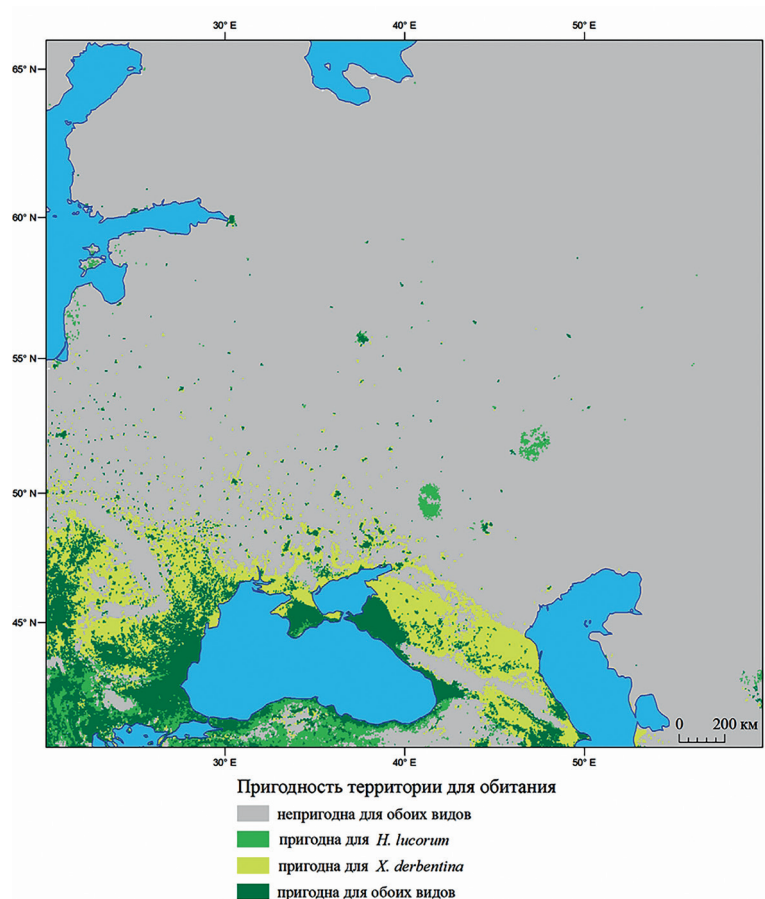


Рис. П11. Перекрывание потенциальных ареалов *X. derbentina* и *H. lucorum*.

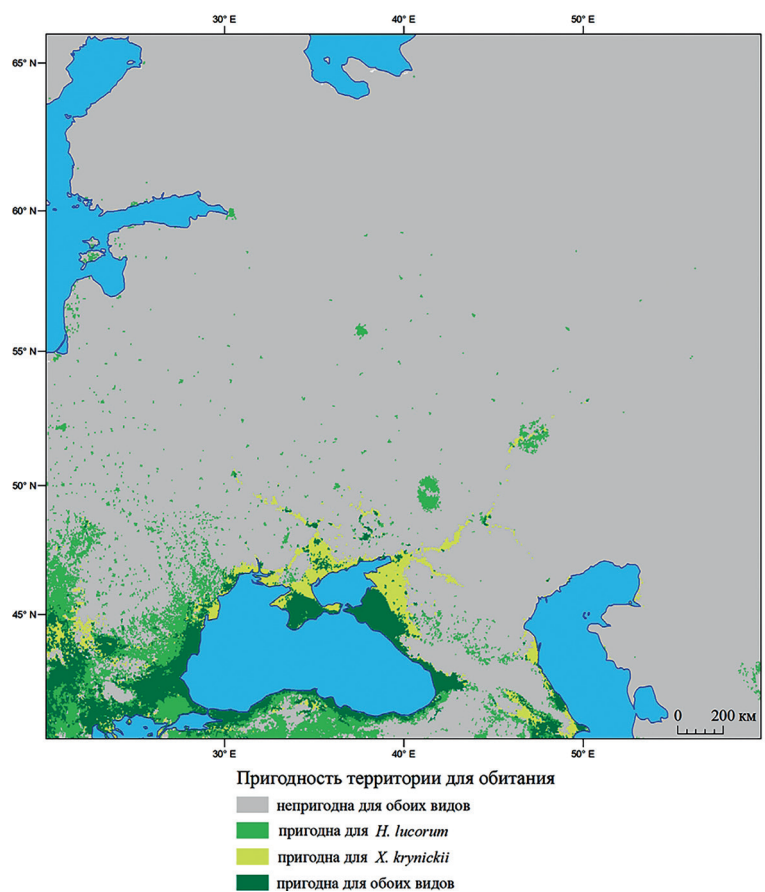


Рис. П12. Перекрывание потенциальных ареалов *X. krynickii* и *H. lucorum*.

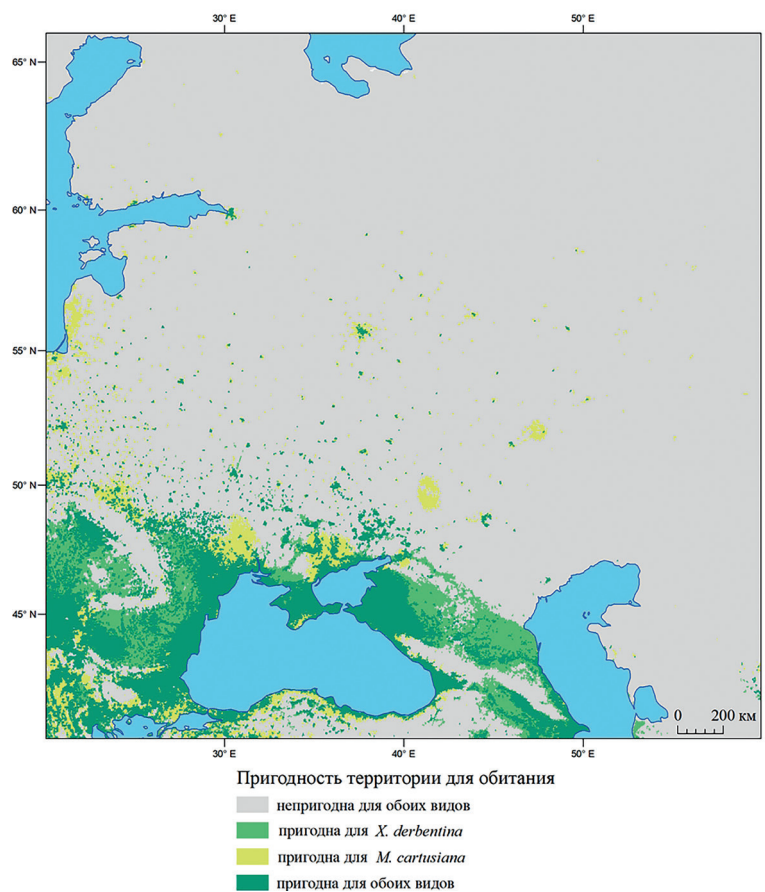


Рис. П13. Перекрывание потенциальных ареалов *M. cartusiana* и *X. derbentina*.

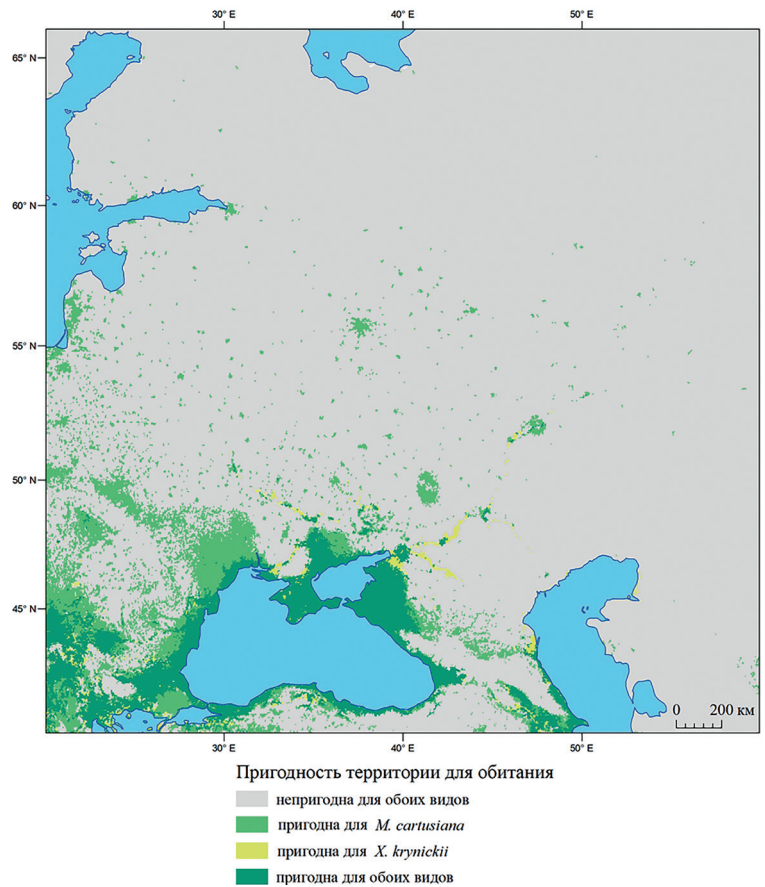


Рис. П14. Перекрывание потенциальных ареалов *M. cartusiana* и *X. krynickii*.

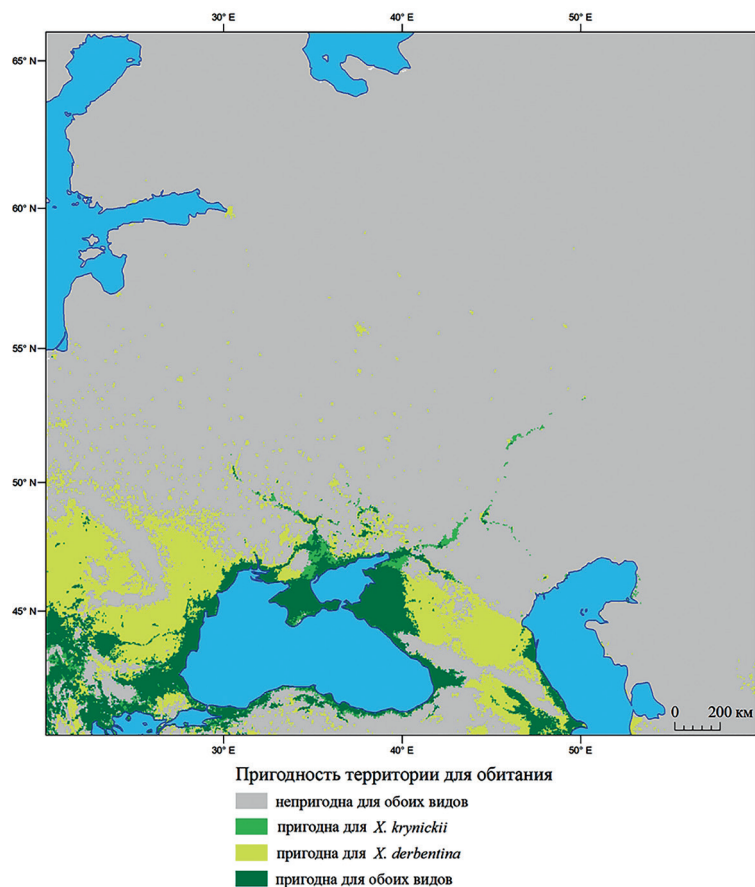


Рис. П15. Перекрытие потенциальных ареалов *X. derbentina* и *X. krynickii*.

Литература

- Адамова В.В., Снегин Э.А., Украинский П.А. Морфометрическая и генетическая изменчивость популяций моллюска-вселенца *Xeropicta derbentina* (Gastropoda, Pulmonata, Hygromiidae) // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. 2019. Т. 29, № 3. С. 149–160.
- Алексанов В.В., Рулёва О.А., Галемина И.Е. Кадастр наземных моллюсков города Калуги // Исследования биологического разнообразия Калужской области. Серия: Кадастровые и мониторинговые исследования биологического разнообразия в Калужской области. Тамбов: ТПС, 2019. Вып. 4. С. 73–95.
- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: КМК, 2004. 436 с.
- Балашёв И.А., Байдашников А. А. Наземные моллюски (Gastropoda) Винницкой области (Украина) и их биотопическая приуроченность // *Вестник зоологии*. 2012. Т. 46, № 1. С. 19–28.
- Балашёв И.А., Байдашников А.А. Наземные моллюски (Gastropoda) лесостепного Приднепровья и их фитоценотическая приуроченность // *Вестник зоологии*. 2010. Т. 44, № 4. С. 309–316.
- Балашёв И.А., Байдашников А.А., Романов Г.А., Гураль-Сверлова Н.В. Наземные моллюски Хмельницкой области (Подольская возвышенность, Украина) // *Зоологический журнал*. 2013. Т. 92, № 2. С. 154–166. <https://doi.org/10.7868/S0044513413020037>
- Вычалковская Н.В. Распределение и внутривидовая изменчивость крымского эндемичного моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) за пределами нативного ареала // *Вестник зоологии*. 2008. Т. 43, № 3. С. 229–235.
- Гураль-Сверлова Н.В., Бусел В.А., Гураль Р.И. Видовой состав наземных моллюсков Запорожской области и влияние на него антропохории // *Ruthenica: Русский малакологический журнал*. 2018. Т. 28, № 3. С. 101–112.
- Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.И. Каталог колекції наземних моллюсків Державного природознавчого музею НАН України 2020 (електронне видання). Львів, 2020. 227 с.
- Гураль-Сверлова Н.В., Тимошенко Е.Г. *Oxychilus koutaisanus mingrelicus* (Zonitidae) и *Stenomphalia ravergiensis* (Hygromiidae) – кавказские виды наземных моллюсков на юго-востоке Украины // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. 2012. Т. 22, № 2. С. 135–140.
- Земоглядчук К.В. Чужеродные виды наземных моллюсков (Mollusca: Gastrododa: Stylommatophora) в фауне Беларуси // *Вестник БарГУ. Серия: Биологические науки. Сельскохозяйственные науки*. 2020. Т. 8. С. 34–45.
- Коваленко Д.В. Временная динамика численности популяций моллюсков в технозомах Никопольского марганцеворудного бассейна // *Биоресурсы и приро-*

- допользование. 2019. Т. 1, №1–2. С. 51–58. <https://doi.org/10.31548/bio2019.01.006>
- Коцур В.М. Биотопическое распределение наземных моллюсков (Mollusca, Gastropoda) г. Витебска // *Вестник ВДУ*. 2013. № 6 (78), С. 60–65.
- Коцур В.М. Наземные моллюски (Mollusca, Gastropoda) сероольховых лесов Белорусского Поозерья // *Вестник МДПУ імя І.П. Шамякіна*. 2015. Т. 2, № 46. С. 26–32.
- Крамаренко С.С. Влияние факторов внешней среды на географическую изменчивость конхиологических признаков крымских моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae) // *Журнал общей биологии*. 1997. Т. 58, № 1. С. 94–101.
- Крамаренко С.С., Сверлова Н.В. Наземная малакофауна (Gastropoda, Pulmonata) Николаевской области // *Вестник зоологии*. 2001. Т. 35, № 2. С. 75–78.
- Лисовский А.А., Дудов С.В., Оболенская Е.В. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 1. Общие подходы // *Журнал общей биологии*. 2020. Т. 81, № 2. С. 123–134. <https://doi.org/10.31857/S0044459620020037>
- Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР. Вып. 43. М.; Л.: Издательство Академии наук СССР, 1952. 513 с.
- Муханов А.В., Лисицын П.А. Новые данные о распространении двух чужеродных видов наземных моллюсков семейства Helicidae в европейской части России // *Российский журнал биологических инвазий*. 2017. Т. 10. С. 72–79.
- Островский А. М. К изучению современных и ископаемых моллюсков Гомельщины // *Золотой век российской малакологии: сб. тр. Всерос. науч. конф., посвященной 100-летию со дня рождения проф. Виктора Николаевича Шиманского / ред. И.С. Барсков [и др.]*. М.: ПИН РАН им. А.А. Борисяка; Саратов: СГТУ им. Ю.А. Гагарина, 2016. С. 295–302.
- Рабчук В.П., Земоглядчук К.В. Первая для Беларуси находка наземного вида моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Enidae) // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. 2011. Т. 21, № 2. С. 95–96.
- Сачкова Ю.В. Исследование наземных моллюсков на Самарской Луке // *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии*. Самарская Лука, 2009. Т. 18, № 3. С. 138–145.
- Сверлова Н.В., Гураль Р.И. Сезонная динамика размерно-возрастной структуры интродуцированной популяции наземного моллюска *Brephulopsis cylindrica* во Львові // *Фальцфейнівські читання: Зб. наук. праць. Фальцфейнівські читання, Херсон: ПП Вишемирський*, 2007. С. 293–295.
- Снегин Э.А., Адамова В.В., Сычев А.А. Морфогенетическая изменчивость нативных и адвентивных популяций моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Enidae) // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. 2017. Т. 27, № 3. С. 119–132.
- Снегин Э.А., Артемчук О.Ю. Генетическая структура популяций *Helix pomatia* L. (Mollusca, Pulmonata) юго-восточной и восточной части ареала // *Генетика*. 2017. № 3. С. 334–344. <https://doi.org/10.7868/S0016675817030122>
- Стойко Т.Г., Булавкина О.В. Материалы по фауне наземных моллюсков Пензенской области (часть II) // *Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского*. 2008. № 10 (14). С. 66–71.
- Хайленко Е.В. Состояние изученности малакофауны природного заповедника «Мыс Мартьян» // *Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян»*. 2018. № 9. С. 155–156.
- Шиков Е.В. Адвентивные виды наземной малакофауны центра Русской равнины // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. 2016. Т. 26, № 3–4. С. 153–164.
- Шиков Е.В. Первое обнаружение *Caucasotachea vindobonensis* (Ferussac, 1821) (Mollusca, Gastropoda, Helicidae) на Южном Урале. Концепции, инструменты и технологии развития современной науки техники: мат. XI Всероссийской научно-практической конференции, г. Ставрополь, 4 мая 2023 г. Серия: Естественно-научные исследования. Ставрополь: ПАРАГРАФ, 2023. С. 65–66.
- Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Фауна СССР. Моллюски. Т. 3, № 6. Л.: Наука, 1978. 384 с.
- Adamova V.V. Genetic variation in non-indigenous populations of the land snails *Harmozica ravergiensis* and *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda: Stylommatophora) in the south of the Central Russian Upland (Eastern Europe) // *Molluscan Research*. 2021. Vol. 41, Iss. 2. P. 172–182. 1–11. <https://doi.org/10.1080/13235818.2021.1892474>
- Adamova V.V., Orlov M.A., Sheludkov A.V. Land snails *Brephulopsis cylindrica* and *Xeropicta derbentina* (Gastropoda: Stylommatophora): case study of invasive species distribution modelling // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. 2022a. Vol. 22, No 3. P. 121–136.
- Adamova V.V., Ukrainskiy P.A., Krymskaya O.V. Demographic and spatial structure at the stage of expansion in the populations of some alien land snails in Belgorod city (Central Russian Upland) // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. 2022b. Vol. 32, No 1. P. 21–39. [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2022.32\(1\).3](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2022.32(1).3)
- Aiello-Lammens M.E., Boria R.A., Radosavljevic A., Vilela B., Anderson R.P. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models // *Ecography*. 2015. Vol. 38, No. 5. P. 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Aubry S., Labaune C., Magnin F., Kiss L. Habitat and integration within indigenous communities of *Xeropicta derbentina* (Gastropoda: Hygromiidae) a recently introduced land snail in south-eastern France // *Diversity and Distributions*. 2005. Vol. 11, No 6. P. 539–547.
- Balashov I., Kramarenko S., Shyriaieva D., Vasyliuk O. Invasion of a Crimean land snail *Brephulopsis cylindrica* into protected relict steppic hilltops (tovtrs) in Western Ukraine: a threat to native biodiversity? // *Journal of Conchology*. 2018a. Vol. 43, No 1. P. 59–69.
- Balashov I., Shvydka Z., Vasyliuk O., Marushchak O., Shyriaieva D., Oskyrko O. The first record of an invasive Caucasian land snail *Harmozica ravergiensis* in Central Ukraine (Stylommatophora, Hygromiidae) // *Ruthenica,*

- Russian Malacological Journal. 2018b. Vol. 28, No 1. P. 43–45.
- Balashov I.A., Kramarenko S.S., Zhukov A.V., Shklyaruk A.N., Baidashnikov A.A., Vasyliuk A.V. Contribution to the knowledge of terrestrial molluscs in southeastern Ukraine // *Malacologica Bohemoslovaca*. 2013. Vol. 12. P. 62–69.
- Bivand R., Keitt T., Rowlingson B. rgdal: Bindings for the «Geospatial» Data Abstraction Library. 2022. Available online: URL <https://CRAN.R-project.org/package=rgdal> (Accessed on 27.08.2024).
- Bivand R., Pebesma E., Gomez-Rubio V. Applied spatial data analysis with R. 2013. Second edition. NY: Springer. Available online: URL <https://asdar-book.org/>
- Bivand R., Rundel C. rgeos: Interface to Geometry Engine — Open Source (‘GEOS’). URL: <https://CRAN.R-project.org/package=rgeos>. 2021. Available online: URL <https://CRAN.R-project.org/package=rgeos> (Accessed on 27.08.2024).
- Bondareva O., Genelt-Yanovskiy E., Abramson N. Cope snail *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda: Helicidae) in the Baltic Sea region: Invasion or range extension? Insights from phylogeographic analysis and climate niche modeling // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2020. Vol. 58, No. 1. P. 221–229. <https://doi.org/10.1111/jzs.12350>
- Borden J.B., Flory S.L. Urban evolution of invasive species // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2021. Vol. 19, No. 3. P. 184–191. <https://doi.org/10.1002/fee.2295>
- Cadotte M.W., Yasui S.L.E., Livingstone S., MacIvor J.S. Are urban systems beneficial, detrimental, or indifferent for biological invasion? // *Biological Invasions*. 2017. Vol. 19, No. 12. P. 3489–3503. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1586-y>
- De Mattia W. *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836) (Gastropoda, Hygromiidae) in Italy and along the Croatian coast, with notes on its systematics and nomenclature // *Basteria*. 2007. Vol. 71. P. 1–12.
- De Mattia W., Pešić V. *Xeropicta* (Gastropoda, Hygromiidae) goes west: the first record of *X. krynickii* (Krynicky, 1833) for Montenegro, with a description of its shell and genital morphology, and an additional record of *X. derbentina* (Krynicky, 1836) for Italy // *Ecologica Montenegrina*. 2014. Vol. 1, No. 4. P. 193–200.
- Di Lellis M.A., Seifan M., Troschinski S., Mazzia C., Capowiez Y., Triebkorn R., Köhler H.-R. Solar radiation stress in climbing snails: behavioural and intrinsic features define the Hsp70 level in natural populations of *Xeropicta derbentina* (Pulmonata) // *Cell Stress and Chaperones*. 2012. Vol. 17, No. 6. P. 717–727. <https://doi.org/10.1007/s12192-012-0344-4>.
- Dittbrenner N., Lazzara R., Köhler H.-R., Mazzia C., Capowiez Y., Triebkorn R. Heat tolerance in Mediterranean land snails: histopathology after exposure to different temperature regimes // *Journal of Molluscan Studies*. 2009. Vol. 75, No. 1. P. 9–18. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyn033>
- Doležal J. Non-native *Helix lucorum* Linnaeus, 1758 (Gastropoda: Eupulmonata: Helicidae) after twelve years in Prague, Czech Republic // *Folia Malacologica*. 2021. T. 29, No 2. P. 117–120. <https://doi.org/10.12657/folmal.029.012>
- Egorov R. Distribution of the introduced cope snail *Arianta arbustorum* (Linne 1758) in European Russia // *Rankweil*. 2021. Vol. 28. P. 73–87.
- Egorov R. *Helix pomatia* Linnaeus, 1758: the history of its introduction and recent distribution in European Russia // *Malacologica Bohemoslovaca*. 2015. Vol. 14. P. 91–101.
- Egorov R. On the distribution of introduced species of the genus *Cepaea* Held, 1838 (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae) in European Russia // *Nachrichtenblatt der Ersten Vorarlberger Malakologischen Gesellschaft*. 2018. Vol. 25. P. 79–102.
- Estonian Naturalists’ Society. 2024. Available online: URL <https://doi.org/10.15468/bmk3ab> (Accessed on 10.06.2024).
- Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas // *International Journal of Climatology*. 2017. Vol. 37, No. 12. P. 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Friedl M.A., Sulla-Menashe D., Tan B., Schneider A., Ramankutty N., Sibley A., Huang X. MODIS Collection 5 global land cover: Algorithm refinements and characterization of new datasets // *Remote Sensing of Environment*. 2010. Vol. 114, No. 1. P. 168–182. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2009.08.016>
- Garcia E., Villaronga J. A. Museu de Ciències Naturals de Barcelona: MCNB-Malac. Museu de Ciències Naturals de Barcelona. 2024. Available online: URL <https://doi.org/10.15468/pnkuwh> (Accessed on 10.06.2024).
- Geyer D. Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken: Einführung in die Molluskenfauna Deutschlands. Stuttgart: K.G. Lutz’ Verlag, 1927. 224 p.
- Guisan A., Zimmermann N.E. Predictive habitat distribution models in ecology // *Ecological modelling*. 2000. Vol. 135, No 2-3. P. 147–186.
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. (2017) *Habitat Suitability and Distribution Models*; Cambridge University Press: Cambridge, UK, 2017.
- Gural-Sverlova N.V., Gural R.I. Expansion of the ranges of land mollusks of the genus *Xeropicta* (Gastropoda, Hygromiidae) in Ukraine // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2017. Vol. 8, No. 3. P. 212–217. <https://doi.org/10.1134/S2075111717030043>
- Gural-Sverlova N.V., Gural R.I. *Monacha claustralis* and *M. cartusiana* (Gastropoda, Hygromiidae), two cryptic species of anthropochorous land molluscs in Western Ukraine // *Ruthenica, Russian Malacological Journal*. 2022. Vol. 32, No 2. P. 69–80. [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2022.32\(2\).3](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2022.32(2).3)
- Hårsaker K., Aspaas A.M., Dolmen D., Ekrem T., Stur E., Ødegaard F., Aagaard K., Finstad A.G. Terrestrial and limnic invertebrates systematic collection, NTNU University Museum. Norwegian University of Science and Technology. 2024. Available online: URL <https://doi.org/10.15468/fsreqb> (Accessed on 10.06.2024).
- Hijmans R. J., Phillips S., Leathwick J., Elith J. dismo: Species Distribution Modeling. R package version 1.3-9. 2022. Available online: URL <https://CRAN.R-project.org/package=dismo> Accessed on 27.08.2024.

- Horsák M., Čejka T., Juříčková L., Wiese V., Horsáková V., Lososová Z. Drivers of Central European urban land snail faunas: the role of climate and local species pool in the representation of native and non-native species // *Biological Invasions*. 2016. Vol. 18, No 12. P. 3547–3560. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1247-6>
- Horsák M., Chytrý M., Axmanová I. Exceptionally poor land snail fauna of central Yakutia (NE Russia): climatic and habitat determinants of species richness // *Polar Biology*. 2013. Vol. 36, No. 2. P. 185–191. <https://doi.org/10.1007/s00300-012-1249-5>
- Kleewein D. Population size, density, spatial distribution and dispersal in an Austrian population of the land snail *Arianta arbustorum styriaca* (Gastropoda: Helicidae) // *Journal of Molluscan Studies*. 1999. Vol. 65, No. 3. P. 303–315.
- Korábek O., Adamcová T., Pročków M., Petrussek A., Hausdorf B., Juříčková L. In both directions: Expansions of European land snails to the north and south from glacial refugia // *Journal of Biogeography*. 2022. Vol. 50, Iss. 4. P. 654–668. <https://doi.org/10.1111/jbi.14531>
- Kramarenko S.S. Patterns of spatio-temporal variation in land snails: a multi-scale approach // *Folia Malacologica*. 2016. Vol. 24. P. 111–177. <https://doi.org/10.12657/folmal.024.008>
- Kramarenko S.S., Dovgal I.V. Spatial variation of the land snail *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Enidae): a fractal approach // *Vestnik Zoologii*. 2014. Vol. 48, N 5. C. 433–440.
- Kurina O. Estonian University of Life Sciences Institute of Agricultural and Environmental Sciences Entomological Collection. Estonian University of Life Sciences. 2024. Available online: URL <https://doi.org/10.15468/qn6223> (Accessed on 10.06.2024).
- Liljeblad J. Artportalen (Swedish Species Observation System). Version 92.370. SLU Artdatabanken. 2024. Available online: URL <https://doi.org/10.15468/klkyl> (Accessed on 10.06.2024).
- Liu C., Newell G., White M. On the selection of thresholds for predicting species occurrence with presence-only data // *Ecology and Evolution*. 2016. Vol. 6, No. 1. P. 337–348. <https://doi.org/10.1002/ece3.1878>
- Marques S.P., Manna R. L., Frauendorf C.T., Zandonà E., Mazzoni R., El-Sabaawi R. Urbanization can increase the invasive potential of alien species // *Journal of Animal Ecology*. 2020. Vol. 89, No. 10. P. 2345–2355. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13293>
- Naimi B., Araújo M.B. sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling // *Ecography*. 2016. Vol. 39, No. 4. P. 368–375. <https://doi.org/10.1111/ecog.01881>
- Naimi B., Hamm N.A.S., Groen T.A., Skidmore A.K., Toxopeus A.G. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? // *Ecography*. 2014. Vol. 37, No. 2. P. 191–203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Nicolai A., Filser J., Lenz R., Bertrand C., Charrier M. Adjustment of metabolite composition in the haemolymph to seasonal variations in the land snail *Helix pomatia* // *Journal of Comparative Physiology B*. 2011. Vol. 181. P. 457–466. <https://doi.org/10.1007/s00360-010-0539-x>
- Ostrovsky A.M. First records of an invasive Caucasian land snail *Harmozica ravergiensis* (Férussac, 1835) (Gastropoda: Stylommatophora: Hygromiidae) in Belarus // *Folia Malacologica*. 2022. Vol. 30, No 4. P. 246–250. <https://doi.org/10.12657/folmal.030.026>
- Pauwels O., Samyn Y., Vandenberghe T. RBINS DaRWIn. Royal Belgian Institute of Natural Sciences. 2021. Available online: URL <https://doi.org/10.15468/qxy4mc> (Accessed on 10.06.2024).
- Pebesma E.J., Bivand R.S. Classes and methods for spatial data in R. *R News* 5 (2). 2005. Available online: URL <https://cran.r-project.org/doc/Rnews/> (Accessed on 10.06.2024).
- Petrosyan, V., Osipov, F., Feniova, I., Dergunova, N., Warshavsky, A., Khlyap, L., Dzialowski, A. (2023) The TOP-100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: invasion trends and species distribution modeling. *NeoBiota*, 82: 23–56. <https://doi.org/10.3897/neobiota.82.96282>
- Pěkníková J., Berchová-Bímová K. Application of species distribution models for protected areas threatened by invasive plants // *Journal for Nature Conservation*. 2016. Vol. 34. P. 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2016.08.004>
- Petsch D.K., Ribas L.G. dos S., Mantovano T., Pulzatto M.M., Alves A.T., Pinha G.D., Thomaz S.M. Invasive potential of golden and zebra mussels in present and future climatic scenarios in the new world // *Hydrobiologia*. 2020. Vol. 848. P. 2319–2330. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04412-w>
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2021. Available online: URL <https://www.R-project.org/> (Accessed on 27.08.2024).
- Reshetnikova N., Kudryavtseva E., Petrash E., Lapin A. Collections of Bioclass, school #179, Moscow. Version 1.5. Lomonosov Moscow State University. 2020. Available online: URL <https://doi.org/10.15468/4f0bmt> (Accessed on 27.08.2024).
- Riddle W.A. Physiological ecology of land snails and slugs // *In Ecology, Mollusca*; W.D. Russell-Hunter Ed.; N.Y.: Academic Press, 1983. Vol. 6. P. 431–452.
- SLU Artdatabanken. Artportalen. Version 92.397. Occurrence dataset. 2024. Available online: URL <https://doi.org/10.15468/klkyl> (Accessed on 27.08.2024).
- Son M.O. Alien mollusks within the territory of Ukraine: Sources and directions of invasions // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010. Vol. 1. P. 37–44 (2010). <https://doi.org/10.1134/S207511171001008X>
- Srivastava V., Lafond V., Griess V.C. Species distribution models (SDM): applications, benefits and challenges in invasive species management // *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*. 2019. Vol. 14, No. 20. <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR201914020> (Accessed on 27.08.2024).
- Staikou A., Sagonas K., Spanoudi O., Savvidou K., Nazli Z., Feidantsis K., Michaelidis B. Activities of antioxidant en-

- zymes and Hsp levels in response to elevated temperature in land snail species with varied latitudinal distribution // *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 2024. Vol. 269. 110908. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2023.110908>
- Staikou A.E. Shell temperature, activity and resistance to desiccation in the polymorphic land snail *Cepaea vindobonensis* // *Journal of Molluscan Studies*. 1999. Vol. 65, No 2. P. 171–184.
- Sulla-Menashe D., Gray J.M., Abercrombie S.P., Friedl M.A. Hierarchical mapping of annual global land cover 2001 to present: The MODIS Collection 6 Land Cover product // *Remote Sensing of Environment*. 2019. Vol. 222. P. 183–194. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.12.013>
- Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Araújo M.B. BIO-MOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions // *Ecography*. 2009. Vol. 32, No 3. P. 369–373. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x>
- Troschinski S., Di Lellis M.A., Sereda S., Hauße T., Wilke T., Triebkorn R., Köhler H.-R. Intraspecific Variation in Cellular and Biochemical Heat Response Strategies of Mediterranean *Xeropicta derbentina* [Pulmonata, Hygromiidae] // *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9, No. 1. e86613. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086613>
- Uden D.R., Allen C.R., Angeler D.G., Corral L., Fricke K.A. Adaptive invasive species distribution models: a framework for modeling incipient invasions // *Biological Invasions*. 2015. Vol. 17, No. 10. P. 2831–2850. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0914-3>
- Wagner A., Bertrand A. Première observation de l'Hélicelle des Balkans, *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836) (Mollusca, Gastropoda, Geomitridae) en Alsace (France, Grand Est, Bas-Rhin) // *Folia Conchyliologica*. 2021. Vol. 66. P. 73–76.
- Walther F., Kijashko P., Harutyunova L., Mumladze L., Neiber M.T., Hausdorf B. Biogeography of the land snails of the Caucasus region // *Tentacle*. 2014. Vol. 22. P. 3–5.
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution // *Evolution*. 2008. Vol. 62, No. 11. P. 2868–2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- Zhukov O.V., Kovalenko D.V., Kramarenko S.S., Kramarenko A.S. Analysis of the spatial distribution of the ecological niche of the land snail *Brephulopsis cylindrica* (Stylommatophora, Enidae) in technosols // *Biosystems Diversity*. 2019. Vol. 27, No 1. C. 62–68. <https://doi.org/10.15421/011910>

MODELING THE POTENTIAL SPREAD OF ALIEN TERRESTRIAL SNAILS IN EASTERN EUROPE

© 2024 Adamova V.V.

Belgorod National Research University, Belgorod, 308015 Russia
e-mail: valeriavladislavna@gmail.com

The paper presents a prediction of the spread of nine alien land snail species (Mollusca, Gastropoda, Stylommatophora) in the European part of Russia and adjacent territories. Climate variables, land use type and extended vegetation index were selected as predictors. The potential spread of each species was modeled. The habitat suitability for different numbers of alien species was identified on the study area. An analysis of the potential ranges overlap has shown which species can co-colonize new territories for them. In general, the most favorable habitat conditions for the studied species are determined in the Black Sea region, the Azov region, the Caucasus, the Podolsk Upland, the Middle Danube and Lower Danube lowlands. The association of alien land snail species with modified landscapes by man impact has been confirmed.

Key words: potential habitat; sdm; ecological modeling; European territory of Russia.