

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

УДК 574.22



Моделирование пространственного распространения европейского наземного моллюска *Cochlodina laminata* (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae) в восточной части ареала

В.В. Адамова^{1,*}, П.А. Украинский²

¹ Кафедра биологии, институт фармации, химии и биологии, Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Россия, 308015, г. Белгород, ул. Победы, д. 85;

² Центр валидации и верификации углеродных единиц, институт наук о Земле, Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Россия, 308015, г. Белгород, ул. Победы, д. 85

*e-mail: valeriyvladislavna@gmail.com

Моделирование распространения видов позволяет определить потенциальный ареал и выявить ключевые факторы, определяющие пригодность территории для обитания. В настоящем исследовании с применением методов SDM (species distribution modelling) созданы прогнозы распространения европейского вида клаузилид *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803) в восточной части ареала. Для создания моделей использованы различные алгоритмы, в том числе алгоритмы машинного обучения. В качестве предикторов выбраны климатические факторы и данные дистанционного зондирования Земли: расширенный вегетационный индекс и тип земельных угодий. Ансамблевый прогноз на основе всех моделей показал, что ареал *C. laminata* имеет клиновидную форму и во многом совпадает со схемой, предложенной ранее И.М. Лихаревым. Однако в восточной и юго-восточной части потенциальный ареал вида оказался шире. Установлены границы потенциального распространения *C. laminata* в зоне лесостепи и степи, а также в Причерноморье и на Кавказе. Использование данных дистанционного зондирования позволило более детально обозначить пригодные территории, что особенно важно в периферийных зонах ареала. Показано, что наиболее значимыми факторами в распределении вида на исследованной территории являются среднегодовая температура, сезонность температуры и осадки самого теплого квартала.

Ключевые слова: экологическое моделирование, SDM, клаузилиды, регрессионные модели, машинное обучение, Восточная Европа

DOI: 10.55959/MSU0137-0952-16-79-1-6

Введение

Семейство Clausiliidae во многом является уникальным среди наземных моллюсков ввиду своих экологических особенностей, большого видового разнообразия и широкого географического распространения. Моллюски этого семейства преимущественно стенобионты, и среди всех представителей европейских клаузилид «наиболее эврибионтным» видом является *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803). Моллюск населяет лесные биотопы и обитает в лесной подстилке, гниющей древесине, пнях. Именно этот вид можно назвать наиболее широко распространенным в сравнении с другими европейскими видами семейства, но в то же время остается неясным, насколько глубоко на восток Европы и, что особенно интересно, в зону лесостепи, он заходит. В своей монографии И.М. Лихарев (1962) [1] указывал, что ареалы моллюсков сем. Clausiliidae на Восточно-Европейской равнине имеют форму клиньев, в разной степени заходящих вглубь континента. За последние десятки лет накопились сведения о распространении *C. laminata* за

пределами тех границ ареала, которые указывал И.М. Лихарев. Однако, во-первых, эти сведения не обобщены, а во-вторых, безусловно, остаются «белые пятна», и границы распространения вида в восточной части его ареала, по сути, неизвестны. Так как *C. laminata* – один из немногих видов европейских клаузилид, который может населять зону лесостепи, мы поставили задачу создать модель распространения этого вида на территории Восточной Европы, включая восточные и юго-восточные границы ареала. Для решения таких задач в последние годы широко применяются методы SDM (species distribution modelling). Очевидными преимуществами этих методов являются возможность использовать разнообразные данные и предикторы, которые отражают различные факторы среды обитания, а также применение разных алгоритмов для моделирования [2, 3].

Сфера применения SDM разнообразны [3]. Так, эти методы широко применяются с целью планирования природоохранных мероприятий [4, 5]. Примером подобной работы является

выявление территорий для сохранения большого количества видов наземных моллюсков надсемейства Orthalicoidea [6]. Другая область применения SDM – определение потенциально уязвимых для инвазий территорий [7, 8]. В этом направлении также есть примеры исследований, объектами которых являются наземные улитки и слизни [9–12].

В настоящем исследовании мы использовали SDM для моделирования потенциального распространения *C. laminata* на интересующей нас территории.

Материалы и методы

Работа включала следующие этапы:

1. Сбор данных о находках вида, их обработка.
2. Создание точек псевдоотсутствия.
3. Отбор переменных – предикторов (факторов среды).
4. Подбор математических алгоритмов моделирования, создание и кросс-валидация моделей.
5. Создание ансамблевого прогноза на основе полученных моделей.

В качестве исходных данных о местонахождении *C. laminata* были использованы полевые сборы авторов (49 пунктов); литературные данные (96 пунктов) [13–28]; данные репозитория GBIF (Global Biodiversity Information Facility, <https://www.gbif.org>) (4034 пункта) [29–37]; данные из коллекции лаборатории малакологии Государственного природо-ведческого музея НАН Украины (три пункта, www.pip-mollusca.org), данные каталогов коллекций Зоологического Института РАН и Зоологического музея МГУ (117 и 25 пунктов соответственно). Заметим, что GBIF включает в себя сведения из разнообразных источников. В том числе – данные из iNaturalist (<https://www.inaturalist.org>) – платформы для сбора данных не профессионалами, а добровольцами. Мы критически относимся к использованию такого источника в исследованиях распространения моллюсков, ввиду чего данные из iNaturalist были удалены из набора GBIF.

Так как невозможно избежать неравномерного распределения точек находок, было проведено пространственное разбавление с использованием пакета spThin в среде R [38]. Этот шаг подразумевает удаление некоторых точек из набора по принципу ближайшего соседа. В итоге получается набор точек, расположенных друг от друга на расстоянии, равном или большем выбранного. Для данных GBIF расстояние прореживания было равно 20 км, для данных из остальных источников – 10 км. Выбор расстояния прореживания обусловлен изначальным пространственным распределением точек: такое расстояние позволило минимизировать эффект смещения выборки, но в то же время не убрать излишнее количество точек находок. В итоге после процедуры прореживания в модель была включена 131 точка из репозитория GBIF и 210 точек – из остальных, указанных выше, источников (рис. 1).

Набор данных должен включать не только точки находок (точки присутствия), но и точки, в которых вид не обнаружен (точки отсутствия). Собрать такие данные напрямую крайне затруднительно, поэтому в качестве точек отсутствия по умолчанию были приняты так называемые точки псевдоотсутствия. Они были генерированы случайным образом из фоновых точек исследуемой территории.

Регион исследования охватывал территории от 66° с.ш до 40° с.ш. и от 20° в.д. до 60° в.д., то есть Восточную Европу.

В качестве предикторов для моделей были использованы следующие факторы. Климатические переменные были взяты из базы данных WorldClim.org [39]. Первоначально было взято 19 биоклиматических факторов. Все переменные были протестированы на мультиколлинеарность и на основе значения VIF (variance inflation factor, коэффициент инфляции дисперсии) из этого набора были исключены коррелирующие переменные. Расчет VIF проводили с использованием пакета usdm [40] в среде R. В итоге в модель были включены восемь биоклиматических переменных со значением VIF от 1,48 до 5,47: ‘bio1’ (среднедневовая температура), ‘bio2’ (среднесуточный диапазон температур), ‘bio4’ (сезонность температуры), ‘bio8’ (средняя температура самого влажного квартала), ‘bio9’ (средняя температура самого засушливого квартала), ‘bio15’ (коэффициент вариации осадков), ‘bio18’ (осадки самого теплого квартала), ‘bio19’ (осадки самого холодного квартала).

Также в качестве предикторов использовались тип земельных угодий (landcover) и расширенный вегетационный индекс EVI (enhanced vegetation index), которые созданы на основе снимков спутникового сенсора MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer). Данные по этим предикторам взяты с платформы открытого доступа earthexplorer.usgs.gov. Эти предикторы были выбраны ввиду того, что они косвенно характеризуют биотопы, пригодные для обитания *C. laminata*: тип земельных угодий несет информацию о разделении территории на земли разного назначения, а вегетационный индекс характеризует биомассу растительности на той или иной территории поверхности суши. Как уже было сказано, *C. laminata* населяет лесные биотопы (landcover «поможет» моделям их выделить), а наиболее благоприятные для вида лесные биотопы предположительно могут отличаться по значениям EVI от остальных, что тоже внесет вклад в прогноз.

Для моделирования использовались следующие алгоритмы: обобщенная аддитивная модель (generalized additive model, GAM), метод опорных векторов (support vector machine, SVM) и многослойный перцептрон (multilayer perceptron, MLP). Первый алгоритм относится к регрессионным, а остальные – к методам машинного обучения. При построении моделей была применена кросс-

валидация (перекрестная проверка) выборки методом пятикратной перегруппировки. Процедура кросс-валидации предполагает разделение исходной выборки на обучающую и тестовую. В нашем случае 25% исходной выборки были включены в тестовую, а 75% – в обучающую выборку. То есть модель обучается на одной части данных, а результат моделирования проверяется на другой части данных. Такая операция проводится несколько раз, при этом каждый раз обучающая и тестовая выборки формируются случайным образом, за счет чего снижается эффект смещения выборки [41]. Основными показателями прогностической способности модели является чувствительность и специфичность. Чувствительность характеризует долю истинно положительных прогнозов, специфичность – долю ложноположительных прогнозов. На основе этих показателей для оценки качества прогноза была вычислена площадь под ROC-кривой (area-under-the-curve, AUC), скорректированное отношение шансов (COR, crude odds ratio), а также была рассчитана TSS-статистика (true skill statistic, известна также как критерий Пирса-Обухова) [42, 43]. Для усреднения результатов моделирования разных алгоритмов мы также построили ансамблевую модель по взвешенным результатам всех моделей.

Моделирование и основная часть подготовительных работ с данными были проведены в среде R версии 4.1.2 [44] преимущественно с использованием пакета «sdm» [45]. Обработка растровых изображений с предикторами также осуществлялась в программе ArcGIS версии 10.7.

Результаты и их обсуждение

Прогноз распространения вида представлен в виде картосхем со шкалой пригодности территории для обитания вида от 0 до 1 (рис. 2). Результаты моделирования несколько разнятся в зависимости от примененных алгоритмов. Заметно, что прогноз на основе алгоритмов GAM и MLP дает, с одной стороны, более фрагментированную картину, но с другой стороны, площадь пригодной для обитания *C. laminata* территории в этих моделях больше, чем в SVM. Последний показывает более «заполненную» территорию, в том числе на тех участках, на которых не были отмечены точки встречаемости из-за дефицита данных. В частности, это касается территории Белоруссии.

Во всех случаях заметен клин в восточном направлении, который достигает Предуралья (во всех моделях), либо даже доходит до Урала (в моделях GAM и MLP).

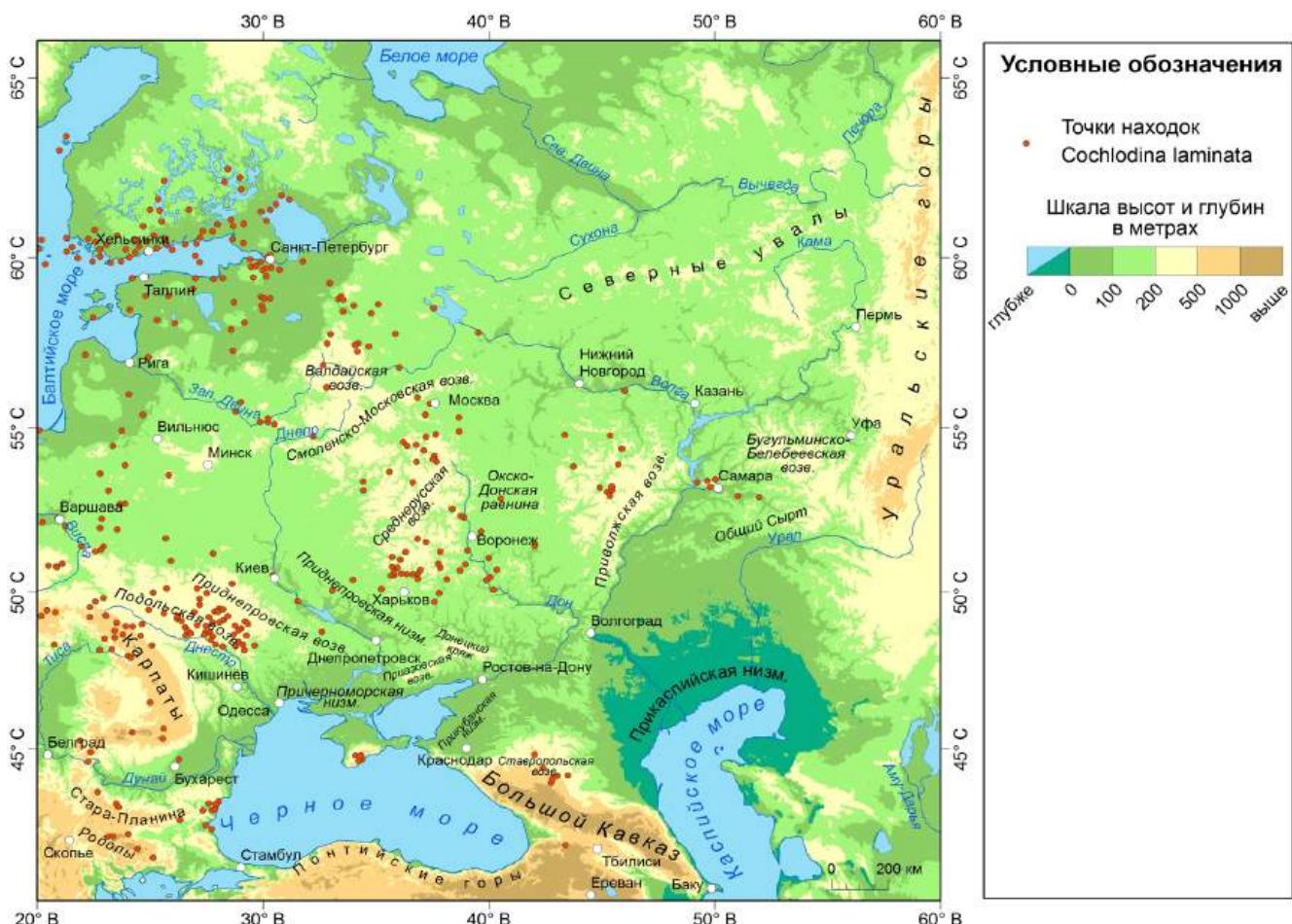


Рис. 1. Карта точек находок, использованных в моделировании.

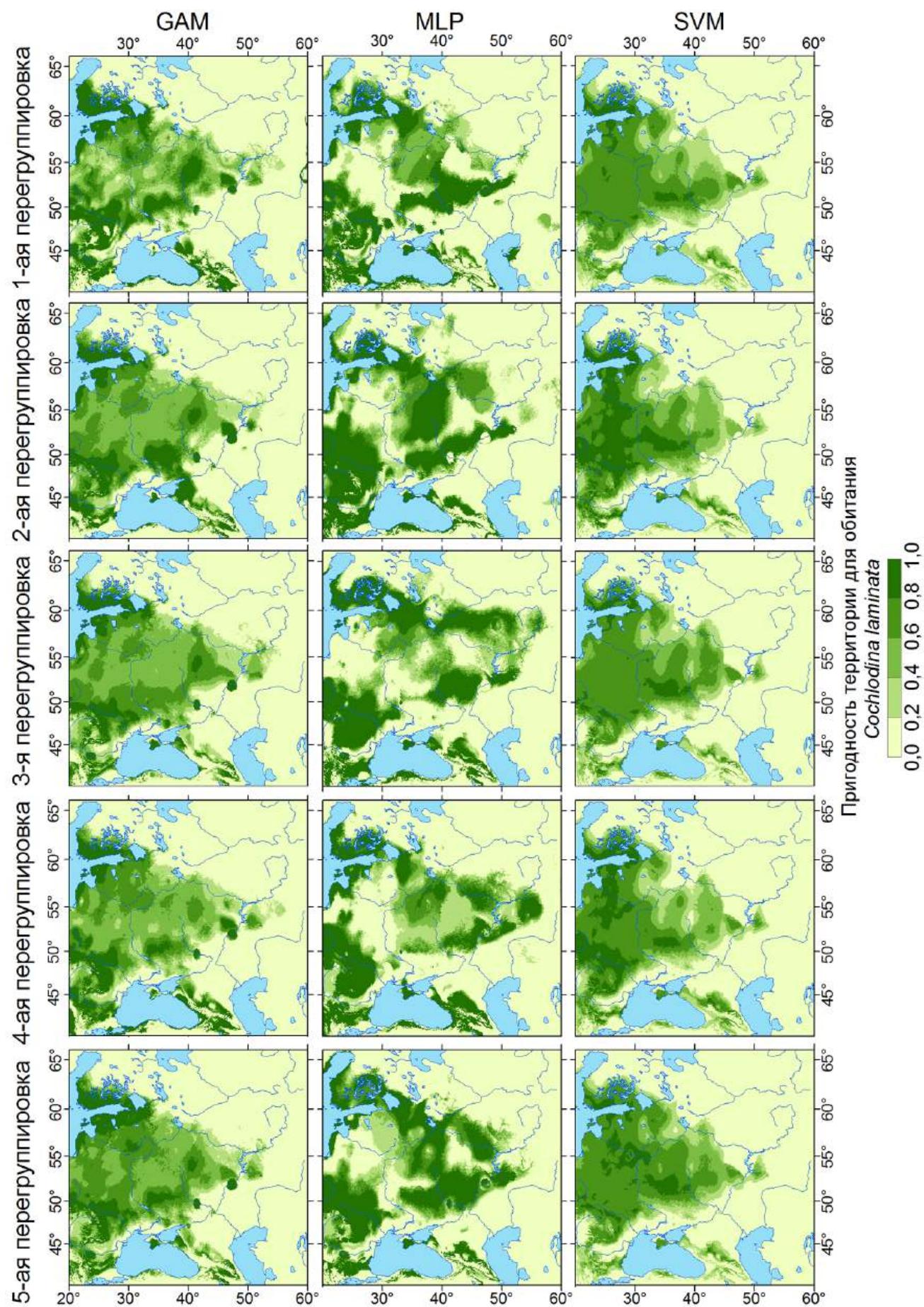


Рис. 2. Результат моделирования распространения *Cochlodina laminata*, полученный с помощью разных алгоритмов.

Таблица
Статистические показатели моделей

Алгоритмы	AUC	COR	TSS
GAM	0,82	0,55	0,50
MLP	0,83	0,54	0,56
SVM	0,83	0,59	0,58

Примечание: AUC (area-under-the-curve) – площадь под ROC-кривой, COR (crude odds ratio) – отношение шансов, TSS (true skill statistic) – TSS-статистика

Показатели площади под ROC-кривой, характеризующие предсказательную способность моделей, имеют сопоставимые и довольно высокие значения для разных моделей (таблица). Также у разных моделей после процедуры перегруппировки оказались сопоставимые статистические показатели.

Ансамблевый прогноз демонстрирует усредненный результат по всем моделям (рис. 3). Здесь также виден клин, который в крайней восточной точке достигает Предуралья. В южной половине этого клина (то есть в лесостепной и от части в степной зоне) территории с высокой степенью пригодности для обитания вида расходятся в виде полос от юга Среднерусской возвышенности до юго-востока Донецкого кряжа. Отдельные крайне небольшие участки отмечены на территории юга Приднепровской возвышенности и Причерноморской низменности. Ожидаемо, основная часть

степной зоны – территории Причерноморской низменности, Приазовской возвышенности, Прикубанской низменности до Прикаспийской низменности и юга Приволжской возвышенности – выходят за пределы ареала *C. laminata*.

В самой южной части ареала моллюска выделены территории Причерноморья, а именно – горная часть Крымского полуострова, северо-восточное Причерноморье, некоторая часть Кавказа, Понтийских гор и Балканы.

Среди предикторов, оказавших наибольшее влияние на прогноз, выделяется среднегодовая температура. Это можно видеть как по усредненным значениям для всех моделей, так и для каждого алгоритма по отдельности (рис. 4). Наиболее равномерно распределены вклады предикторов в моделях MLP, наименее равномерно – в регрессионных моделях. Тем не менее, если судить по усредненным значениям, то, за исключением среднегодовой температуры, вклад предикторов можно считать более-менее равнозначным. Помимо среднегодовой температуры, можно выделить сезонность температуры («bio4») и осадки самого теплого квартала («bio18»). Наименее значимой оказалась переменная «bio9» – средняя температура самого засушливого квартала. Примечательно, что тип земельных угодий и вегетационный индекс внесли заметный вклад в прогноз наряду с климатическими предикторами.

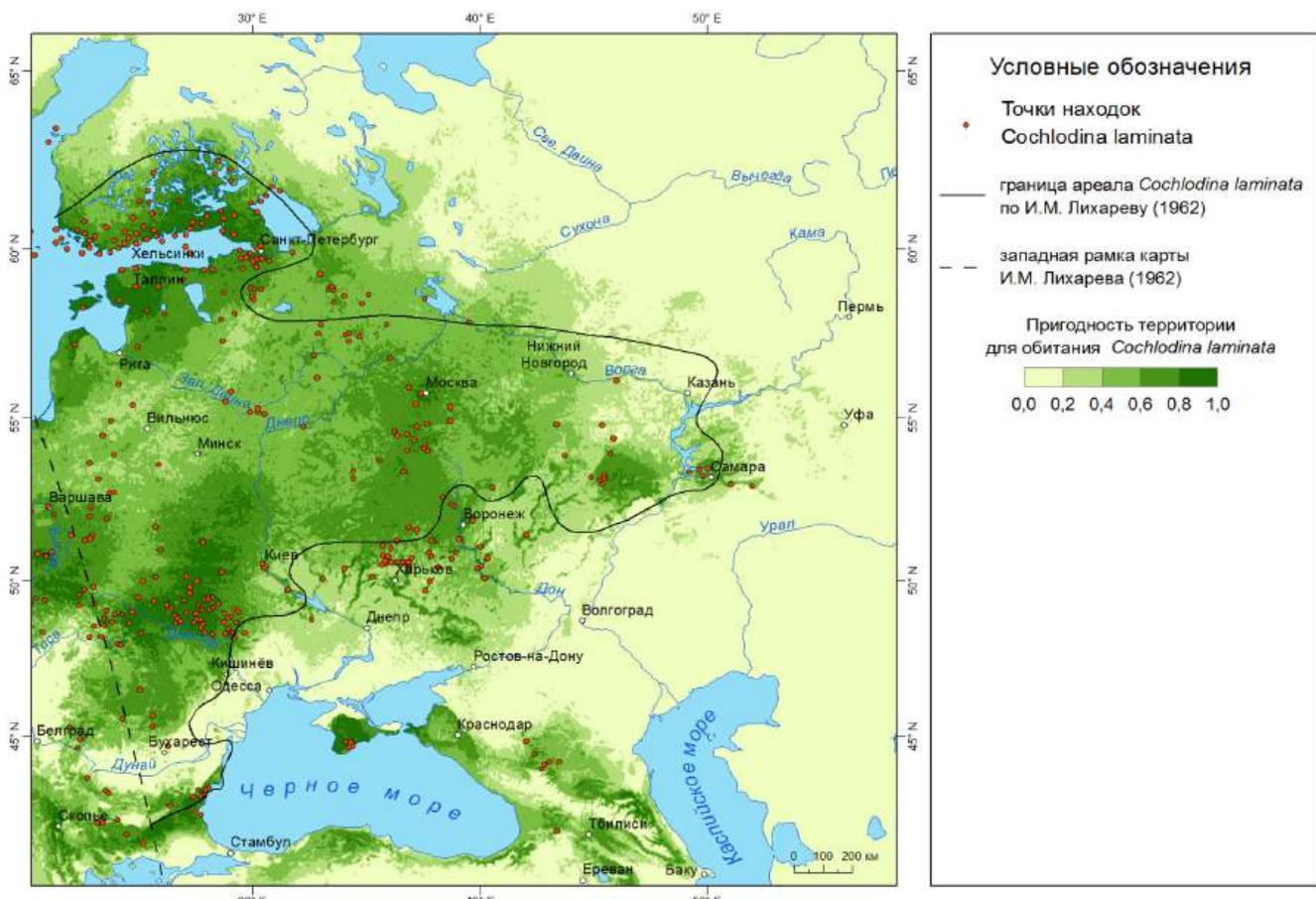


Рис. 3. Результат ансамблевого моделирования распространения *Cochlodina laminata*.

Необходимо заметить, что результат SDM представляет собой потенциальный ареал вида и показывает территорию, пригодную для его обитания [3]. Иными словами, прогноз на основе SDM нельзя воспринимать как однозначный ответ на вопрос о границах реального распространения вида. Тем не менее, результат SDM позволяет увидеть, на каких территориях наиболее оптимальные условия для обитания вида и где наиболее вероятно проходят границы пригодной для обитания территории.

Так как ансамблевый прогноз позволяет усреднить результаты моделирования для итогового предсказания [46], мы будем преимущественно ориентироваться на его результаты.

При сопоставлении нашего прогноза со схемой распространения *C. laminata*, предложенной И.М. Лихаревым (рис. 3) ясно видно, что большей частью они совпадают. А именно, точно совпадает центральная часть клинального ареала, ограничение которой Лихарев обуславливал сочетанием температуры и влажности. Однако, согласно нашим прогнозам, ареал *C. laminata* оказывается шире в юго-восточном направлении и отдельно в Причерноморье и на Кавказе. В северо-восточной части ареала также есть некоторые отличия: небольшая область (39° в.д., 62° с.ш.) в прогнозе отмечена как пригодная для обитания вида, что выходит за границы, очерченные Лихаревым. При этом есть и области, которые, напротив, на схеме И.М. Лихарева обозначены как часть ареала, а в ансамблевом прогнозе обозначены как малопригод-

ные для обитания вида. Основной причиной такого расхождения вероятнее всего является недостаточная представленность данных. Это касается части Марийской низменности и севера Приволжской возвышенности (впадение р. Суры в Волгу).

Если сфокусироваться на юго-восточной части ареала *C. laminata*, которая наиболее интересовала нас, то можно выделить территории лесостепи и горных экосистем, которые входят в потенциальный ареал вида. В зоне лесостепи модели выделили лесные массивы, что отчетливо видно на картосхемах прогноза. Это обусловлено вкладом в модели EVI и типа земельных угодий. Известно, что использование предикторов разных типов, и в частности, данных дистанционного зондирования Земли, существенно улучшает качество моделей [47]. В нашем случае это позволяет обозначить пригодные для обитания территории на периферии ареала более точно.

В южной части потенциального ареала – на Кавказе, Понтийских горах и в горном Крыму выделены территории, соответствующие определенным значениям EVI. Как в Крыму, так и на Кавказе видовое разнообразие клаузилид довольно высокое, включая эндемичные виды [1, 48–50]. Для Крыма довольно хорошо известны экологические особенности разных видов клаузилид, их экологическое разделение по локальным местообитаниям [51–54]. О распространении *C. laminata* в горном Крыму известно достаточно давно. Согласно И.И. Пузанову (1925) [55] вид населяет всю

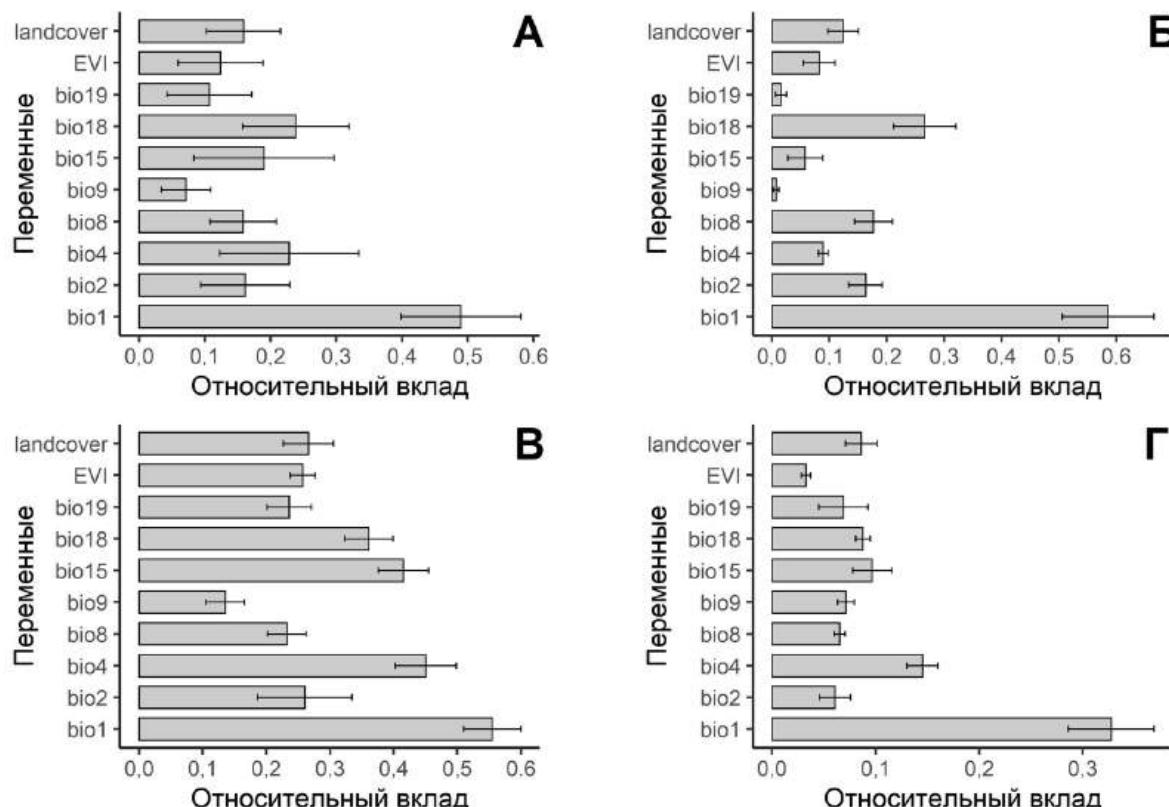


Рис. 4. Вклад предикторов в модели: А – усредненные значения для всех моделей; Б – значения для GAM; В – значения для MLP; Г – значения для SVM.

зону буковых лесов, а по данным А.А. Байдашнико娃 (1990) [51] известно, что в Крыму распространение *C. laminata* ограничено лесами северных склонов. О распространении *C. laminata* на Кавказе и Понтийских горах сведений практически нет, за исключением данных по Северному Кавказу, которые мы использовали в наборе исходных данных. Несмотря на наличие пригодных для обитания территорий, в этом регионе распространению вида препятствовали географические барьеры. Таким образом, обозначенные территории в этом регионе попадают в потенциальный ареал ввиду оптимального сочетания условий среды, но расселения вида здесь, очевидно, не произошло.

По зоне лесостепи и степи проходит южная часть восточного клина ареала *C. laminata*. Территория потенциального ареала, которая проходит южнее границы И.М. Лихарева, относится к бассейну Дона и от Среднерусской возвышенности продолжается на Приволжскую возвышенность, немного не доходя до Общего Сырта. Если же взять во внимание не только ансамблевый прогноз, но и модели MLP и GAM, то клин проходит еще восточнее – фактически, до Урала.

Обращает на себя внимание неравномерность распределения пригодных для обитания вида территорий, что связано с неоднородностью рельефа и растительных сообществ, которые модель «распознала» по значениям EVI. Известно, что распространение *C. laminata* на Среднерусской возвышенности в основном приурочено к байрачным и плакорным дубравам, что описано в работе В.А. Николаева для основной части этой территории (1973) [56], а также описано для национального парка «Двуречанский» [57]. Помимо дубрав, *C. laminata* встречается в пойменных лесах, что от-

мечено и на территории Донецкого кряжа [58]. На Приволжской возвышенности вид встречается в дубравах, смешанных лесах, осинниках и остепненных лесах [16, 19, 20, 22]. К сожалению, пока нет описаний находок *C. laminata* в самой восточной части потенциального ареала. Но, согласно нашим моделям, такими потенциально пригодными для обитания вида территориями являются участки Бугульминско-Белебеевской возвышенности.

Заключение

Таким образом, потенциальный ареал наиболее широко распространенного в Европе вида сем. Clausiliidae *C. laminata* доходит до Предуралья. В юго-восточной части он охватывает Балканы, горный Крым, потенциально пригодные территории Кавказа, а также часть Понтийских гор. Фактически, вся зона лесостепи и некоторые участки в степной зоне в восточной части ареала *C. laminata* пригодны для обитания вида. Среди используемых нами предикторов наибольший вклад в прогноз внесли фактор среднегодовой температуры, сезонность температуры и осадки самого теплого квартала. Остальные факторы оказали примерно равное влияние на модели.

Авторы выражают благодарность П.В. Кияшко за возможность работы с коллекцией Зоологического института РАН. Мы искренне благодарим Е.В. Шикова и А.В. Сысоева за предоставленные данные. Отдельная благодарность Е.В. Брагиной и анонимным рецензентам за ценные комментарии. Исследования проводили без проведения экспериментов над животными и без привлечения людей в качестве испытуемых. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лихарев И.М. *Фауна СССР. Моллюски. Т. 3. Вып. 4: Клаузилиды (Clausiliidae)*. М.; Л.: Изд-во АН СССР; 1962. 318 с.
- Elith J., Leathwick J.R. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2009;40:677–697.
- Lissovsky A.A., Dudov S.V., Obolenskaya E.V. Species-distribution modeling: advantages and limitations of its application. 1. General approaches. *Biol. Bull. Rev.* 2021;11(3):254–264.
- Guisan A., Tingley R., Baumgartner J.B., et al. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecol. Lett.* 2013;16(12):1424–1435.
- Roy S., Suman A., Ray S., Saikia S.K. Use of species distribution models to study habitat suitability for sustainable management and conservation in the Indian subcontinent: A decade's retrospective. *Front. Sustain. Resour. Manag.* 2022;1:1031646.
- Ovando X.M.C., Miranda M.J., Loyola R., Cuezzo M.G. Identifying priority areas for invertebrate conservation using land snails as models. *J. Nat. Conserv.* 2019;50:125707.
- Pěkníková J., Berchová-Bímová K. Application of species distribution models for protected areas threatened by invasive plants. *J. Nat. Conserv.* 2016;34:1–7.
- Goldsmith J., McKinsey C.W., Schlegel R.W., Stewart D.B., Archambault P., Howland K.L. What and where? Predicting invasion hotspots in the Arctic marine realm. *Glob. Change Biol.* 2020;2(9):4752–4771.
- Curry P.A., Yeung N.W., Hayes K.A., Cowie R.H. The potential tropical island distribution of a temperate invasive snail, *Oxychilus alliarius*, modeled on its distribution in Hawaii. *Biol. Invasions.* 2020;22(2):307–327.
- Bondareva O., Genelt-Yanovskiy E., Abramson N. Copse snail *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda: Helicidae) in the Baltic Sea region: Invasion or range extension? Insights from phylogeographic analysis and climate niche modeling. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2020;58(1):221–229.
- Zemanova M.A., Broennimann O., Guisan A., Knop E., Heckel G. Slimy invasion: Climatic niche and current and future biogeography of Arion slug invaders. *Divers. Distrib.* 2018;24(11):1627–1640.
- 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*. 2022;22(3):121–136.
13. Александров В.В., Рулева 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»*. Вып. 4. Тамбов: ООО «ТПС»; 2019:73–95.
 14. Коцур В.М. Биотопическое распределение наземных моллюсков (Mollusca, Gastropoda) г. Витебска. *Вестн. ВДУ*. 2013;6(78):60–65.
 15. Маматкулов А.Л. Биология размножения некоторых видов восточноевропейских Clausiliidae (Mollusca, Pulmonata). *Зоол. журн.* 2007;86:403–414.
 16. Стойко Т.Г., Комарова Е.В., Безина О.В. Сообщества наземных моллюсков на меловых склонах в лесостепи (Среднее Поволжье). *Изв. Самар. науч. центра РАН*. 2014;16:142–147.
 17. Kowalczyk-Pecka D., Czepiel-Mil K. The effect of accumulation of metals on selected physiological biomarkers in Cochlodina (Cochlodina) laminata (Pulmonata:Clausiliidae) inhabiting urban biocenoses. *Environ. Prot. Nat. Resour.* 2013;24(2):45–49.
 18. Шипчина М.А. К фауне наземных моллюсков лесостепной зоны Самарской области. *Вестн. Морд. ун-та. Сер. Биол. науки*. 2008;2:148–149.
 19. Сачкова Ю.В. Комплексы наземных моллюсков лесостепного Заволжья. *Изв. Самар. науч. центра РАН*. 2009;1(4):650–653.
 20. Сачкова Ю.В. Исследование наземных моллюсков на Самарской Луке. *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии*. 2009;18(3):138–145.
 21. Стойко Т.Г., Булавкина О.В. Материалы по фауне наземных моллюсков Пензенской области (Часть II). *Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского*. 2008;10(14):66–71.
 22. Стойко Т.Г., Булавкина О.В., Мазей Ю.А. Сообщества наземных моллюсков в осиновых лесах правобережья Среднего Поволжья. *Зоол. журн.* 2010;89(5):519–527.
 23. Коцур В.М. Наземные моллюски (Mollusca, Gastropoda) североольховых лесов Белорусского Поозерья. *Вестник МДПУ им. И. П. Шамякина*. 2015;6(78):26–32.
 24. Балащев И.А., Брусенцова Н.А. Наземные моллюски национального природного парка “Слобожанский” (Харьковская обл., Украина). *Зоол. журн.* 2015;94(11):1249–1256.
 25. Балащев И.А., Байдашников А.А., Романов Г.А., Гураль—Сверлов Н.В. Наземные моллюски Хмельницкой области (Подольская возвышенность, Украина). *Зоол. журн.* 2013;92(2):154–166.
 26. Байдашников А.А. Наземные моллюски (Gastropoda, Pulmonata) заповедника «Медоборы» (Подольская возвышенность). *Вестн. зool.* 2002;36(2):73–76.
 27. Байдашников А.А. Наземная малакофауна Украинского Полесья. Сообщение 2. Формирование наземных малакокомплексов. *Вестн. зool.* 1996;30(3):3–12.
 28. Балащев И.А., Байдашников А.А. Наземные моллюски (Gastropoda) Винницкой области (Украина) и их биотопическая приуроченность. *Вестн. зool.* 2012;46(1):19–28.
 29. GBIF Academy of Natural Sciences. MAL Occurrence dataset [Электронный ресурс]. URL: <https://doi.org/10.15468/xp1dhx/> (дата обращения: 25.04.2022).
 30. GBIF Natural History Museum. Natural History Museum (London) Collection Specimens [Электронный ресурс]. 2022. URL: <https://doi.org/10.5519/0002965/> (дата обращения: 25.04.2022).
 31. GBIF Roasto R. Estonian Nature Observations Database. Version 87.15. Estonian Environment Information Centre. [Электронный ресурс]. 2019. URL: <https://doi.org/10.15468/dlblr/> (дата обращения: 25.04.2022).
 32. GBIF Harvard University M., Morris P. J. Museum of Comparative Zoology, Harvard University. Version 162.311. Museum of Comparative Zoology, Harvard University. [Электронный ресурс]. 2022. URL: <https://doi.org/10.15468/p5rupv/> (дата обращения: 25.04.2022).
 33. GBIF Estonian Naturalists' Society. Estonian Naturalists' Society. [Электронный ресурс]. URL: <https://doi.org/10.15468/bmk3ab/> (дата обращения: 25.04.2022).
 34. GBIF Finnish Biodiversity Information Facility. Lajitietokeskus/FinBIF – Notebook, general observations. [Электронный ресурс]. 2022. URL: <https://doi.org/10.15468/4g56tp/> (дата обращения: 25.04.2022).
 35. GBIF Finnish Biodiversity Information Facility. Mollusca (Luomus). [Электронный ресурс]. 2022. URL: <https://doi.org/10.15468/nzy2re/> (дата обращения: 25.04.2022).
 36. GBIF Adam Mickiewicz University in Poznań. Natural History Collections of the Faculty of Biology AMU. [Электронный ресурс]. URL: <https://doi.org/10.15468/54hgbz/> (дата обращения: 25.04.2022).
 38. 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;38:541–545.
 39. Fick S., Hijman R. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land area. *Int. J. Climatol.* 2017;37(12):4302–4315.
 40. 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;37(2):191–203.
 41. Yates L.A., Aandahl Z., Richards S.A., Brook B.W. Cross validation for model selection: A review with examples from ecology. *Ecol. Monogr.* 2023;93(1):e1557.
 42. Allouche O., Tsoar A., Kadmon R. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS): Assessing the accuracy of distribution models. *J. Appl. Ecol.* 2006;43(6):1223–1232.
 43. Hirzel A.H., Le Lay G., Helfer V., Randin C., Guisan A. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecol. Modell.* 2006;199(2):142–152.
 44. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [Электронный ресурс]. 2022. URL: <https://www.R-project.org/> (дата обращения: 25.04.2022).
 45. Naimi B., Araújo M.B. sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. *Ecography*. 2016;39(4):368–375.
 46. Araújo M., New M. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends Ecol. Evol.* 2007;22(1):42–47.
 47. Wilson J.W., Sexton J.O., Todd Jobe R., Hadad N.M. The relative contribution of terrain, land cover, and vegetation structure indices to species distribution models. *Biol. Conserv.* 2013;164:170–176.

48. Акрамовский Н.Н. *Фауна Армянской ССР. Моллюски*. Ереван: Изд-во АН АРМ ССР; 1976. 272 с.
49. Koch E.L., Neiber M.T., Walther F., Hausdorf B. Presumable incipient hybrid speciation of door snails in previously glaciated areas in the Caucasus. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2016;97:120–128.
50. Walther F., Kijashko P., Narutynova L., Mumladze L., Neiber M.T., Hausdorf B. Biogeography of the land snails of the Caucasus region. *Tentacle*. 2014;22:3–5.
51. Байдашников А. А. Восточно-европейские равнинные виды наземных моллюсков в фауне Горного Крыма. *Вестн. зоол.* 1990;6:68–70.
52. Байдашников А.А. Морфологические предпосылки степнобионтности Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata). *Вестн. зоол.* 2003;37(6):49–63.
53. Байдашников А.А. Изменчивость наземных моллюсков крымского рода *Mentissa* (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae). *Вестн. зоол.* 2006;40(4):297–310.
54. Neiber M.T., Helfenrath K., Walther F., Hausdorf B. Ecological specialization resulting in restricted gene flow promotes differentiation in door snails. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2019;141: 106608.
55. Пузанов И.И. Материалы к познанию наземных моллюсков Крыма. *Бюлл. МОИП*. 1925;33(1–2):48–101.
56. Николаев В.А. *Наземные моллюски Среднерусской возвышенности*. Дисс. канд. биол. наук. Орел; 1973. 240 с.
57. Балашев И.А., Кривохижая М.В. Закономерности распределения наземных моллюсков по меловой степени и прилегающим фитоценозам долины р. Оскол в Национальном природном парке “Двуречанский” (Украина). *Экология*. 2015;4:300–307.
58. Гураль-Сверлова Н.В. Пространственное распределение наземной малакофауны степной зоны Украины. *Ruthenica*. 2018;28(4):131–138.

Поступила в редакцию 28.10.2023

После доработки 05.04.2024

Принята в печать 12.04.2024

RESEARCH ARTICLE

Modeling the spatial distribution of the European land snail *Cochlodina laminata* (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae) in the eastern part of the range

V.V. Adamova^{1,*} , P.A. Ukrainskiy² 

¹Department of Biology, Institute of Pharmacy, Chemistry and Biology, Belgorod State National Research University, Pobeda st., 85, Belgorod, 308015, Russia;

²Center for Validation and Verification of Carbon Units, Institute of Geosciences, Belgorod State National Research University, Pobeda st., 85, Belgorod, 308015, Russia

* e-mail: valeriyvladislavna@gmail.com

Species distribution modeling (SDM) allows to define the potential range and identify key factors that determine the habitat suitable areas. In this study, we made forecasts for the distribution of the European clausilid *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803) in the eastern part of the range using SDM methods. Various algorithms are used to create models, including machine learning algorithms. We selected climatic factors and Earth remote sensing (ERS) data as predictors (extended vegetation index and land use). An ensemble forecast based on all models showed that the range of *C. laminata* is a wedge-shaped and largely coincides with the scheme proposed earlier by I.M. Likharev. However, in the eastern and southeastern parts the potential range turned out to be wider. The boundaries of the *C. laminata* potential distribution have been established in the forest-steppe and steppe zones, as well as in the Black Sea region and the Caucasus. The use of remote sensing data made it possible to identify suitable territories in more detail, which is especially important in the peripheral zones of the range. It is shown that the most significant factors in the distribution of the species in the studied area are the average annual temperature, temperature seasonality and precipitation of the warmest quarter.

Keywords: ecological modeling, SDM, clausiliids, regression models, machine learning, Eastern Europe

Сведения об авторах

Адамова Валерия Владиславовна – канд. биол. наук, доц. кафедры биологии института фармации, химии и биологии НИУ «БелГУ». Тел.: 8-4722-30-14-10; e-mail: valeriyvladislavna@gmail.com; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8329-4670>

Украинский Павел Александрович – канд. геогр. наук, эксперт центра валидации и верификации углеродных единиц института наук о Земле НИУ «БелГУ». Тел.: 8-4722-30-13-72; e-mail: pa.ukrainski@gmail.com; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7234-592X>