

ПРОГНОЗ ДИНАМИКИ АРЕАЛА КАРТОФЕЛЬНОЙ ЦИСТООБРАЗУЮЩЕЙ НЕМАТОДЫ *GLOBODERA ROSTOCHIENSIS* (WOLLENWEBER, 1923) (NEMATODA, HETERODERIDAE) В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

© 2022 Приданников М.В.^{a, b}, Зиновьева С.В.^{a, *}, Худякова Е.А.^c, Лиманцева Л.А.^a,
Осипов Ф.А.^a, Дергунова Н.Н.^a, Петросян В.Г.^a

^a Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия;

^b Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва, 127550, Россия;

^c Федеральное государственное бюджетное Учреждение «Всероссийский центр карантина растений», 140150,

Московская область, г. Раменское, р. п. Быково, Россия

e-mail: *petrosyan@sevin.ru

Поступила в редакцию 19.04.2022. После доработки 11.08.2022. Принята к публикации 19.08.2022

Globodera rostochiensis является одним из 100 самых опасных инвазионных видов в России и наносит значительный ущерб сельскому хозяйству. В России эта нематода впервые была обнаружена на территории Калининградской области в 1949 г. В этом исследовании мы использовали методы ансамблевого моделирования (ESDM) для прогнозирования потенциального распространения *G. rostochiensis* в России и обнаружили, что с глобальным изменением климата и землепользования в будущем будет наблюдаться тенденция к расширению ареала в двух направлениях – с юга на север и с запада на восток. Представлены история распространения вида на территории России, современный и потенциальные ареалы вида с 2020 до 2100 г. с шагом 20 лет при реализации различных моделей и сценариев изменения климата и землепользования. Приведены сведения о нативном ареале, особенностях биологии, признаках поражения растения-хозяина и вредоносности *G. rostochiensis*, методах идентификации патотипов, векторах инвазии и мерах борьбы. Прогнозные ареалы вида важны для разработки мер по минимизации будущих инвазий *G. rostochiensis* и их отрицательных последствий.

Ключевые слова: *Globodera rostochiensis*, изменение климата, инвазионный вид, изменение землепользования, модели распространения вида, ISDM, ESDM.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-135-159

Введение

Золотистая картофельная нематода (ЗКН) *Globodera rostochiensis* в России впервые была обнаружена в 1949 г. [Кириянова, Кралль, 1971] на территории Калининградской обл., которая оставалась единственной заражённой областью до 1961 г. с площадью заражения 491 га [Васютин, Тряхов, 1999]. Эта нематода является специализированным паразитом растений семейства паслёновых (*Solanaceae*), и прежде всего картофеля, который в результате длительной сопряжённой эволюции с дикими клубненосными видами в Южной Америке приобрёл специализацию к этой культуре. Кроме картофеля эта нематода поражает томат *Solanum lycopersicum* и баклажаны *S. melongena*, а также может

развиваться на некоторых сорняках (паслён чёрный *S. nigrum*, паслён сладко-горький *S. dulcamara*, паслён крылатый *S. alatum*, белена чёрная *Hyoscyamus niger* и др.) [Handoo, Subbotin, 2018].

Золотистая картофельная нематода по своей вредоносности превосходит другие виды нематод, распространённые на территории России. Она является причиной снижения урожайности картофеля (в среднем на 10%, в очагах сильного поражения – до 60% и более) [Мироненко и др., 2020; Шестеперов, 2021]. Кроме того, ухудшается качество клубней (уменьшается масса, процент содержания крахмала, количество витамина С и общий товарный вид). Повреждения, вызванные проникновением нематод, способству-

ют поражению растений другими болезнями – грибными, бактериальными, вирусными. Масштаб проблемы распространения данного вида иллюстрирует тот факт, что из занятых ежегодно в России под картофелем площадей около 2.1 млн га, поражённые ЗКН в последние десятилетия площади, достигают уже 1 млн га.

Globodera rostochiensis как особо опасный паразит включён в список ТОП-100 самых опасных инвазионных видов России, также в карантинный список Европейской организации по защите растений [Самые опасные..., 2018; ЕРРО, 2021]. Вид имеет пять патотипов (Ro1 – обычный; Ro2, Ro3, Ro4, Ro5 – агрессивные). На территории России до настоящего времени выявлен только один патотип *G. rostochiensis* – Ro1. Более агрессивный вид бледная картофельная нематода (БКН), *Globodera pallida* (Stone, 1977) Behrens, 1975 на территории России не обнаружен, однако в связи с большими объёмами импорта как продовольственного, так и семенного картофеля в Россию в последние десятилетия существует потенциальная угроза инвазии БКН на территорию страны [Limantseva et al., 2014; Мироненко и др. 2020].

Нативный ареал. Центр происхождения картофельных цистообразующих нематод рода *Globodera* (*G. rostochiensis* и *G. pallida*) – Андское нагорье в Южной Америке (Перу) [Evans et al., 1975; Plantard et al., 2008; Subbotin et al., 2020]. Использование метода «молекулярных часов» позволило предположить, что эти нематоды могли появиться ещё 15–18 млн лет назад, одновременно с появлением картофеля [Plantard et al., 2008; Subbotin et al., 2010; Hockland et al., 2012]. После плейстоценового оледенения два близкородственных вида были разделены: центром распространения *G. pallida* стала северная часть Южной Америки от озера Титикака, а *G. rostochiensis* – южная часть [Castelli et al., 2003]. Из Южной Америки *G. rostochiensis* с картофелем были завезены в Европу [Hockland et al., 2012]. Впервые цисты глободеры на картофеле обнаружил J. Kuhn в 1881 г. в Германии [Spears, 1968], который вначале предположил, что это раса известного уже в то время вида *Heterodera schachtii*, свекловичной цистообразующей

нематоды. Однако, Воленвебер [Wollenweber, 1923] в 1923 г. обнаружил, что имеются существенные морфологические различия между двумя видами нематод (размер личинок и форма цист) и предложил назвать эту нематоду *Heterodera rostochiensis* по названию места обнаружения (Росток, Германия). В настоящее время этот вид относят к роду *Globodera*. Считается, что по всему миру эта нематода распространилась уже из Европы (ступенчатая инвазия), а не из Южной Америки [Evans, Rowe 1998]. Молекулярные исследования популяций этой нематоды из Южной Америки и Европы подтвердили гипотезу ступенчатой инвазии [Plantard et al., 2008]. В настоящее время картофельные цистообразующие нематоды распространены в большинстве стран мира [САВИ, 2019; ЕРРО, 2021].

Особенности биологии. Жизненный цикл *G. rostochiensis* включает в себя стадию цисты (жёсткой тёмноокрашенной кутикулы мёртвой самки, заполненной яйцами с личинками первого возраста (J1)), проходящую в почве. Паразитическую стадию нематоды проходят в корнях растений, обеспечивающих оптимальные условия для питания, прохождения всех этапов развития (J2, J3, J4, самки и самцы) и размножения [Lilley et al., 2005; Займль-Бухингер, Матвеева, 2019]. Свободноживущими в цикле являются только взрослые самцы, которые выходят из корней в почву и находят самок, прикрепленных к корням. Особую роль в жизнедеятельности нематоды играют ранние этапы, к которым относятся процесс вылупления личинок из яиц и массовый их выход из цист под влиянием факторов вылупления, присутствующих в корневых выделениях (диффузатах) растения-хозяина; проникновение личинок в корни хозяина и формирование вокруг головного конца личинки синцития (гипертрофированного многоядерного клеточного комплекса), обеспечивающего непрерывное поступление питательных веществ от хозяина к паразиту. Именно в этот период происходит становление отношений с хозяином и ключевой момент в определении возможности дальнейшего развития паразита [Займль-Бухингер, Матвеева, 2019]. Этапы развития нематоды отражены на рисунке 1. Во время онтогенеза

цистообразующие нематоды трижды линяют и претерпевают ряд морфологических изменений. Так самки увеличиваются в размерах и изменяют форму тела: из червеобразной формы становятся шарообразными. Кроме того, происходит внутренняя перестройка: редуцируется кишечник, в полости тела формируется яичник с яйцами. Самцы также увеличиваются в размерах, но остаются червеобразными. Самцы подвижные, имеют нитевидную форму, их длина около 1 мм. В отличие от личинок самцы имеют развитую половую систему.

Цвет тела молодых самок белый, с возрастом становится золотисто-жёлтым, затем коричневым или тёмно-коричневым (рис. 2). Внутри тело самки заполнено большим количеством яиц и инвазионных личинок. Во

вновь образовавшихся цистах можно обнаружить 150–300 яиц и личинок. Цисты картофельной нематоды, попав в почву после уборки урожая, могут сохранять жизнеспособность яиц в течение 20 лет. В средней полосе России цисты золотистой стадии наблюдаются с конца июля до середины сентября. В условиях России в год развивается одна генерация нематоды. В многолетних очагах заражения через две-три недели после посадки картофеля плотность популяции инвазионных личинок может достигать 100 млн особей на площади 1 м² до глубины 40 см, а в отдельных случаях и до 70 см [Шестеперов, Савотиков, 1995].

Признаки поражения и вредоносность. Картофельная цистообразующая нематода вызывает неспецифические симптомы зара-

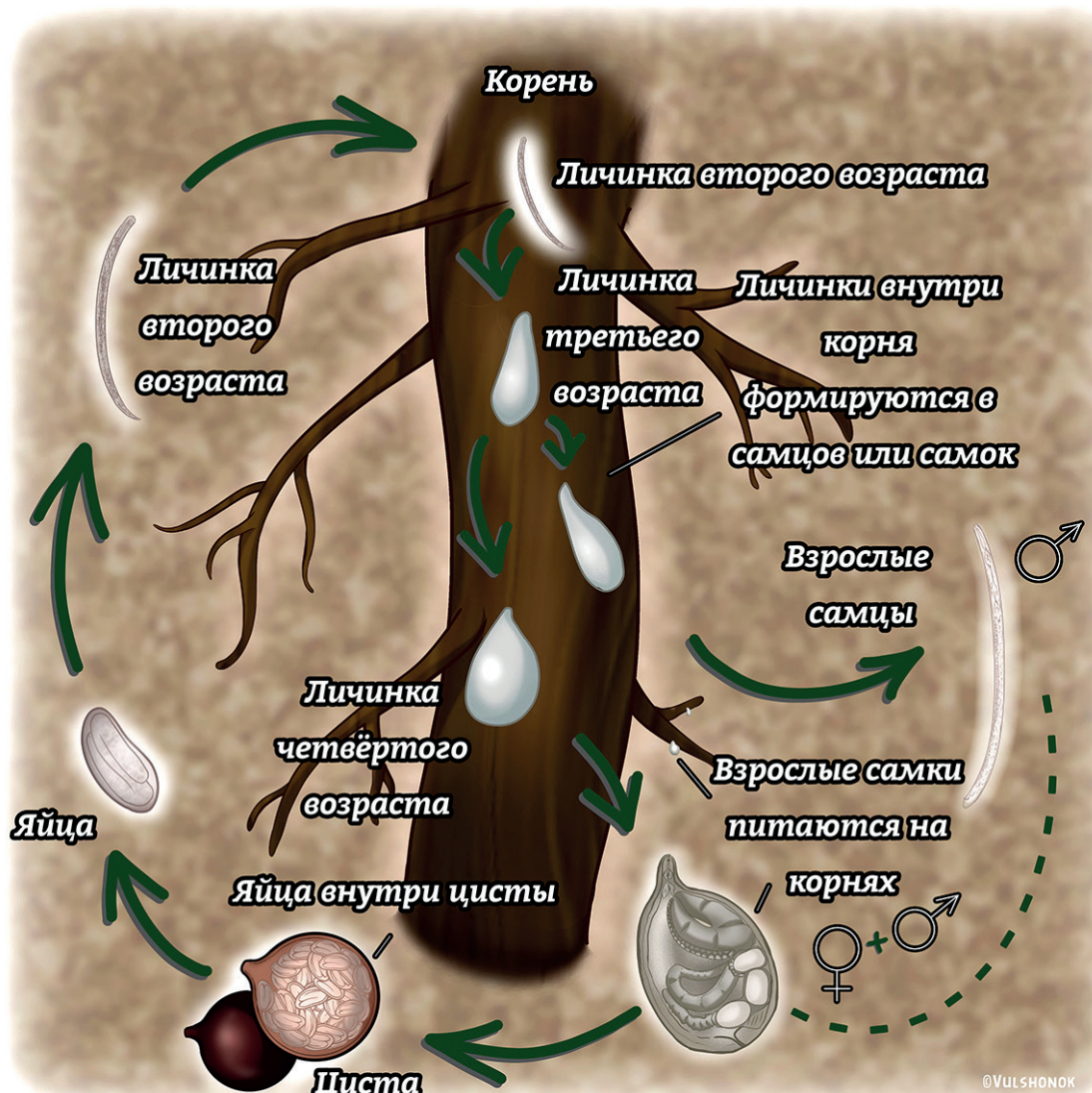


Рис. 1. Цикл развития картофельной цистообразующей нематоды. Рисунок В.В. Вульшонок (ориг).



Рис. 2. Самки (светлые) и цисты (тёмные) *Globodera rostochiensis* на корнях картофеля (фото авторов).

жения. Первоначальными признаками заражённости является замедленный рост, пожелтение и потеря нижних листьев. Цветение у таких растений обычно отсутствует. Корни заражённых растений выглядят размочаленными. Заражение сказывается на урожае – образующиеся клубни мелкие и в небольшом количестве. В фазу цветения на поле появляются хорошо заметные «плешины» размером до десятков квадратных метров. На этих участках наблюдаются изреженность картофеля и интенсивный рост сорняков. Обычно заражение носит очаговый характер (рис. 3). В конце вегетации на корнях поражённых растений легко обнаруживаются шаровидные белые, золотистые или коричневые цисты диаметром около 1 мм (рис. 2). Обследования численности и распределения нематод явля-

ются предпосылками для принятия обоснованных решений для борьбы с этим паразитом [Taylor, 1961; Allsopp, 1990].

Нижний порог вредоносности в зависимости от условий выращивания колеблется от 5 до 10 цист на 100 см³ почвы (или 500–1500 инвазионных личинок на 100 см³ почвы). При высоком уровне заражения (8 000–15 000 личинок на 100 см³ почвы) на 30–40% кустов клубни вообще не образуются.

На сильно заражённых полях наиболее уязвимы ранние и среднеранние сорта, в меньшей степени сорта поздние. Вредоносность картофельной нематоды в значительной степени зависит от устойчивости сорта и целого ряда факторов, среди которых общий уровень агротехники, количество осадков в период вегетации, тип почвы, предшествен-



Рис. 3. Слева – внешний вид очага *Globodera rostochiensis* на полях; справа – здоровое и угнетённое ЗКН растения картофеля к концу фазы цветения. Фото В.Н. Чижова (ориг.).

ники, толерантность и другие. Например, органические удобрения существенно снижают численность нематод. Поэтому точно спрогнозировать потерю урожая в каждом конкретном случае довольно трудно.

Диагностика золотистой картофельной нематоды. В России работы по выявлению и определению популяций *G. rostochiensis* проводятся уже более 30 лет [Матвеева, 2004; Мироненко и др., 2020]. В Северо-Западном регионе РФ такие исследования выполнены Лиманцевой в 2005–2010 гг. [Limantseva et al., 2014], однако потенциальная опасность обнаружения новых патотипов и видов картофельных нематод обуславливает необходимость постоянного мониторинга. Международный тест-набор для определения патотипов разработан в 1977 г. и включает 7 клонов культурных видов картофеля: *S. tuberosum ssp. andigenum* C.P.C. 1673; *S. kurtzianum* KTT 60.21.19; *S. vernei* G-LKS 58.1642/4; *S. vernei* (VTn) 2 62.33.3; *S. vernei* 65.346/19; *S. multidissectum* P 55/7; *S. vernei* 69.1377/94 и восприимчивых образцов *S. tuberosum* [Kort et al., 1977].

Цисты картофельной нематоды легко обнаружить флотационным методом, не прибегая к просеиванию грунта через сито. Подробно методика отбора проб и выделения цист из почвы изложена в работе [Инструкция..., 1988]. Для идентификации ЗКН используют два метода – морфометрический и молекулярный [Мироненко и др., 2020]. Морфометрический метод основан на исследовании строения и необходимых измерений в анально-вульварной области зрелых самок. Морфометрические методы диагностики достаточно подробно описаны в коллективной монографии [Буторина и др., 2012], а также в обзорах и методических указаниях [Шестеперов, 2002; Bairwa et al., 2017; Christoforou et al., 2017; ОЕРР/ЕРРО, 2017; Матвеева и др., 2018]. В настоящее время эффективными способами идентификации фитопаразитических нематод являются молекулярные методы, основанные на анализе ДНК. Наиболее распространёнными методами являются полимеразная цепная реакция (ПЦР) с видоспецифическими праймерами [Bulman, Marshall, 1997]; ПЦР в реальном времени

[Beniers et al., 2014; Nikitin et al., 2017]; ПЦР с обработкой продукта эндонуклеазами и дальнейшей оценкой полиморфизма длины рестрикционных фрагментов (RFLP) [Sirca et al., 2010]; метод ДНК баркодинга (DNA barcoding) [EPPO, 2016].

Однако, несмотря на явные преимущества ПЦР анализа, выбор оптимальной стратегии анализа необходим для каждого элемента диагностики в каждом конкретном случае: отбор проб (индивидуальная особь или смешанный образец, почвенный образец или растительный материал), выбор маркерных регионов ДНК (подбор праймеров) и метода их исследования (вид ПЦР анализа). Подробно методики диагностики *G. rostochiensis* изложены в литературе [Матвеева и др., 2018].

Распространение золотистой картофельной нематоды в России. Калининградская обл. до 1961 г. оставалась единственной заражённой областью с площадью заражения 491 га. Несмотря на предпринимаемые карантинные ограничения, вид имеет тенденцию к прогрессирующему распространению во всех зонах России, где возделывается картофель (рис. 4). По данным ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений» в России на 2020 год карантинные фитосанитарные зоны по *G. rostochiensis* были установлены на площади 1.079 млн га. В 2019 г. выявлено 203 797 очагов заражения ЗКН на площади более 354 тыс. га. [Справочник..., 2020]. Распространение этой нематоды может осуществляться с загрязнёнными клубнями, а также с почвой. Вторичным средством распространения является перемещение заражённой сельскохозяйственной техники, сельскохозяйственных орудий и загрязнённой обуви. Цисты также успешно распространяются путём рассеивания ветром, во время зимних бурь или песчаных бурь, когда перераспределяется верхняя часть почвы. Дождь, который вызывает наводнения, и сточные воды с полей в траншеи или оросительные каналы, также перераспределяют цисты в прилегающие районы.

По данным Федеральной службы государственной статистики [2022], промышленное возделывание картофеля в России составляет около 260–300 тыс. га из общей площади возделывания около 2 млн га. Около 70%

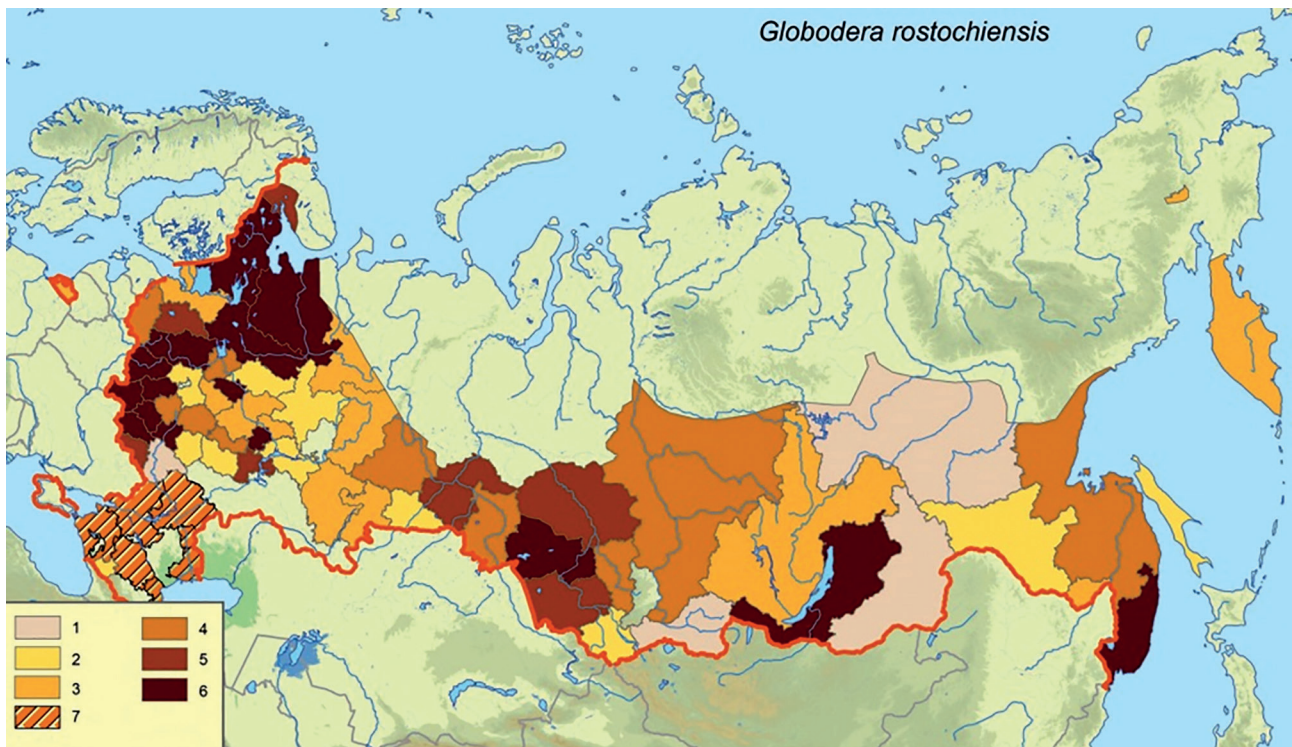


Рис. 4. Распространение *Globodera rostochiensis* на территории Российской Федерации. Доля административных районов области (%), где картофель поражён нематодой: 1 – 0–12; 2 – 13–32; 3 – 33–48; 4 – 49–64; 5 – 65–76; 6 – 77–100, 7 – количественные показатели не известны [Зиновьева, Петросян, 2018].

возделываемого картофеля приходится на личные подсобные хозяйства, где зачастую нет севооборотов, нет смены сортов картофеля и не соблюдаются основные технологии возделывания. В результате именно на этих участках и сосредоточены основные очаги *G. rostochiensis*.

При промышленном возделывании картофеля данная нематода встречается редко. На территории фермерских хозяйств и крупных сельскохозяйственных предприятий за 2019 г. отмечено лишь 408 очагов заражения, общей площадью около 10 тыс. га, что составляет лишь 3% от всех заражённых ЗКН сельскохозяйственных площадей (табл. 1; рис. 5).

Из приведённого анализа следует, что основные источники заражения в основном сосредоточены в личных подсобных хозяйствах (ЛПХ). В связи с этим возникает вопрос, связанный с динамикой потенциального ареала вида под воздействием глобального изменения климата и землепользования. Вопрос о том, как взаимодействие между изменениями климата и землепользования повлияет на глобальный процесс вторжений многих чужеродных видов, в том числе *G. rostochiensis*, приобретает первостепенное значение не только для ограничения последствий инвазии этих видов, но и для управления природными ресурсами в целом.

Таблица 1. Структура очагов заражения почвы золотистой картофельной цистообразующей нематодой *Globodera rostochiensis* в России на 2020 г.

| № | | Обследованные территории | | | |
|---|---|--------------------------|-------------|-----------|------------|
| | | ЛПХ | Организации | Иное | Всего |
| 1 | Количество новых очагов, шт. | 203 797 | 408 | 2214 | 206 419 |
| 2 | Средняя площадь новых очагов, га | 1.6 | 23.5 | 4.6 | – |
| 3 | Всего площадь земель заражённых ЗКН, га | 334 285.01 | 9 568.08 | 10 169.24 | 354 022.33 |

Примечание: ЛПХ – личные подсобные хозяйства; Организации – государственные предприятия и фермерские хозяйства (промышленное возделывание картофеля); Иное – земли несельскохозяйственного назначения, лесного и водного фонда.

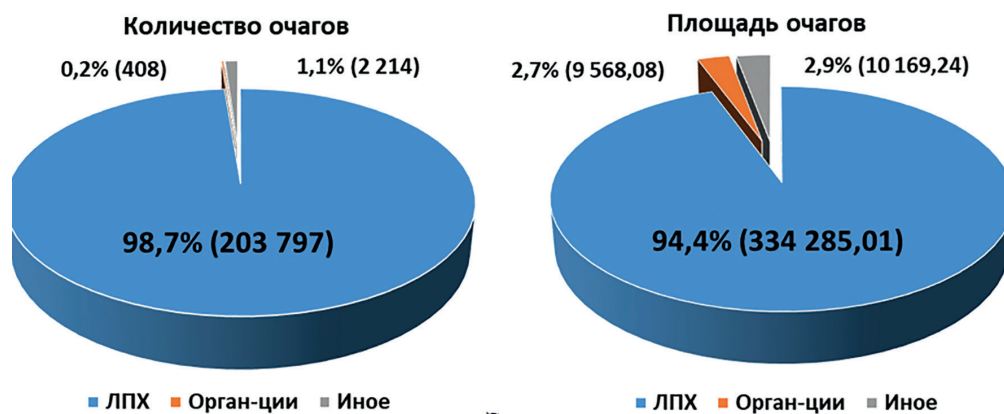


Рис. 5. Структура распределения количества очагов заражения *Globodera rostochiensis* и их площадь (условные обозначения см. Примечание к табл. 1).

Цель исследования – предсказать регионы, подходящие для будущих вторжений *G. rostochiensis* с учётом синергических обратных связей между климатом и изменениями землепользования. Для достижения цели были решены следующие задачи: 1) создать ансамблевые (консесусные) модели для прогнозирования динамики ареала вида при реализации альтернативных моделей и сценариев изменения климата из шестого проекта CMIP 6 (Coupled Model Intercomparison Project 6) [IPCC, 2021]; 2) построить карты пространственного распространения вида для временных периодов (2021–2040, 2041–2060, 2061–2080 и 2081–2100 гг.) и оценить направления и темпы потенциального расселения *G. rostochiensis* на территории России.

Материалы и методы

Данные климата. Для оценки влияния глобальных изменений климата на динамику ареала *G. rostochiensis* с растением хозяином нами был проведён анализ 40 моделей Шестой генерации CMIP6 (Coupled Model Intercomparison Project 6) для четырёх сценариев изменения климата SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 и SSP5-8.5 (SSPx-y) (Shared Socioeconomic Pathway – SSP) [Stehfest et al., 2014; IPCC, 2021]. Из 40 глобальных климатических моделей мы отобрали 12, которые охватывают весь диапазон изменения показателя долгосрочной равновесной чувствительности климата (ECS) от 1.8 до 5.6. Равновесная чувствительность климата определяется как изменения глобальной средней температуры приземного воздуха

в результате удвоения концентрации углекислого газа (CO_2), после которого система океан – атмосфера – морской лёд достигнет равновесия. Отобранные нами модели в зависимости от показателя ECS разделены на три группы: **высоко чувствительные модели (Hsens):** CanESM5 [Swart et al., 2019], CNRM-CM6 [Voldoire et al., 2019], CNRM-ESM2-1 [Séférian et al., 2019], IPSL-CM6A-LR [Boucher et al., 2020] (диапазон изменения ECS от 4.6 до 5.6); **умеренно чувствительные модели (Msens):** CNRM-CM6-1-HR [Saint-Martin et al., 2021], EC-Earth3-Veg [Döscher et al., 2021], MRI ESM2-0 [Kawai et al., 2019], BCC-CSM2-MR [Sun et al., 2021] (диапазон изменения ESM от 3.0 до 4.3) и **низко чувствительные модели (Lsens):** MIROC-ES2L [Hajima et al., 2020], MIROC6 [Michibata et al., 2019], GISS-E2.1 [Kelley et al., 2020], INM-CM4.8 [Volodin et al., 2018] (диапазон изменения ESM от 1.8 до 2.7). Для 12 выбранных моделей и 4 сценариев (SSPx-y) были созданы растровые слои в формате *.gtif, включающие биоклиматические переменные Bioclim (Bio01-Bio19). Современные и будущие климатические данные были извлечены из портала «Глобальных климатических моделей» [2022]. Все слои представлены с разрешением 2.5 arc min (~5000 м) для периода 2020–2100 гг. с шагом 20 лет, то есть 2020, 2040, 2060, 2080 и 2100 гг. Для получения более точных результатов моделирование будущего климата было основано на трёх различных группах моделей (Hsens, Msens, Lsens), усреднённых с 2040 по 2100. Растровые слои предиктор-

ных переменных были получены с помощью созданного R-скрипта в среде RStudio v. 1.4.1106.

Данные растительного покрова и землепользования. Наборы растровых слоёв землепользования и растительного покрова для различных сценариев (SSPх-у) изменения климата и временного периода 2020–2100 гг. с шагом 20 лет для территории России были созданы с помощью глобальной модели IMAGE 3 [Stehfest et al., 2014]. Эти карты с разрешением около 1 км отражают пространственное распределение основных типов растительности (11) и не покрытых растительностью земель по состоянию на 2000 г.: 1) пахотные земли, 2) травяно-кустарниковая растительность; 3) восстанавливающие леса (после пожаров и вырубок) 4) прочие территории, не покрытые растительностью; 5) тундра; 6) лесотундра; 7) темнохвойные леса; 8) светлохвойные леса; 9) смешанные леса с преобладанием хвойных, 10) смешанные леса с преобладанием лиственных; 11) степь. После создания этих карт для всех сценариев SSPх-у и периодов 2020–2100 с шагом 20 лет в формате geotif, были созданы R-скрипты для преобразования их в слои с разрешением 2.5 arc min.

Точки находки инвазионного вида. Оригинальный набор наших данных содержит 485 записей и охватывает все субъекты РФ, на территории которых были выявлены ЗКН. Кроме этих данных мы также использовали 108 точек находок, из глобальной базы данных GBIF [2022]. В итоге исходный набор данных включал 593 точки находок (ТН) *G. rostochiensis*.

Построение индивидуальных (ISDM) и ансамблевой моделей распространения вида (ESDM)

Для построения моделей пространственного распространения вида был использован комплексный подход, состоящий из четырёх этапов: (1) проверка автокоррелированности ТН и разреживания предикторных переменных; (2) построение индивидуальных моделей (ISDM) с использованием набора альтернативных методов и оценка их производительности; (3) построение ансамблевой

модели (ESDM) в условиях текущего климата и при различных сценариях изменения климата; (4) оценка динамики ареала при реализации различных моделей и *альтернативных* сценариях изменения климата.

1. Проверка пространственной автокорреляции ТН и разреживание предикторных переменных. В настоящее время не существует установленной методологии оценки пространственной автокорреляции для построения моделей с использованием данных только о присутствии [Guisan et al., 2017]. Мы использовали подход, который с успехом применяется в современных исследованиях [Nuñez, Medley, 2011; Václavík et al., 2012]. Переменные из набора Bio01, Bio02, ..., Bio19 выбирали для включения их в модели с помощью пакета ENMTools [Warren et al., 2010]. Были исключены те переменные, между которыми парный коэффициент корреляции Спирмана был больше 0.72 по абсолютному значению. Мультиколлинеарность оценивали по показателю VIF (фактор инфляции вариации) с помощью R-пакета usdl. Предикторная переменная считается мультиколлинеарной и исключается из модели, если $VIF > 5$ [Guisan et al., 2017].

2. Построение индивидуальных моделей (ISDM) с использованием набора альтернативных методов и оценка их производительности. В работе мы использовали семь индивидуальных моделей (ISDM): GLM – обобщённая линейная модель; GAM – обобщённая аддитивная модель; GBM – обобщённая бустинг модель; RF – модель случайного леса; FDA – модель гибкого дискриминантного анализа; ANN – модель искусственной нейронной сети; MaxEnt – модель максимальной энтропии, которые реализованы в R-пакете Biomod v.2.0 [Thuiller et al., 2009]. Прогностическая эффективность каждой модели оценена путём многократной разбивки выборки на две части: модели были откалиброваны с использованием 80% ТН, а оценка точности проведена с использованием оставшихся 20% ТН. Эта процедура повторялась десять раз. Поскольку все модели требовали присутствия (ТН) и псевдо-отсутствия (ПО), поэтому для каждой реализации были сгенерированы 10 000 случайных точек. При

построении этих ISDM равные веса были присвоены ТН и ПО. Оценка пригодности индивидуальных моделей проводилась с помощью индекса Бойса [Petrosyan et al., 2019, 2020].

3. Построение ансамблевой модели (ESDM) в условиях текущего климата и при различных сценариях изменения климата. Для создания ансамблевой модели (ESDM) мы использовали подход ансамблевого прогноза с использованием семи индивидуальных ISDM. Ансамблевые модели были созданы для трёх групп усреднённых моделей изменения климата (Hsens, Msens, Lsens) и каждого из 4 сценариев, чтобы получить центральную тенденцию изменения ареала вида в период 2021–2100 гг. с шагом 20 лет. Чтобы убедиться, что в ансамблевых моделях не использованы ложные модели с низкими оценками пригодности, мы включали только те прогнозные индивидуальные ISDM, для которых оценка пригодности модели с помощью TSS была выше 0.7 [Guisan et al., 2017]. Окончательные текущие (в условиях 2020 г.) и будущие консенсусные модели были получены путём расчёта средневзвешенного значения вероятности пригодности местообитания для вида. Эти процедуры привели к созданию одной карты ESDM в условиях текущего климата и 48 ESDM карт в условиях будущих изменений климата (поскольку мы использовали три группы моделей глобального изменения климата, 4 сценария и 4 периода динамики). Затем мы преобразовали карты вероятности, полученные из ансамблевых моделей в двоичные (бинарные) карты, указывающие подходящие и неподходящие местообитания для вида с использованием пороговых значений на основе непрерывного индекса Бойса [Hirzel et al., 2006]. Для определения пороговых значений бинаризации был создан специальный R-скрипт, реализующий непрерывный индекс Бойса.

4. Оценка динамики ареала при реализации различных моделей и альтернативных сценариях изменения климата. Оценка динамики ареала вида при реализации конкретной модели и сценария изменения климата для конкретного периода времени производилась на основе сравнения бинарной ESDM

в условиях текущего климата (2020 г.) с бинарной ESDM, полученной для конкретного периода (2040, ..., 2100 гг.) с использованием трёх индексов – приобретение (Gain), потери (Loss), изменение (Change). Индекс Gain оценивает процент приобретения местообитаний, которые не использовались в условиях текущего климата. Индекс Loss характеризует процент потери местообитаний в условиях нового климата. Индекс Change по величине равен $Gain - Loss$ и характеризует процент изменения ареала в условиях нового климата. Эти оценки производились с помощью специальной функции RangeChange пакета Biomod2. Сравнительный анализ индексов Gain, Loss, Change для различных типов моделей (Hsens, Msens, Lsens), сценариев (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0, SSP5-8.5) и периодов времени (2040, 2060, 2080, 2100) проводили с помощью трёхфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с фиксированными эффектами. Эти 4 сценария (SSP1, SSP2, SSP3, SSP5) характеризуются разным уровнем увеличения солнечной радиации 2.6 Вт/м², 4.5 Вт/м², 7.0 Вт/м² и 8.5 Вт/м², соответственно, при глобальном потеплении климата.

Построение моделей ISDM и ESDM проводилось с использованием базовых и специальных R-пакетов в R v.3.6.2 (Ape, Biomod2, Dismo, Raster, Ecospat, Enmeval, Enmtools, Fuzzysim, Sphthin, Letsr, Usdm). Мы также использовали несколько оригинальных R-скриптов для оценки пригодности ESDM в среде Rstudio v. 1.4.1106. Визуализация ESDM проводилась в среде ARCGIS Desktop 10.6.1 [ESRI, 2017].

Результаты

Характеристика ТН и предикторных переменных, выбранных для моделирования. После выполнения процедуры случайного отбора ТН для моделирования были выбран набор ТН, у которых индекс Морана I (M_i) для ансамблевой модели ESDM показал отсутствие автокоррелированности остатков, то есть ожидаемое значение индекса Морана $Me_i = -0.0098$, а критическое значение $Mc_i = -0.0051$, $R_{знач} = 0.33$. Эта процедура уменьшила количество ТН на 67% (т. е. из 593 ТН было выбрано 198), устранила простран-

Таблица 2. Коэффициент корреляции Спирмана между переменными и значения инфляции вариации (VIF) для каждой переменной

| Variables | Bio01 | Bio02 | Bio05 | Bio12 | Bio14 | Landcover | VIF |
|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-----------|------|
| Bio01 | 1.00 | 0.07 | 0.71 | 0.72 | 0.59 | -0.05 | 4.38 |
| Bio02 | | 1.00 | 0.52 | 0.06 | -0.45 | 0.04 | 3.32 |
| Bio05 | | | 1.00 | 0.40 | 0.10 | -0.03 | 4.47 |
| Bio12 | | | | 1.00 | 0.69 | 0.06 | 3.88 |
| Bio14 | | | | | 1.00 | -0.05 | 4.37 |
| Landcover | | | | | | 1.00 | 1.20 |

ственное смещение ТН, пространственную автокорреляцию остатков модели и привела к равномерному распределению ТН в области изучения вида.

Другая процедура разреживания предикторных переменных позволила выбрать пять переменных из набора Bioclim для создания моделей. Из полного набора данных были выбраны предикторные переменные – Bio01 (средняя годовая температура, °C), Bio02 (средний суточный диапазон температуры, °C), Bio05 (максимальная температура самого тёплого месяца, °C), Bio12 (годовое количество осадков, мм), Bio14 (осадки самого сухого месяца, мм), LandCover (одиннадцать типов растительного покрова), для которых все попарные коэффициенты корреляции Спирмана по абсолютному значению менее 0.72 (табл. 2), а показатели VIF < 5.

Общая характеристика предикторных переменных для группы моделей (Hsens, Msens, Lsens) и сценариев (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0, SSP5-8.5) изменения климата. Проведённый анализ моделей изменения климата в рамках протокола CMIP6 позволил выбрать три группы высоко чувствительных (Hsens), умеренно чувствительных (Msens) и низко чувствительных (Lsens) моделей для изучения биологических инвазий *G. rostochiensis* на территории России. Наши оценки показывают, что временные закономерности изменения температуры и осадков, усреднённые по моделям и сценариям, имеют похожие черты, но они различаются по величине. Например, если среднее потепление по всем моделям и сценариям достигают 1.5 (±0.2) °C к 2040 г. по сравнению с исходным уровнем 1970–2000 гг., то в рамках трёх групп моделей Hsens, Msens, Lsens потепление к 2040 г. составляет 1.66 (±0.15) °C, 1.53

(±0.17) °C и 1.30 (±0.17) °C, соответственно. Максимальный уровень потепления ожидается в конце XXI в. (2100 г.). По всем моделям и сценариям в среднем он увеличится на 4.97 °C. Для высоко чувствительных моделей Hsens на 6.11 °C (±2.75), для умеренно и низко чувствительных моделей Msens и Lsens уровень потепления ниже и составляет 4.76 (±2.21) °C и 4.03 (±1.86) °C, соответственно. Оценки показывают, что на фоне потепления происходит уменьшение суточной амплитуды температуры (Bio02), величина которой принимает наибольшее значение для высоко чувствительных моделей. В конце XXI в. ожидается уменьшение Bio02 для моделей Hsens, Msens и Lsens на 9% (-1.26 °C), 4% (-0.35 °C) и 1% (-0.09), соответственно. В отличие от температуры (Bio01, Bio02, Bio05) различия осадков (Bio12, Bio14) для различных групп моделей менее значимы. Оценки показали, что в конце века увеличение суммарных годовых осадков (Bio12) и суммарных осадков сухого месяца года (Bio14) характеризуются следующими величинами: для Hsens: Bio12 – 14% (61 мм), Bio14 – 18% (2.7 мм); Msens: Bio12 – 14% (62 мм), Bio14 – 12% (1.9 мм) и Lsens: Bio12 – 11% (47 мм), Bio14 – 11% (1.8 мм). Различие темпов потепления средней годовой температуры (Bio01) и общего количества годовых осадков (Bio12) приводит к уменьшению индекса аридности (I_{DM}) де Мартонна [De Martonne, 1925], то есть наблюдается уменьшение степени увлажнения территорий и увеличение аридизации всей территории России.

Производительность ансамблевых (ESDM) моделей распространения видов и оценка важности предикторных переменных. Мы получили приемлемые значения индекса Boyce ($B_{ind} \pm SD$) для ансамблевой

Таблица 3: Оценка важности переменных для консесусной модели ESDM, определённая на основе 10-кратного повтора построения моделей

| Предикторные переменные | GLM | GBM | GAM | RF | FDA | ANN | MAXENT | ESDM |
|-------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|-----------------------|
| Bio01 | 0.775 | 0.685 | 0.651 | 0.399 | 0.766 | 0.805 | 0.519 | 0.657 (± 0.061) |
| Bio02 | 0.000 | 0.022 | 0.051 | 0.094 | 0.049 | 0.050 | 0.139 | 0.058 (± 0.013) |
| Bio05 | 0.244 | 0.252 | 0.268 | 0.221 | 0.192 | 0.241 | 0.252 | 0.239 (± 0.011) |
| Bio12 | 0.000 | 0.024 | 0.221 | 0.070 | 0.044 | 0.834 | 0.075 | 0.181 (± 0.131) |
| Bio14 | 0.110 | 0.054 | 0.265 | 0.076 | 0.085 | 0.427 | 0.082 | 0.157 (± 0.06) |
| Landcover | 0.035 | 0.000 | 0.029 | 0.027 | 0.000 | 0.036 | 0.022 | 0.021 (± 0.07) |

модели ESDM ($B_{ind} = 0.98 \pm 0.13$) в условиях текущего климата, которая использовалась для проецирования в условиях реализации различных моделей и сценариев изменения климата. Важно отметить, что ансамблевая модель ESDM отличается от остальных индивидуальных моделей не только наибольшим значением B_{ind} , также наименьшей дисперсией. Сравнительный анализ важности переменных показывает, что две переменные Bio01 и Bio05 являются важнейшими для всех моделей (табл. 3). Переменная Bio12 значительно отличается от Bio01, и незначительно от Bio05. Вклад остальных переменных (Bio02, Bio14, Landcover) в ESDM меньше, чем Bio01, Bio05, Bio12. Из этого можно заключить, что характер пространственного

распространения вида как в условиях текущего климата, также при потеплении климата в значительной степени определяется средней годовой температурой (Bio01), максимальной температурой влажного месяца года (Bio05) и суммарными годовыми осадками Bio12.

Потенциальная пригодность местообитаний *G. rostochiensis* в условиях текущего климата. Созданная карта ESDM для текущего климата (рис. 6) показывает, что местообитания, пригодные для нематоды, тяготеют к югу России от западных до восточных границ с незначительной дизъюнкцией в Забайкалье (рис. 6). На севере Европейской части России пригодные местообитания простираются до юга Республики Карелия и Архангельской обл. На юге Европейской части наиболее при-

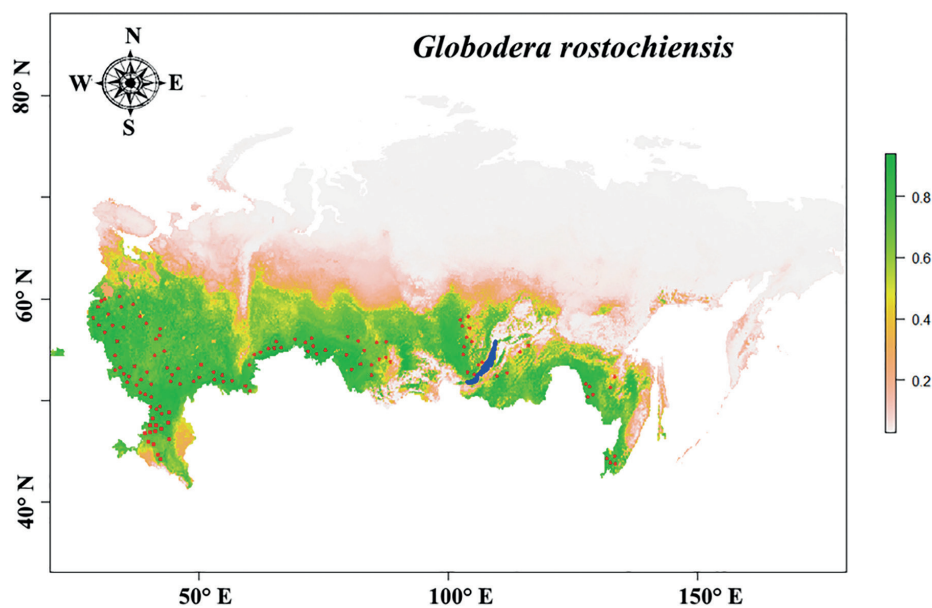


Рис. 6. Потенциальный ареал *Globodera rostochiensis* в условиях текущего климата (красные точки – набор точек находок, которые использовались для построения ESDM; синим цветом представлено оз. Байкал). Шкала в легенде (от 0 до 1.0) отображает вероятность пригодности местообитания: 0–0.55 – значения вероятности обнаружения вида для непригодных мест произрастания хозяина, 0.56–0.72 и свыше 0.73 – вероятность, соответственно, для пригодных и оптимальных местообитаний.

годные местообитания расположены в Центрально-Чернозёмной зоне в Европейской части России. Очень ограниченные местообитания присутствуют в Республике Адыгея, в северных районах Карачаево-Черкесской, Чеченской, Дагестанской республиках и в Северной Осетии. В Калмыкии и Астраханской обл. пригодные местообитания в основном расположены в западных районах указанных субъектов РФ. Наблюдается разрыв пригодных местообитаний на границе Азиатской и Европейской части России. Например, в Свердловской обл. все местообитания не высоко пригодные, а в Челябинской обл. высоко пригодные местообитания расположены на юге. Определённый разрыв ареала также замечается за оз. Байкал в Республике Бурятия. В целом эта карта достаточно хорошо согласуется с ТН и литературными данными [Справочник..., 2020].

Количественные оценки изменения ареала вида под влиянием глобальных изменений климата. Сравнительный анализ оценок приобретения (Gain) пригодных местообитаний растения-хозяина показывает, что значения этого показателя по времени зависят от группы моделей ($F = 126, P \ll 0.001, R^2 = 99.5\%$, рис. 7А). Из рисунка видно, если Gain в начальный период в 2040 г. не различаются для всех групп моделей, то для низко чувствительных (Lsens) моделей этот показатель статистически значимо отличается ($p < 0.05$) с 2080 г. от моделей Hsens. Статистически значимое различие всех индексов между собой наблюдается только в 2100 г. Усреднённые значения показателей Gain по моделям показывают, что различие этих показателей по четырём сценариям статистически значимо ($F = 95; P < 0.01$) с 2080 г. (рис. 7В). Оценки влияния разных факторов показывают,

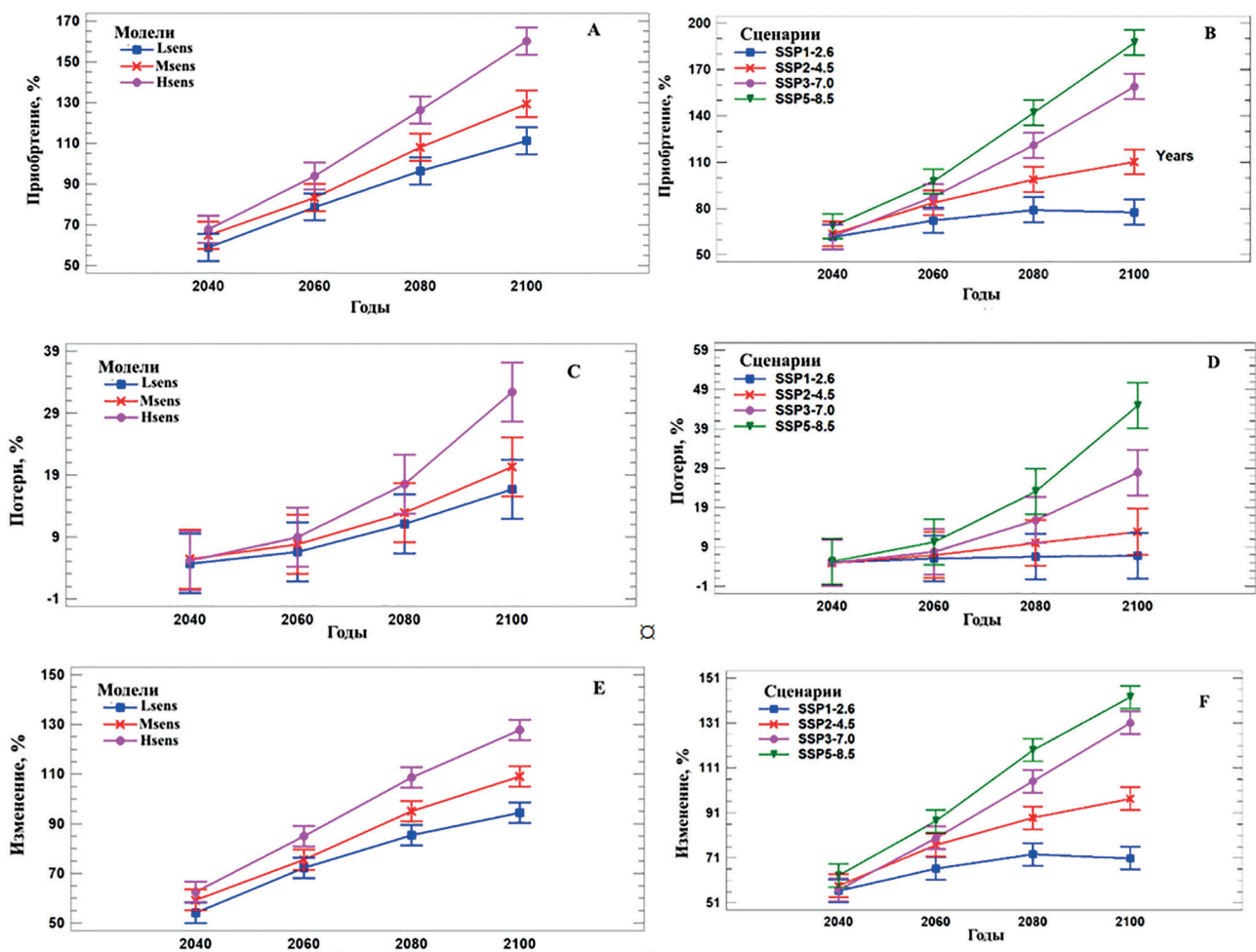


Рис. 7. Сравнительный анализ изменения показателей приобретения (Gain), потери (Loss) и изменения (Change) местообитаний *G. rostochiensis* в рамках трёх групп моделей и четырёх сценариев изменения глобального климата с применением трёхфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с фиксированными эффектами. Средние значения представлены с 95-процентными доверительными интервалами Тьюки.

что на приобретение новых местообитаний влияют основные факторы (Models, Senarios, Years; для всех факторов $P \ll 0.01$), а также их взаимодействия (Models \times Senarios: $F = 3.5$, $P = 0.02$; Models \times Years: $F = 13.0$, $P \ll 0.01$; Senarios \times Years: $F = 50$, $P \ll 0.01$). В отличие от Gain, потери Loss местообитаний не значительно слабо выражены ($F = 16.4$, $P \ll 0.01$, $R^2 = 96.4\%$), поскольку статистически значимое различие не выявляется по взаимодействию основных двух факторов Models \times Senarios ($F = 2.3$, $P = 0.08$). Среднее значение потери местообитаний по всем моделям Lsens, Msens, Hsens составляет 12.5% (± 0.5) (рис. 7 С, D). Из рисунков 7С, 7D следует, что наибольшие потери местообитаний 16% (± 0.9) наблюдаются для высоко чувствительных моделей (Hsens) вне зависимости от реализации сценария SSPx-у. При реализации сценария SSP5-8.5 для высоко чувствительных моделей (Hsens) к 2100 г. потери местообитаний составляют 44.95% (± 2.1) (рис. 7D), а средние потери по всем сценариям составляют 32.4% (± 1.8) (рис. 7С).

Сравнительные оценки индекса Change показывают, что статистически значимые различия выявляются как по основным факторам (Models: $F = 155$, $P \ll 0.01$; Senarios: $F = 304$, $P \ll 0.01$; Years: $F = 617$, $P \ll 0.01$), так и по взаимодействиям факторов (Models \times Years: $F = 13$, $P \ll 0.01$; Senarios \times Years: $F = 55.0$, $P \ll 0.01$) (рис. 7Е). Взаимодействие факторов Models \times Senarios не значимо ($F = 2.5$, $P = 0.06$). Средние значения изменения площади ареалов по всем моделям и сценариям вида в России к 2100 г. составляют 85.8% (± 0.5). Для группы моделей Lsens, Msens, Hsens изменения площади ареала вида к 2100 г. составляют 94.4% (± 1.6), 109.3% (± 1.6) и 127.8% (± 1.6), соответственно. Упорядочивание изменений площади ареалов по сценариям SSPx-у (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0, SSP5-8.5) показывает, что наибольшее значение достигается для SSP5-8.5 (103.8%), а наименьшее для SSP1-2.6 (66.5%), то есть наиболее агрессивный сценарий изменения климата (SSP5-8.5) приводит к изменению ареала в 1.5 раза больше по сравнению с умеренным сценарием (SSP1-2.6). Для других сценариев SSP2-4.5 и SSP3-7.0 эти показате-

тели занимают промежуточное положение и составляют 80.1% и 93.2%, соответственно. Временной сравнительный анализ изменения площади ареала вида показывает, что к 2100 г. изменение (110%) будет в 1.9 раза больше по сравнению с 2040 г. (58%). Изменения площади ареала к 2060 (78%) и 2080 (96%) будет увеличиваться в 1.3 и 1.7 раза по сравнению с 2040 г.

Изменения потенциального распространения *G. rostochiensis* с 2021 по 2100 г. в рамках трёх групп моделей СМIP6 разной чувствительности и четырёх сценариев SSPx-у глобального изменения климата показаны на рисунках 8, 9, 10. Эти модели предсказывают, что глобальное потепление будет способствовать расширению потенциально подходящих местообитаний *G. rostochiensis*. Более того, эти карты показывают, что центроид ареала вида будет двигаться с юга на север и с запада на восток. Оценки показывают, что максимальный сдвиг центроида ареала для высоко чувствительных моделей Hsens составляет 690 (± 18) км, а для других моделей Lsens, Msens – 486 (± 18) км и 564 (± 9) км, соответственно. Важно отметить, что сдвиги центроидов ареалов с запада на восток (Slong) и с юга на север различаются (Slat) (Hsens: Slong = 589 км, Slat = 407 км; Msens: Slong = 452 км, Slat = 357 км; Lsens: Slong = 385 км, Slat = 312) на 31%, 21% и 18%, то есть сдвиг центроидов по долготе больше, чем по широте.

Эти карты показывают, что потери местообитаний в рамках различных моделей и сценариев изменения климата преимущественно касаются южной и центральной частей Европейской России. Максимальные потери местообитания наблюдаются к 2100 г. для всех моделей при реализации сценариев SSP2-4.5, SSP3-7.0 и SSP5-8.5. Эти территории расположены на юге Европейской части России, а также в Центрально-Чернозёмной зоне, включая Белгородскую, Воронежскую, Курскую, Липецкую и Тамбовскую области (рис. 8, 9). Для низко чувствительных моделей (Lsens) при реализации сценария SSP1-2.6 потери местообитания для всего исследуемого периода 2040–2100 гг. преимущественно будут расположены в южной части Европейской России (рис. 10).

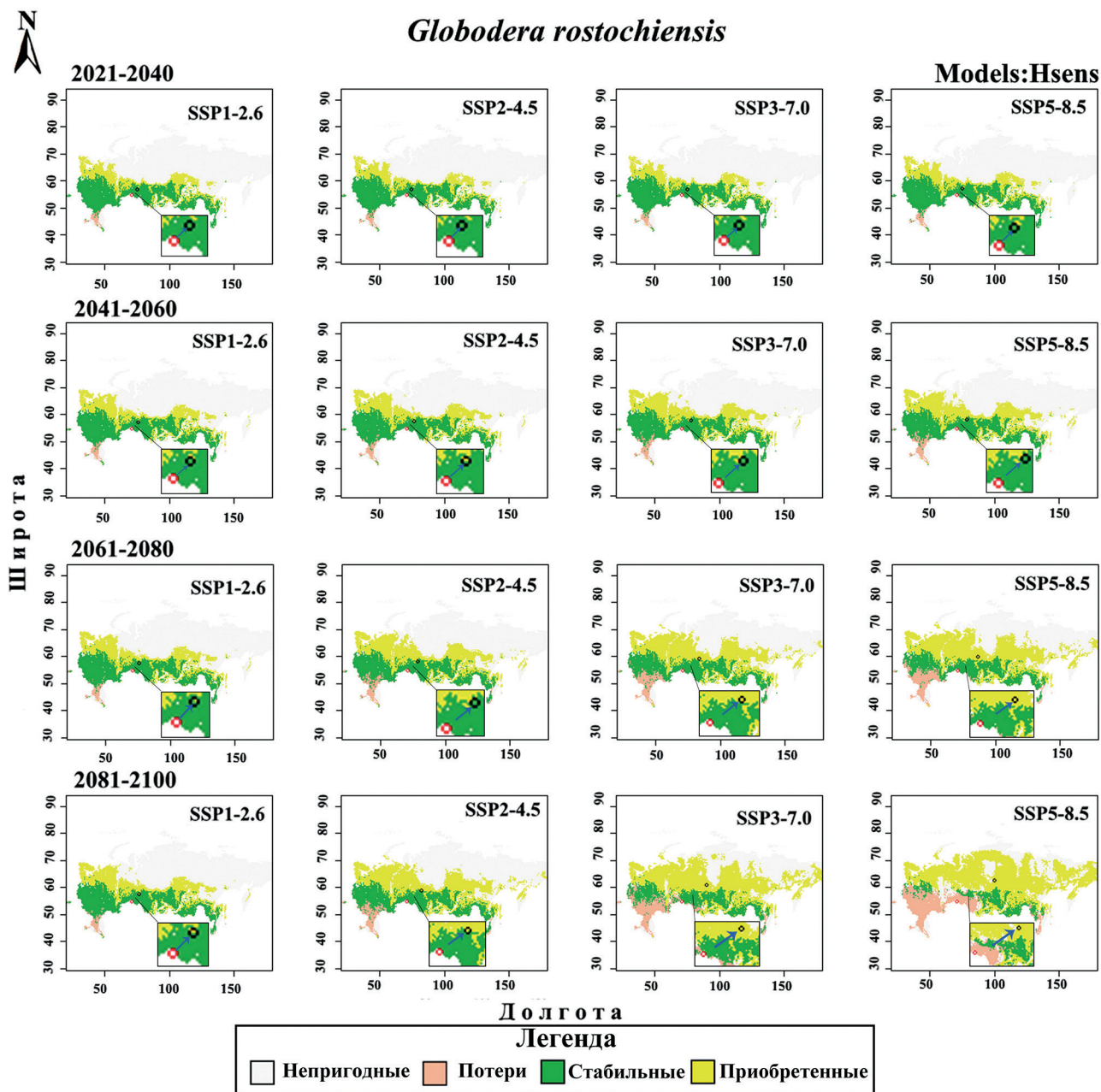


Рис. 8. Динамика потенциального ареала *Globodera rostochiensis* в России с 2021 по 2100 г. при реализации высоко чувствительных моделей (Hsens) и четырёх сценариев SSPx-у глобального изменения климата. Красные и чёрные точки показывают расположение центров современного ареала и при реализации сценариев изменения климата, чёрная стрелка указывает на направление смещения центра.

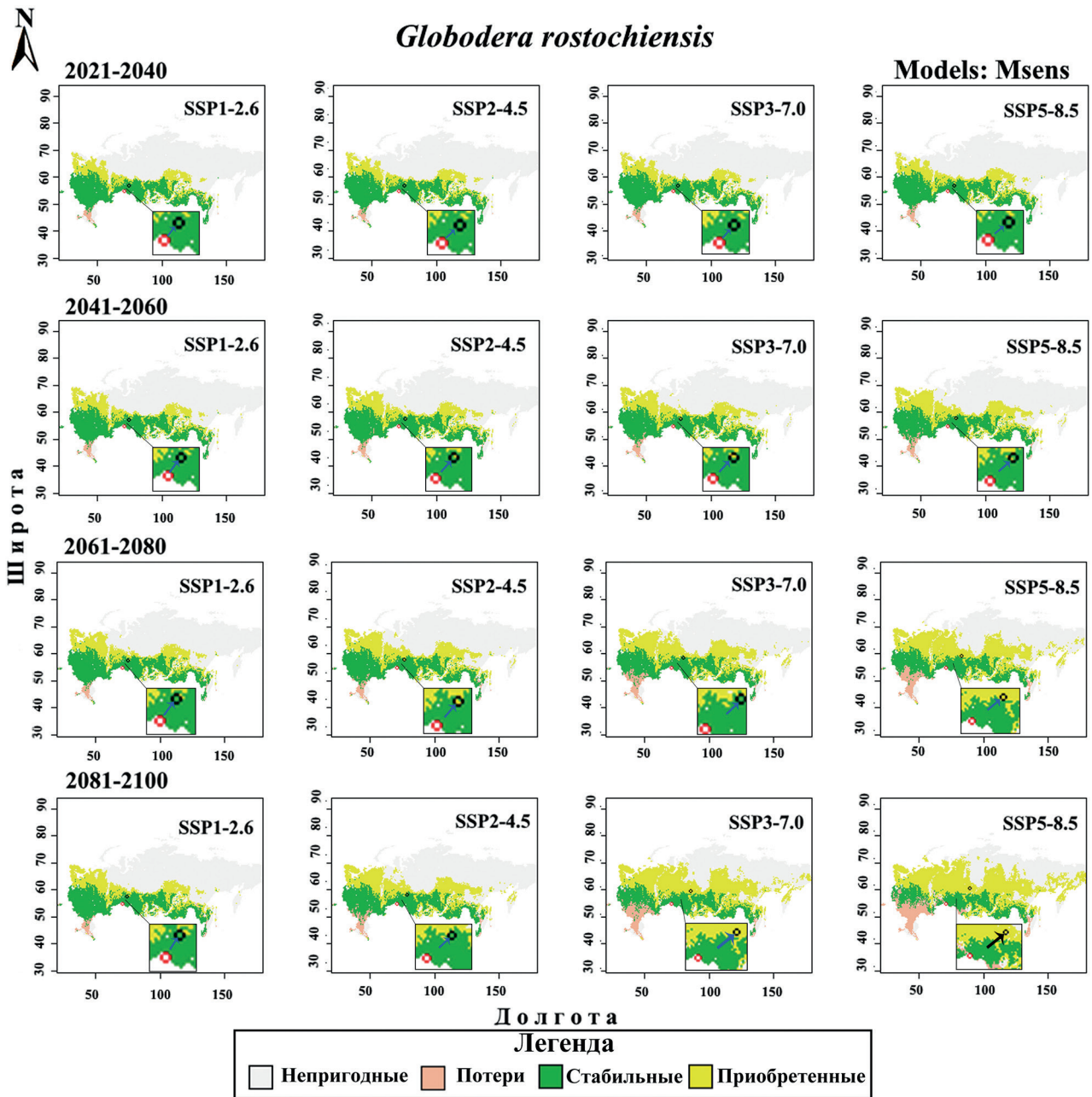


Рис. 9. Динамика потенциального ареала *Globodera rostochiensis* в России с 2021 по 2100 г. при реализации умеренно чувствительных моделей (Msens) и четырёх сценариев SSPx-у глобального изменения климата. Обозначения такие же как в рис. 8.

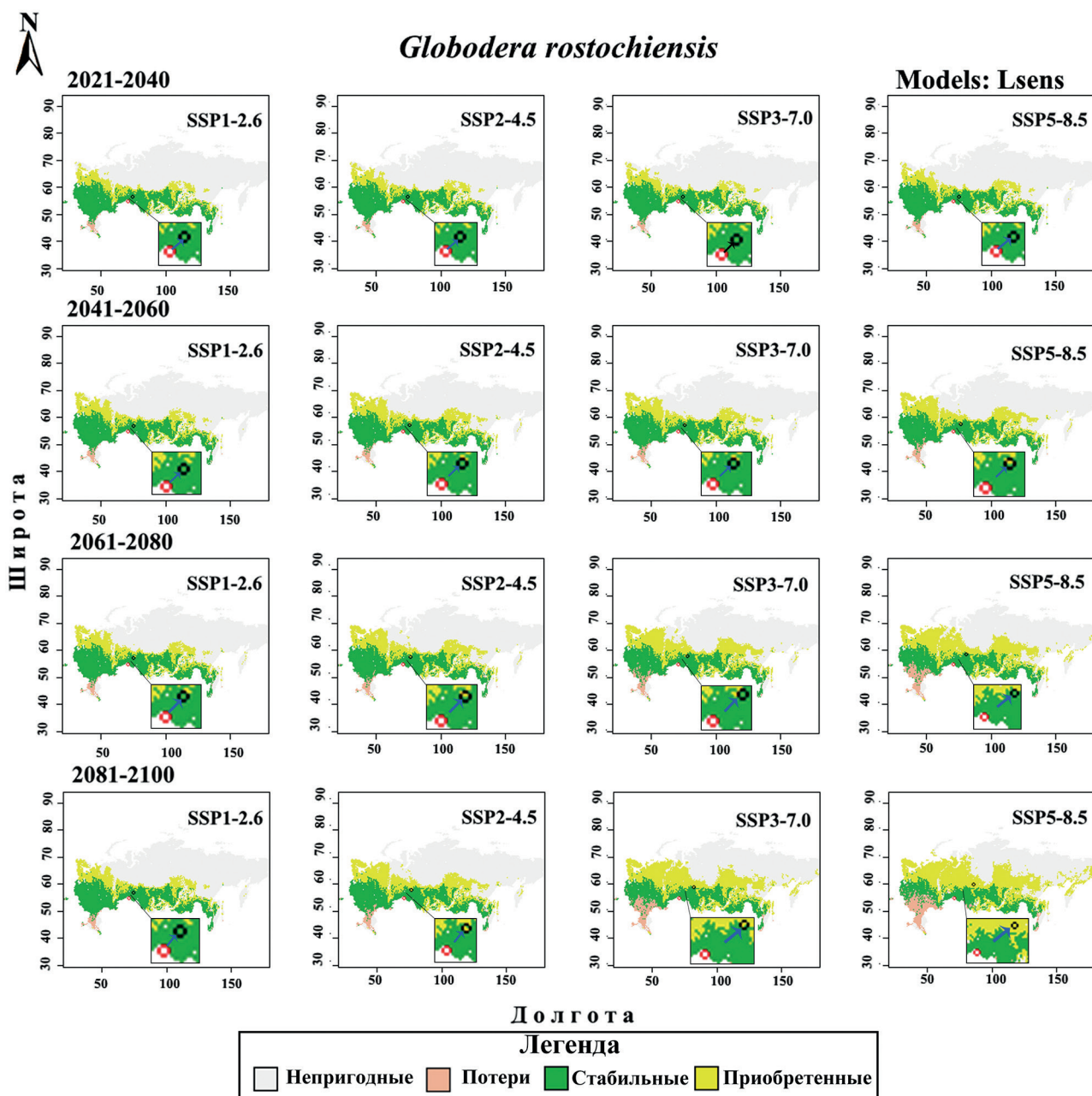


Рис. 10. Динамика потенциального ареала *Globodera rostochiensis* в России с 2021 по 2100 г. при реализации низко чувствительных моделей (Lsens) и четырёх сценариев SSPx-у глобального изменения климата. Обозначения такие же, как в рис. 8.

Обсуждение

В этом исследовании мы использовали ансамблевые ESDM модели для прогнозирования потенциального распространения *G. rostochiensis* с растением-хозяином в условиях текущего климата и будущих его изменений до конца XXI в. в России с применением глобальных данных о распространении вида. Несмотря на то, что вид *G. rostochiensis* завезён (случайно интродуцирован) вместе с картофелем в Россию относительно недавно

в 1949 г., он колонизировал все подходящие регионы обитания для растения-хозяина. Построенные нами карты в условиях текущего климата (рис. 6) хорошо согласуются с литературными данными по распространению вида [Справочник..., 2020]. Различие карт, представленных на рис. 4 и рис. 6, заключается в том, что если в рис. 4 представлены доли административных районов областей (%), где картофель поражён нематодой, то в рис. 6 более точно приведены потенциальные

границы распространения *G. rostochiensis*. Эта карта показывает, что наиболее благоприятные условия для выращивания картофеля и колонизации паразита имеются во многих природных зонах, включая Центрально-Чернозёмную, Поволжье, южные регионы Сибири, Урала и Дальний Восток. Из этого рисунка также следует, что на юго-западе и юго-востоке Европейской части России в областях степной зоны имеются преимущественно низко пригодные местообитания. Это объясняется тем, что растение-хозяин (картофель) плохо переносит летнюю жару, то есть отсутствует кормовая (или пищевая) база для колонизации паразитом. Наш анализ показал, что среди переменных, определяющих ансамблевую модель ESDM, три переменные являются наиболее важными – Bio01, Bio5, Bio12 (табл. 3). Важность этих переменных для растения хозяина подтверждается литературными данными [Лорх, 1948; Вавилов и др., 1986]. Например, показано, что, хотя зона толерантности вида к температуре почвы находится в пределах от 7–8 °С до 25 °С, тем не менее оптимальная температура почвы в умеренной зоне для картофеля составляет 16–19 °С, что соответствует температуре воздуха примерно 21–25 °С [Вавилов и др., 1986]. Продолжительная жара (выше 30 °С) становится причиной прекращения ассимиляционной деятельности листьев. Кроме этого также установлено, что урожай клубней картофеля разных сортов определяется атмосферными осадками в июле – сентябре [Лорх, 1948]. Важно отметить, что локальные аналоги предикторных переменных (Bio01, Bio05, Bio12, Bio14) с успехом были использованы при построении математической модели прогноза развития глободероза картофеля [Шестеперов, Лукьянова, 2018]. Высокие показатели адекватности созданной математической модели с использованием коэффициента корреляции (0.83) между результатом прогноза развития глободероза и фактическими данными подтверждают важность использования выбранных предикторных переменных для создания моделей разных типов. Выбранные нами предикторные переменные достаточно наглядно показывают дальнейшие потери местообитаний на юге Европейской России,

независимо от чувствительности моделей и сценариев изменения климата. Это связано с разницей темпов изменений температуры и осадков. Модельные оценки изменения климата показывают, что к 2040, 2060, 2080 и 2100 гг. температура повысится на 30%, 56%, 81% и 103%, однако осадки увеличатся лишь на 6%, 9%, 11% и 13%, соответственно, то есть происходит уменьшение степени увлажнения территорий и увеличение аридизации всей территории России. Этот вывод также согласуется с уменьшением индекса аридности Де Мартона (I_{DM}) [De Martonne, 1925]. Например, если в условиях текущего климата $I_{DM} = 8.3$, то значение индекса к 2040, 2060, 2080, 2100 гг. по всем моделям и сценариям будут составлять 6.86, 5.94, 5.27 и 4.8, соответственно. Хотя, для разных моделей и сценариев эти показатели отличаются от усреднённых значений, но общие закономерности сохраняются. По этой причине в степной зоне аридность регионов современного обитания вида повысится, и естественные местообитания станут не пригодны для возделывания картофеля, а орошение вряд ли будет экономически выгодно, то есть произойдёт потеря таких местообитаний (рис. 8–10). В целом наши результаты показывают, что подходящие области обитания вида *G. rostochiensis* как специализированного паразита картофеля в России распространены широко и в будущем они продолжают расширяться и продвигаться в северо-восточном направлении. Прогнозные общие тенденции расширения ареала вида вне зависимости от типа модели и сценария требуют усовершенствования мер борьбы. Современная стратегия борьбы с ЗКН, рекомендованная Европейским обществом по защите и карантину растений (ЕОЗКР) ещё в 1985 г., состоит в снижении численности её популяций до уровня экономического порога вредоносности, то есть до уровня, когда потери от вредоносности нематод не превышают затраты на защитные мероприятия. Основные составляющие успешной защиты, предотвращающей массовое распространение паразитических нематод, во всем мире сводятся к применению карантинных мероприятий, эффективных агротехнических приёмов и биологических методов борьбы

[Trudgill et al., 1987]. Химические средства защиты растений от нематод в России до недавнего времени отсутствовали. В настоящее время зарегистрирован единственный химический нематодцид для борьбы с ЗКН Видат 5Г™ (50 г/кг оксамилы) [Государственный каталог..., 2019]. У химических препаратов есть несомненные достоинства, однако их применение должно быть строго регламентировано и обосновано.

Из существующих биологических способов защиты картофеля от паразитических нематод можно отметить использование устойчивых сортов и растений-приманок., которые стимулируют выход личинок из яиц, но не являются субстратом для их размножения [Мироненко, 2020]. Таким видом-приманкой считается, например, паслён гулявниколистный *Solanum sisymbriifolium* (Lam.) [Timmermans et al., 2006].

Основным средством, ограничивающим распространение ЗКН, является возделывание устойчивых сортов. В результате сопряжённой эволюции *G. rostochiensis* с растениями картофеля в Южной Америке жизненный цикл паразита полностью синхронизирован с основными этапами развития растения-хозяина, что обеспечивает успешную инвазию и развитие, то есть восприимчивость растений. В результате исследований молекулярно-генетических и биохимических аспектов взаимоотношений в системе картофель – *G. rostochiensis* накоплен значительный материал об особенностях патогенеза и механизмах устойчивости растений к нематод. В данной статье эти вопросы детально не рассматриваются, поскольку они подробно представлены в ряде публикаций [Zinovieva, 2014; Jaubert-Possamai et al., 2019; Kud et al., 2019; Sato et al., 2019; Price et al., 2021, Zheng et al., 2021; Siddique et al., 2022]. Такие исследования позволяют определить наиболее уязвимые этапы жизненного цикла паразита и факторы, подавляющие его развитие, которые могут быть полезными для оптимизации контроля численности *G. rostochiensis*, а также подбора растений для вовлечения в селекционные программы в качестве источников устойчивости к паразиту и создания на их основе устойчивых сортов картофеля

[Бирюкова и др., 2015]. Большинство сортов картофеля, устойчивых к ЗКН, являются потомством немногих исходных форм. Плановая селекция устойчивых к нематод сорта была начата после того, как среди форм *S. andigenum* был выделен устойчивый к нематод клон СРС 1673. На основе этого клона были получены первые устойчивые сорта в Германии (Антинема, Сагитта, Спекула), Голландии (Амарил, Интензо) и США (Пеконик) [Костина, Жолудева, 1980; Ross, 1986]. Также устойчивые сорта были получены от скрещивания устойчивых образцов диких видов *S. kurtzianum* и *S. vernei* с образцами культурных видов и селекционными клонами (Нидерланды, 1960) [Kubich, 1963]. Однако оказалось, что некоторые патотипы нематоды могут размножаться на корнях этих сортов. Это послужило началом изучения расового состава картофельной нематоды и поиска среди клонов диких видов источников комплексной устойчивости ко многим патотипам одновременно [Kort et al., 1977].

Наиболее известны два гена, контролирующей устойчивость картофеля к различным патотипам *G. rostochiensis* [Gebhardt, 2013; Ramakrishnan et al., 2015]. Это гены *H1* (обеспечивает устойчивость к патотипу Ro1) и *GroI-4* (*npotiv namomunov* Ro1 – Ro4). Согласно литературным данным, доминантный аллель гена *H1* интрогрессирован в селекционные сорта от единичных устойчивых к нематод образцов *S. tuberosum ssp. andigenum* и *S. vernei* [Тохопеус, Хуйсман, 1953], а ген *GroI-4* – от образцов *S. spagazzinii* [Barone et al., 1990]. Механизм устойчивости сортов с этими генами обеспечивается реакцией сверхчувствительности. Она заключается в инкапсуляции питательной клетки растения, в которую внедрилась личинка нематоды, слоем некротических клеток с последующей дегенерацией питающего синтиция в течение недели. Устойчивость сверхчувствительного типа способствует снижению плотности популяции нематоды на 80%, однако создаётся опасность появления новых патотипов, поражающих ранее устойчивые сорта [Rice et al., 1985].

Поскольку в селекционные программы активно вовлекаются гены устойчивости, про-

блема разработки надёжных молекулярных маркеров для их идентификации остаётся актуальной [Бирюкова и др., 2008; Хютти и др., 2017]. Наиболее часто в маркер-ассоциированной селекции (MAS) на устойчивость к *G. rostochiensis* используется SCAR-маркер TG689 гена H1 [Milczarek et al., 2011]. В молекулярном скрининге активно используется маркер 57R [Milczarek et al., 2014], в том числе в России [Бирюкова и др., 2015; Антонова и др., 2016]. Для идентификации гена *Grol-4* был разработан одноимённый внутригенный SCAR-маркер *Grol-4* [Gebhardt et al., 2006]. Позже, путём выравнивания последовательностей генов семейства *Grol* (*Grol-1*, *Grol-2*, *Grol-3*, *Grol-5*, *Grol-6*, *Grol-8*, *Grol-10*, *Grol-11*, *Grol-12* и *Grol-14*) был разработан дополнительный, более специфичный маркер *Grol-4-1* [Asano et al., 2012].

Результатом длительной селекции картофеля на устойчивость в мире стала серия сортов, генетически защищённых от наиболее распространённых патотипов цистообразующих картофельных нематод. В России в Госреестре селекционных достижений зарегистрировано 455 сортов картофеля, 254 (55.8%) из них устойчивы к ЗКН [Мироненко и др., 2020]. При создании российских сортов картофеля в качестве источников устойчивости к *G. rostochiensis* активно использовались зарубежные устойчивые к нематод селекционные сорта, а также образцы диких видов *S. chacoense* и *S. vernei* [Бирюкова и др., 2015].

Одним из наиболее эффективных способов борьбы является четырёх-пятипольный севооборот с применением невосприимчивых к глободерозу полевых культур. В качестве предшественников используются не поражаемые нематодой культуры: зерновые (включая кукурузу), зернобобовые, бобово-злаковые и злаковые смеси, а также чистый пар [Шестеперов, Савотиков, 1995]. Хорошие результаты даёт и двухлетнее выращивание бобовых и крестоцветных трав как отдельно, так и в смеси (например, люпина и рапса, люпина и горчицы) в очаге заражения с последующей высадкой на третий год устойчивого к нематод сорта картофеля. Соблюдение таких севооборотов гарантированно обеспечивает высокую (90–95%) биологическую эффек-

тивность в борьбе с картофельной нематодой [Бутенко, Синайко, 2002; Бутенко, 2003]. Эффективным является возделывание устойчивых сортов картофеля (Латона, Ред Скарлет, Розара, Сантэ, Симфония, Мелодия и др.), уничтожение послеуборочных остатков и заражённых клубней и корней. Однако при применении устойчивых сортов на высоком инвазионном фоне (30 и более цист на 100 см³ почвы) в результате массового внедрения инвазионных личинок в корни происходит снижение урожая устойчивого сорта; потери могут достигать 25%. Существует также вероятность появления более агрессивных патотипов.

Недавние исследования с помощью компьютерных экспериментов на основе модели прогнозирования плотности популяции ЗКН в почве после выращивания устойчивых к глободерозу сортов картофеля в 10-польном севообороте показали, что при выращивании этих сортов потребуется 8–9 лет для полного уничтожения популяции нематоды в почве при благоприятных или средних многолетних условиях выращивания картофеля и других культур [Shesteperv et al., 2021]. Это означает, что при неблагоприятных условиях выращивания сельскохозяйственных культур и устойчивых к глободере сортов картофеля, личинки ЗКН остаются в почве более 10 лет.

В личных подсобных хозяйствах на небольших площадях, где нет возможности использовать многолетние севообороты для существенного подавления численности картофельной нематоды можно применить однолетний «укрытый» пар. Эффективность метода зависит и от типа почвы: на суглинистых и среднесуглинистых почвах она выше (может достигать 95–97%), чем на песчаных и супесчаных, где она не превышает 85–90%. Если устойчивый сорт высаживается и на третий год, то численность нематод снижается до хозяйственно неощутимого уровня.

Наш анализ показал, что размещение и площадь пригодных для растения-хозяина и *G. rostochiensis* различаются для разных моделей и SSPx-у сценариев, что указывает на рост неопределённости характера и скорости распространения вида *G. rostochiensis* при изменении климата. С другой стороны,

это означает, что для понимания процессов инвазии вида и для выявления наиболее чувствительных регионов вторжения нельзя ограничиваться единичными моделями и сценариями глобального изменения климата. Различия между разными сценариями SSPx-у в основном связаны с изменениями концентраций парниковых газов, особенно с влиянием концентрации CO₂ на температуру [Riahi et al., 2017]. Реализация сценария SSP1-2.6 или в худшем случае SSP2-4.5 максимально замедлит экспансии *G. rostochiensis* (рис. 8–10). С другой стороны, рост высокого потребления ископаемого топлива (SSP3.70, SSP5-8.5) приведёт к очевидной экспансии *G. rostochiensis* к 2100 г. на северо-запад при широкомасштабном выращивании картофеля в личных подсобных хозяйствах на небольших площадях при отсутствии севооборота, смены сортов картофеля и не соблюдении основных технологий возделывания и меры борьбы, представленной выше.

Заключение

С момента первого обнаружения на территории России *G. rostochiensis* площадь её распространения возросла более чем в 2000 раз с 1949 по состоянию на 2020 г. Вид хорошо адаптировался и, не смотря на карантинные мероприятия по предотвращению распространения, локализации и ликвидации очагов золотистой картофельной нематоды, ареал её продолжит расширяться и продвигаться в северо-восточном направлении. По результатам полевого мониторинга и лабораторной диагностики выяснилось, что площадь участков, заселённых данным видом паразита, растёт, а степень заражённости отдельных районов не снижается в условиях текущего климата. Причём скорость расширения ареала в значительной степени зависит от сценария изменения климата. Поэтому способом контроля продолжают оставаться химические средства защиты – в нашей стране Видат 5Г™ (50 г/кг оксамилла). Основной мерой по ограничению численности и распространению паразита наряду с карантинными мероприятиями является возделывание сортов картофеля с устойчивостью к ЗКН – экологически наи-

более безопасный и экономически выгодный способ предотвращения эпифитотий. Для практической селекции устойчивых сортов необходимы сведения о патотипном составе возбудителей, эффективных методах определения устойчивости, генетическом разнообразии устойчивости картофеля к этим патогенам. Успешный результат для предотвращения и массового распространения картофельной нематоды *G. rostochiensis* в условиях глобального изменения климата может быть достигнут в случае строгого выполнения разработанной системы мероприятий, которая включает комплекс карантинных мер, возделывание устойчивых сортов, агротехнические приёмы, биологические методы борьбы. Регулярный мониторинг полей даст возможность, в случае инвазии, быстро выявить и локализовать очаг, а также будет препятствовать дальнейшему распространению вида *G. rostochiensis* и позволит сократить площади заражённых земель.

Благодарности

Авторы благодарны ESRI (США) за предоставление бесплатной лицензионной версии Arc GIS Desktop Pro 10.6.1 (Esri Sales Order number 3128913; Esri Delivery number 81833751, User custome rnumber 535452).

Финансирование работы

Анализ литературных источников и написание статьи выполнены в рамках государственного задания ИПЭЭ РАН темы № FFER-2021-0010, АААА-А18-118042490055-7, АААА-А18-118042490057-1. Статистический анализ, интерпретация полученных результатов, подготовка рисунков и основы статьи выполнены в рамках проекта Российского научного фонда (РНФ) № 21-14-00123.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Антонова О.Ю., Швачко Н.А., Новикова Л.Ю., Шувалов О.Ю., Костина Л.И., Клименко Н.С., Шувалова А.Р., Гавриленко Т.А. Генетическое разнообразие сортов картофеля российской селекции и стран ближнего зарубежья по данным полиморфизма SSR-локусов и маркеров R-генов устойчивости // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20. № 5. С. 596–606.
- Бирюкова В.А., Шмыгля И.В., Абросимова С.Б., Запекина Т.И., Мелешин А.А., Митюшкин А.В., Мананков В.В. Поиск источников генов устойчивости к патогенам среди образцов селекционно-генетических коллекций ВНИИКС с использованием молекулярных маркеров // Защита картофеля. 2015. № 1. С. 3–7.
- Бирюкова В.А., Журавлёв А.А., Абросимова С.Б., Костина Л.И., Хромова Л.М., Шмыгля И.В., Морозова Н.Н., Кирсанова С.Н. Использование молекулярных маркеров генов H1 и Gro1 устойчивости к *Globodera rostochiensis* // Докл. РАСХН. 2008. С. 22–26.
- Бутенко К.О. Бобовые и крестоцветные культуры помогают бороться с нематодой // Картофель и овощи. 2003. № 4. С. 17.
- Бутенко К.О., Синайко И.С. Опыт применения системы мероприятий в борьбе с золотистой картофельной нематодой на заражённом поле в МУП «Талашкино» Смоленской области // Матер. докл. науч.-практич. конф. «Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями». М., 2002. Вып. 3. С. 102–105.
- Буторина Н.Н., Зиновьева С.В., Чижов В.Н., Приданников М.В., Субботин С.А., Рысс А.Ю., Хусаинов Р.В. Паразитические нематоды России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 381 с.
- Вавилов П.П., Гриценко В.В., Кузнецов В.С., Третьяков Н.Н., Шатилов И.С. Растениеводство. 5-е изд. / Ред. П.П. Вавилов. М.: Агропромиздат, 1986. 512 с.
- Васютин А.С., Тряхов А.Н. Распространённость золотистой картофельной нематоды в России // Проблемы нематологии. Тез. докл. межд. симп. по круглым червям. СПб., 1999. Т. 280. С. 92.
- Глобальные климатические модели (Электронный ресурс) // (https://www.worldclim.org/data/cmip6/cmip6_clim2.5m.html). Проверено 14.08.2020.
- Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешённых к применению на территории Российской Федерации / Министерство сельского хозяйства Российской Федерации М.: Минсельхоз России, 2019. 878 с.
- Займль-Бухингер В.В., Матвеева Е.М. Экспрессия и функциональная характеристика генов у картофельной цистообразующей нематоды *Globodera rostochiensis* Woll. на различных этапах жизненного цикла // Известия РАН. Серия Биологическая. 2019. № 3. С. 236–245. doi: 10.1134/S0002332919030147
- Зиновьева С.В., Петросян В.Г. *Globodera rostochiensis* – Золотистая картофельная нематода // В кн.: Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Отв. ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. С. 251–259.
- Инструкция по выявлению золотистой и бледной картофельных нематод и мерам борьбы с ними / Гос. агропром. ком. СССР. М.: Агропромиздат, 1988.
- Кирьянова Е.С., Кралль Э.Л. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. Л.: Наука, 1971. Т. 2. 522 с.
- Костина Л.И., Жолудева З.П. Сорты картофеля, устойчивые к картофельной нематоды *G. rostochiensis* W. // Бюллетень ВИР. Л., 1980. Вып. 105. С. 16–20.
- Лорх А.Г. Динамика накопления урожая картофеля. М.: Сельхозгиз, 1948. 192 с.
- Матвеева Е.М. Диагностика цистообразующих нематод рода (Nematoda: Tylenchida) // Паразитические нематоды растений и насекомых. М.: Наука, 2004. 320 с.
- Матвеева Е.М., Сущук А.А., Калинкина Д.С., Займль-Бухингер В.В. Методические основы изучения фитопаразитических нематод: Учебно-методическое пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. 61 с.
- Мироненко Н.В., Гавриленко Т.А., Хютти А.В., Афанасенко О.С. Потенциально опасные для отечественного картофелеводства карантинные виды и патотипы нематод: изменчивость популяций и генетика устойчивости картофеля // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020. Т. 24 (7). С. 705–721. doi 10.18699/VJ20.665
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Отв. ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с
- Справочник по карантинному фитосанитарному состоянию Российской Федерации на 1 января 2020 г. М.: МСХ РФ, Госинспекция по карантину растений РФ, ВНИИ карантина растений, 2020. 102 с.
- Федеральная служба государственной статистики (Электронный ресурс) // (<https://rosstat.gov.ru/>). Проверено 14.08.2022.
- Хютти А.В., Антонова О.Ю., Мироненко Н.В., Гавриленко Т.А., Афанасенко О.С. Устойчивость картофеля к карантинным болезням // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 1 (1). С. 51–61. doi 10.18699/VJ17.22
- Шестеперов А.А. Картирование эпифитотических очагов глободероза картофеля // Защита и карантин растений. 2002. № 7. С. 38–40.
- Шестеперов А.А. Эпифитотиология нематодных болезней растений / Ред. М.В. Арисов, Е.Н. Индюхова. М.: Наука, 2021. 446 с.
- Шестеперов А.А., Лукьянова Е.А. Принципы и методы моделирования прогноза развития глободероза картофеля от агрометеорологических условий // Российский паразитологический журнал. 2018. Т. 12. № 2. С. 95–103. <https://doi.org/10.31016/1998-8435-2018-12-2-95-103>
- Шестеперов А.А., Савотиков Ю.Ф. Карантинные фитогельминтозы. М.: Колос, 1995. 447 с.
- Allsopp P.G. Sequential sampling plans for nematodes affecting sugar cane in Queensland, Australia // J. Agric. Sci. 1990. Vol. 41. P. 351–358.
- Asano K., Kobayashi A., Tsuda S., Nishinaka M., Tamiya S. DNA marker-assisted evaluation of potato genotypes for

- potential resistance to potato cyst nematode pathotypes not yet invading in potato cyst nematode pathotypes not yet invading into Japan // *Breed. Sci.* 2012. Vol. 62. P. 142–150. doi:10.1270/jsbbs.62.14
- Bairwa A., Venkatasalam E.P., Sudh R., Umamaheswari R., Singh B.P. Techniques for characterization and eradication of potato cyst nematode: a review // *J. Parasit. Dis.* 2017. Vol. 41. P. 607–620. doi 10.1007/s12639-016-0873-3
- Barone A., Ritter E., Schachtschabel U., Debener T., Salamini F., Gebhardt C. Localization by restriction fragment length polymorphism mapping in potato of a major dominant gene conferring resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* // *Mol. Gen. Genet.* 1990. Vol. 224 (2). P. 177–182. doi 10.1007/BF00271550
- Beniers J.E., Been T.H., Mendes O., Van Gent Pelze M.P.E., Van der Lee T.A.J. Quantification of viable eggs of the potato cyst nematodes (*Globodera* spp.) using either trehalose or -specific Real-Time PCR *Nematology*. 2014. Vol 16. P. 1219–1232. <https://doi.org/10.3725/jjn.49.19>
- Boucher O., Servonnat J., Albright A.L., Aumont O., Balkanski Y., Bastrikov V., et al. Presentation and evaluation of the IPSL-CM6A-LR climate model // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2020. Vol. 12 (7). e2019MS002010. <https://doi.org/10.1029/2019MS002010>
- Bulman S.R., Marshall J.W. Differentiation of Australasian potato cyst nematode (PCN) populations using the polymerase chain reaction (PCR) // *New Zealand J. Crop and Horticultural Science*. 1997. Vol. 25. P. 123–129. <https://doi.org/10.1080/01140671.1997.9513998>
- CABI (Centre for Agricultural Bioscience International). Datasheets: *Globodera rostochiensis*. Crop Protection Compendium. Last modified 16 January 2019 // (<http://www.cabi.org/cpc/>) Accessed 22 January 2019. CAB International 2019. Wallingford, UK.
- Castelli L., Ramsay G., Bryan G., Neilson S.J., and Phillips M.S. New sources of resistance to the potato cyst nematodes *Globodera pallida* and *G. rostochiensis* in the Commonwealth Potato Collection // *Euphytica*. 2003. Vol. 129. No. 3. P. 377–386. doi:10.1023/A:102226411109
- Christoforou M., Orford M., Tsaltas D. Molecular diagnostic tools for nematodes chapter from the book *nematology – concepts, diagnosis and control* // Published by INTECH. 2017. P. 37–50 // Available at: (<http://www.intechopen.com/books/nematology-conceptsdiagnosis-and-control>).
- De Martonne E. *Traité de Géographie Physique*. 11. Paris: Colin, 1925. 496 p.
- Döscher R., Acosta M., Alessandri A., Anthoni P., Arneth A., Arsouze T., Bergmann T., Bernadello R., Boussetta S., Caron L.-P., Carver G., Castrillo M. et al. The EC-Earth3 Earth Stem Model for the Climate Model Intercomparison Project 6 // *Geosci. Model Dev. Discuss.* [preprint], <https://doi.org/10.5194/gmd-2020-446>, in review, 2021
- EPPO. PM 7/129 (1) DNA barcoding as an identification tool for a number of regulated pests // *EPPO Bulletin*. 2016. Vol. 46. P. 501–537.
- EPPO A1 and A2 Lists of pests recommended for regulation as quarantine pests pm 1/2(30) 2021. Paris, France // (<https://www.eppo.int>). Проверено 10.08.2022.
- ESRI (Environmental Systems Research Institute) (2017): ArcGIS Desktop 10.4.1 – ESRI, Redlands, California.
- Evans K., Franco J., De Scurrah M.M. Distribution of species of potato cyst-nematodes in South America // *Nematologica*. 1975. Vol. 21. P. 365–369.
- Evans K., Rowe J.A., Distribution and economic importance // *The Cyst Nematodes* / Ed. S.B. Sharma. London: Chapman & Hall, 1998. P. 1–30.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility) (Электронный ресурс) // (gbif.org). Проверено 14.08.2022.
- Gebhardt C. Bridging the gap between genome analysis and precision breeding in potato // *Trends in Genetics*. 2013. Vol. 9 (4). P. 248–256. doi 10.1016/j.tig.2012.11.006
- Gebhardt C., Bellin A., Henselewski A., Lehmann W., Schwarzfischer A., Valkonen J. Marker-assisted combination of major genes for pathogen resistance in potato // *Theor. Appl. Genet.* 2006. Vol. 112. P. 1458–1464. DOI 10.1007/s00122-006-0248-8
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. *Habitat suitability and distribution models*. Cambridge University Press, 2017. 496 p. <https://doi.org/doi.org/10.1017/9781139028271>
- Hajima T., Watanabe M., Yamamoto A., Tatebe H., Noguchi M.A., Abe M., Ohgaito R., Ito A., Yamazaki D., Okajima H., Ito A., Takata K., Ogochi K., Watanabe S., and Kawamiya M. Development of the MIROC-ES2L Earth system model and the evaluation of biogeochemical processes and feedbacks // *Geosci. Model Dev.* 2020. 13. 2197–2244. <https://doi.org/10.5194/gmd-13-2197-2020>
- Handoo Z.A., Subbotin S.A., Taxonomy, Identification and Principal Species // *Cyst Nematodes* / Perry R.N., Moens M., Jones J.T. (eds). CAB INTERNATIONAL, England, 2018. P. 365–398.
- Hirzel A.H., Lay G.L., Helfer V., Randin C., Guisan, Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences // *Ecological Modelling*. 2006. Vol. 199. P. 142–152. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLMOD-EL.2006.05.017>
- Hockland S., Niere B., Grenier E., Blok V., Phillips M., Den Nijs L., Anthoine G., Pickup G. and Viaene N. An evaluation of the implications of virulence in non-European populations of *Globodera pallida* and *G. rostochiensis* for potato cultivation in Europe // *Nematology*. 2012. Vol. 4. P. 1–13.
- IPCC. Sixth Assessment Report of the IPCC Working Group I. 2021 // (<https://www.ipcc.ch/assessment-report/ar6/>). Проверено 14.08.2022.
- Jaubert-Possamai S., Nouredine Y., Favery B. MicroRNAs New Players in the Plant – Nematode Interaction // *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. 1180. doi: 10.3389/fpls.2019.01180
- Kawai H., Yukimoto S., Koshiro T., Oshima N., Tanaka T., Yoshimura H. and Nagasawa R. Significant improvement of cloud representation in the global climate model MRI-ESM2 // *Geosci. Model Dev.* 2019. Vol. 12. P. 2875–2897. <https://doi.org/10.5194/gmd-12-2875-2019>
- Kelley M., Schmidt G.A., Nazarenko L.S., Bauer S.E., Ruedy R., Russell G.L., et al. GISS-E2.1, Configurations and climatology // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2020. Vol. 12. e2019MS002025. <https://doi.org/10.1029/2019MS002025>

- Kort J., Ross H., Rumpfenhorst H.J., Stone A.R. An International Scheme for Identifying and Classifying Pathotypes of Potato Cyst-Nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallid* // *Nematologica*. 1977. Vol. 3 (3). P. 333–339. doi: 10.1163/187529277X00057
- Kubich A. Pytanie matwiku ziemniaczanum w Hollandui // *Ochrona Roslin*. 1963. Vol. 4. P. 11–13.
- Kud J., Wang W., Gross R., Fan Y., Huang L., et al. The potato cyst nematode effector RHA1B is a ubiquitin ligase and uses two distinct mechanisms to suppress plant immune signaling // *PLOS Pathog*. 2019. Vol. 15. 1007720.
- Lilley C.J., Atkinson H.J., Urwin P.E. Molecular aspects of cyst nematodes // *Mol. Plant Pathol*. 2005. Vol. 6. No. 6. P. 577–588.
- Limantseva L., Mironenko N., Shuvalov O., Antonova O., Khiutti A., Novikova L., Afanasenko O., Spooner D., Gavrilenko T. Characterization of resistance to *Globodera rostochiensis* pathotype Ro1 in cultivated and wild potato species accessions from the Vavilov Institute of Plant Industry // *Plant Breeding*. 2014. Vol. 133 (5). P. 660–665.
- Michibata T., Suzuki K., Sekiguchi M. & Takemura T. Prognostic precipitation in the MIROC6-SPRINTARS GCM: Description and evaluation against satellite observations // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2019. Vol. 11. P. 839–860. https://doi.org/10.1029/2018MS001596
- Milczarek D., Flis B., Przetakiewicz A. Suitability of molecular markers for selection of potatoes resistant to *Globodera* spp. // *Am. J. Potato Res*. 2011. Vol. 88. P. 245–255. doi 10.1007/s12230-011-91
- Milczarek D., Przetakiewicz A., Kaminski P., Flis B. Early selection of potato clones with the H1 resistance gene – the relation of nematode resistance to quality characteristics // *Czech J. Genet. Plant Breeding*. 2014. Vol. 50 (4). P. 278–284.
- Nikitin M.M., Statsyuk N.V., Frantsuzov P.A., Pridannikov M.V., Golikov A.G. Rapid and simple detection of two potato cyst nematode species by real-time multiplex PCR using preserved microarray-based test systems // *Russian Journal of Nematology*. 2017. Vol. 25 (1). P. 51–60.
- Núñez M.A., Medley K.A. Pine invasions: climate predicts invasion success; something else predicts failure // *Diversity and Distributions*. 2011. Vol. 17. P. 703–713. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00772.x
- OEPP/EPPO. PM 7/40 (4) *Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida* // *OEPP/EPPO Bulletin*. 2017. Vol. 47 (2). P. 174–197.
- Plantard O., Picard D., Valette S., Scurrah M., Grenier E., Mugniery D. Origin and genetic diversity of western European populations of the potato cyst nematode *Globodera pallida* inferred from mitochondrial sequences and microsatellite loci // *Molecular Ecology*. 2008. Vol. 17. P. 2208–2218. DOI 10.1111/j.1365-294X.2008.03718.x
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Nazarenko E., Omelchenko A., Danielyan F., Arakelyan M. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modeling // *Salamandra*. 2019. 55(3). P. 173–190.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Omelchenko A., Varshavskiy A., Danielyan F., Arakelyan M. Species Distribution Models and Niche Partitioning among Unisexual *Darevskia dahlia* and Its Parental Bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) Rock Lizards in the Caucasus // *Mathematics*. 2020. 8 (8). 1329. https://doi.org/10.3390/math8081329
- Price J.A., Coyne D., Blok V.C., Jones J.T. Potato cyst nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallid* // *Mol Plant Pathol*. 2021. Vol. 22 (5). P. 495–507. https://doi: 10.1111/mpp.13047
- Ramakrishnan A.P., Ritland C.E., Blas Sevillano R.H., Riesenman A. Review of potato molecular markers to enhance trait selection // *Am. J. Potato Res*. 2015. Vol. 92 (4). P. 455–472. DOI 10.1007/s12230-015-9455-7
- Riahi K., van Vuuren D.P., Kriegler E., Edmonds J., O'Neill B.C., Fujimori S., Bauer N., Calvin K., et al. The Shared Socioeconomic Pathways and Their Energy, Land Use, and Greenhouse Gas Emissions Implications: An Overview // *Global Environ. Change*. 2017. Vol. 42. P. 153–168. https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2016.05.009
- Rice S.L., Leadbeater B.S.C., Stone A.R. Changes in cell structure in roots of resistant potatoes parasitized by potato cyst-nematodes. I. Potatoes with resistance gene H1 derived from *Solanum tuberosum* ssp. // *Andigena, Physiol. Plant Pathol*. 1985. Vol. 27 (2). P. 219–234. doi 10.1016/0048-4059(85)90069-4.
- Ross H. Potato Breeding / Ross, Problems and perspectives. Verlag Paul Parey, Berlin and Hamburg, 1986. 240 S.
- Saint-Martin D., Geoffroy O., Voldoire A., Cattiaux J., Brient F., Chauvin F., et al. Tracking changes in climate sensitivity in CNRM climate models. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2021. Vol. 13. e2020MS002190. https://doi.org/10.1029/2020MS002190
- Sato K., Kadota Y., Shirasu K. Plant Immune Responses to Parasitic Nematodes // *Front. Plant Sci*. 2019. Vol. 10. P. 1165. doi: 10.3389/fpls.2019.01165
- Séférian R., Nabat P., Michou M., Saint-Martin D., Voldoire A., Colin J., et al. Evaluation of CNRM Earth-System model, CNRM-ESM2-1: role of Earth system processes in present-day and future climate // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2019. https://doi.org/10.1029/2019MS001791
- Shesteporov A.A., Shubaderov V.Ya., Vasileva T.A. Experiments on dialog models of prognosis of the population density of *Globodera rostochiensis* in soil at different types of crop rotation // *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 2021. 839. 032047. https://doi.org/10.1088/1755-1315/839/3/032047
- Siddique S., Coomer A., Baum T., Williamson V.M. Recognition and Response in Plant – Nematode Interactions // *Annu. Rev. Phytopathol*. 2022. Vol. 60. 7.1–7.20. https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-020620-102355
- Sirca S., Geric S.B., Strajnar P., Urek G. CR-RFLP diagnostic method for identifying *Globodera* species in Slovenia // *Phytopathologia Mediterranea*. 2010. Vol. 49. P. 361–369.
- Spears J.F. The golden nematode Handbook. Survey, Laboratory, Control, and Quarantine Procedures // *Agriculture Handbook*. 1968. Vol. 353. P. 81.

- Stehfest E., van Vuuren D.P., Kram T., Bouwman L., Alkemade R., Bakkenes M., Biemans H., Bouwman A., den Elzen M., Janse P., van Minnen J., Muller C., Prins A. IMAGE by IMAGE 3.0. Netherlands Environmental Assessment Agency. The Hague, The Netherlands. 2014.
- Subbotin S.A., Mumdo-Ocampo M., Baldwin J.G. Systematics of cyst nematodes (Nematoda: Heteroderinae). Leiden: Koninklijke Brill W.V., 2010. Vol. 8A. 351 p.
- Subbotin S.A., Franco J., Knoetze R., Roubtsova T.V., Bostock R.M., Cid Del Prado Vera I. DNA barcoding, phylogeny and phylogeography of the cyst nematode species from the genus *Globodera* (Tylenchida: Heteroderidae) // *Nematology*. 2020. Vol. 22. P. 269–297.
- Sun C., Zuo J., Shi X., Liu X., Liu H. Diverse Inter-Annual Variations of Winter Siberian High and Link With Eurasian Snow in Observation and BCC-CSM2-MR Coupled Model Simulation. *Front. // Earth Sci.* 2021. 9:761311. doi: 10.3389/feart.2021.761311.
- Swart N.C., Cole J.N.S., Kharin V.V., Lazare M., Scinocca J.F., Gillett N.P., Anstey J., Arora V., Christian J.R., Hanna S., Jiao Y., Lee W.G., Majaess F., Saenko O.A., Seiler C., Seinen C., Shao A., Sigmond M., Solheim L., von Salzen K., Yang D. and Winter B. The Canadian Earth System Model version 5 (CanESM5.0.3) // *Geosci. Model Dev.* 2019. Vol. 12 (11). P. 4823–4873. <https://doi.org/10.5194/gmd-12-4823-2019>
- Taylor L. R. Aggregation, variance and the mean // *Nature*. 1961. Vol. 189. P. 732–735.
- Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Ara_ujo M.B. BIO-MOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions // *Ecography*. 2009. Vol. 32. P. 369–373.
- Timmermans B.G.H., Vos J., Stomph T.J., Van Nieuwburg J., Van der Putten P.E.L. Growth duration and root length density of *Solanum sisymbriifolium* (Lam.) as determinants of hatching of *Globodera pallida* (Stone) // *Ann. Appl. Biol.* 2006. Vol. 148. P. 213–222.
- Toxopeus H.J., Huijsman C.A. Breeding for resistance to potato root eelworm. I. Preliminary data concerning the inheritance and the nature of resistance // *Euphytica*. 1953. Vol. 2 (3). P. 80–186. doi 10.1007/BF00053725
- Trudgill D.L., Phillips M.S., Alphey T.J.W. Integrated control of potato cyst nematode // *Outlook on Agriculture*. 1987. Vol. 16 (4). P. 167–178.
- Václavík T., Kupfe J.A., Meentemeyer R.K. Accounting for multi-scale spatial autocorrelation improves performance of invasive species distribution modeling (iSDM) // *Journal of Biogeography*. 2012. Vol. 39. P. 42–55. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02589.x>
- Voldoire A., Saint-Martin D., Sénési S., Decharme B., Alias A., Chevallier M., et al. Evaluation of CMIP6 DECK experiments with CNRM-CM6-1 // *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*. 2019. 11. 2177–2213. <https://doi.org/10.1029/2019MS001683>.
- Volodin E.M., Mortikov E.V., Kostykin S.V., Galin V.Y., Lykossov V.N., Gritsun A.S., Diansky N.A., Gusev A.V., Iakovlev N.G., Shestakova A.A., Emelina S.V. Simulation of the modern climate using the INM-CM48 climate model // *Russian J. Numerical Analysis and Mathematical Modelling*. 2018. Vol. 33 (6). P. 367–374. <https://doi.org/10.1515/mam-2018-0032>.
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models // *Ecography*. 2010. 33: 607–611, doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x
- Wollenweber H.W. Krankheiten und Berschadigungen der Kartoffel // *Arb. Forschungsinst. Kärtoffelbau*. 1923. Vol. 7. S. 52.
- Zheng Q., Putker V., Goverse A. Molecular and Cellular Mechanisms Involved in Host-Specific Resistance to Cyst Nematodes in Crops // *Front. Plant Sci.* 2021. Vol. 12. 641582. doi: 10.3389/fpls.2021.641582.
- Zinovieva S.V. Co-adaptation mechanisms in plant-nematode systems // *Parazitologiya*. 2014. Vol. 48 (2). P. 110–130.

RANGE DYNAMICS OF POTATO CYST NEMATODE *GLOBODERA ROSTOCHIENSIS* (WOLLENWEBER, 1923) (NEMATODA, HETERODERIDAE) UNDER CONDITIONS OF GLOBAL CLIMATE CHANGE IN RUSSIA

© 2022 Pridannikov M.V.^{a, b}, Zinovieva S.V.^{a, *}, Khudyakova E.A.^c, Limantseva L.A.^a, Osipov F.A.^a, Dergunova N.N.^a, Petrosyan V.G.^a

^a A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071, Russia;

^b K.A. Timiryazev Russian State Agrarian University, Moscow, 127550, Russia;

^c All-Russian Plant Quarantine Center, Ramenskoye, Bykovo, Moscow Region, 140150, Russia

e-mail: *petrosyan@sevin.ru

Globodera rostochiensis is one of the 100 most dangerous invasive species in Russia, causing significant damage to agriculture. In Russia, this nematode was first founded in Kaliningrad Region in 1949. In this study, we used ensemble modeling (ESDM) methods to predict the potential distribution of *G. rostochiensis* in Russia and found that with changes in global climate and land use in the future, there would be a tendency to expand the range in two directions - from the south to the north and from the west to the east. The history of the distribution of the species on the territory of Russia, the current and potential ranges of the species from 2020 to 2100 with a step of 20 years in the implementation of various models and scenarios of climate change and land use are presented. Information on native range, features of biology, signs of host plant damage and injuriousness of *G. rostochiensis*, methods of pathotypes identification, invasion vectors, and control measures are shown. The predicted ranges of the species are important for the development of measures to minimize future invasion of *G. rostochiensis* and their negative consequences.

Keywords: *Globodera rostochiensis*, climate change, invasive species, land use change, species distribution models, ISDM, ESDM.