

ПОТЕНЦИАЛ РАСПРОСТРАНЕНИЯ КОРИЧНЕВОГО МРАМОРНОГО КЛОПА *HALYOMORPHA HALYS* (HETEROPTERA: PENTATOMIDAE) В ЕВРОПЕ, ОПРЕДЕЛЁННЫЙ НА ОСНОВЕ СРАВНИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗА ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ГРАНИЦ ЕГО АРЕАЛА

© 2023 Афонин А.Н.^а, *, Мусолин Д.Л.^б, **

^а ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова»,
Санкт-Петербург, 194021, Россия

^б European and Mediterranean Plant Protection Organization, Paris, 75011, France
e-mail: *afonin-biogis@yandex.ru; **musolin@gmail.com

Поступила в редакцию 25.05.2023. После доработки 03.10.2023. Принята к публикации 25.10.2023

Halyomorpha halys – вредоносный инвазионный вид полужесткокрылых насекомых. На основе данных о находках *H. halys* в естественном (Восточная Азия) и инвазионном (Северная Америка и Европа) ареалах и сопоставления их с картами факторов среды выявлены эколого-географические границы распространения вида и уточнены пределы его экологической толерантности по отношению к основным лимитирующим распространение этого вида факторам среды. Более длительная история инвазии в Северной Америке, особенности пространственного распределения факторов среды и местоположения первоначального проникновения позволили виду полнее освоить свою потенциальную экологическую нишу на Североамериканском континенте по сравнению с Европой. Сравнительный эколого-географический анализ современного распространения *H. halys* в Северной Америке позволил оценить ближайшие перспективы распространения вида в Европе. Продвижение инвайдера в Европе в условиях современного климата может происходить в восточном направлении – по территории Украины, на юг Беларуси и на юго-западе Российской Федерации. Границы этого продвижения будут связаны прежде всего со способностью *H. halys* адаптироваться к неблагоприятным зимним и аридным условиям. В пределах крупных городов, являющихся островами тепла, не исключена возможность образования самоподдерживающихся популяций *H. halys* вплоть до 55° с. ш. При этом значительные территории в Восточной Европе характеризуются пессимальными для *H. halys* значениями одновременно по совокупности нескольких факторов среды. Это может сдерживать дальнейшее распространение вида в Европе, затруднить натурализацию и снизить встречаемость *H. halys* в обозначенных регионах.

Ключевые слова: *Halyomorpha halys*, ареал, биологическая инвазия, моделирование экологической ниши, пределы толерантности, эколого-географический анализ, экологическая ниша, эколого-географические границы.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-16-33

Введение

Коричневый мраморный клоп *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) – вредоносный вид полужесткокрылых насекомых семейства щитников (Heteroptera: Pentatomidae). В настоящее время он распространен в трёх анклавах Северного полушария: восточноазиатском, европейском и североамериканском [Lee, 2015; Hamilton et al., 2018; Musolin et al., 2022].

Центр происхождения вида – Восточная Азия [Hamilton et al., 2018]. Вид очень мобилен благодаря своей исключительной способности проникать в средства транспорта и гру-

зы, предназначенные для транспортировки, а также ярко выраженным лётным качествам имаго [Lee, Leskey, 2015; Wiman et al., 2015; Hamilton et al., 2018]. В Северной Америке *H. halys* впервые отмечен в 1996 г. [Hoebeke, Carter, 2003], в Европе – позднее, в 2004 г. [Arnold, 2009; хронологию см.: Musolin et al., 2022].

На распространение *H. halys* влияют как естественные, так и антропогенные факторы. Основные факторы среды, лимитирующие распространение *H. halys*, – это недостаточ-

ная теплообеспеченность, препятствующая прохождению полного цикла развития насекомого в течение одного вегетационного сезона [Nielsen et al., 2008; Lee et al., 2013; Musolin et al., 2019], неблагоприятные условия зимовки (в первую очередь – низкие зимние температуры, приводящие к гибели имаго от вымерзания или холодового шока) [Cira et al., 2016], и недостаточная для существования клопа и его кормовой базы влагообеспеченность. Также быстрой и успешной натурализации *H. halys* вне его естественного ареала нередко препятствует несоответствие врожденной фотопериодической реакции и особенностей динамики длины дня в регионах инвазии [Saulich, Musolin, 2018], поскольку сокращение длины дня в конце лета служит сигналом для формирования зимней имагинальной диапаузы у данного вида [Yanagi, Nagihara, 1980; Musolin et al., 2019]. Важной отличительной особенностью вида является способность зимовать в постройках, что смягчает условия зимовки [Hamilton et al., 2018] и способствует распространению этого в целом теплолюбивого вида и образованию его устойчивых популяций в населённых пунктах в зонах с низкими зимними температурами. В условиях аридных зон устойчивые популяции вида формируются на фрагментах городского орошаемого озеленения.

Пофакторный эколого-географический (далее – ЭГ) анализ и информация, получаемая с учётом ЭГ границ распространения вида, позволяют уточнять ключевые параметры ЭГ ниши вида, такие как экологические амплитуды и пределы толерантности, исследовать фундаментальные закономерности, например, оценить влияние комбинаций песимальности и оптимальности факторов среды на распространение и встречаемость вида [Nix, 1986; Booth et al., 2014; Афонин и др., 2021].

В европейский анклав вид попал сравнительно недавно и пока ещё не занял всю свою потенциальную ЭГ нишу. Поэтому сравнительный ЭГ анализ границ распространения *H. halys* и прогноз его потенциального распространения в Европе базируются на совокупности данных, полученных в разных частях как естественного, так и инвазионного

ареала, в которых вид наиболее полно занял свою ЭГ нишу.

Цели данного исследования: выявить ЭГ границы распространения *H. halys*, оценить пределы экологической толерантности этого вида к лимитирующим его распространение факторам среды и уточнить ЭГ потенциал и перспективы распространения *H. halys* в Европе.

Материалы и методы

Данные о распространении *H. halys* и отбор местонахождений вида для ЭГ анализа. На первом этапе эколого-географического анализа при выявлении ЭГ границ вида была использована информация об известных местонахождениях *H. halys* из базы данных (далее – БД) iNaturalist [iNaturalist..., 2022] и литературных источников [Zhu et al., 2012]. В первоначальном наборе присутствовало 32 408 точек с геоинформационной привязкой. Точки были прорежены по сетке с делением 0.2 градуса земной дуги. Такое прореживание уменьшает деформацию массива экстрагированных значений факторов среды, возникающую в городах, для которых характерно повышенное количество местонахождений, что может быть связано не с особой благоприятностью экологических условий, а с большим количеством корреспондентов, подающих сведения в базы данных. После генерализации осталось 4 723 точки, которые были использованы для предварительного ЭГ анализа с целью выявления ЭГ границ и пределов толерантности *H. halys*. Дальнейшую валидацию известных местонахождений и более прецизионный отбор точек для последующего уточняющего ЭГ анализа проводили на ключевых участках ЭГ границ после их выявления.

Экологические карты. Температурные карты составляли по материалам дистанционного зондирования Земли – по среднемесячным температурам поверхности (LST), измеренным спектрорадиометром Modis (Mod11C3) [Wan et al., 2015]. Нижним температурным порогом активного развития европейской популяции *H. halys* считали +13.3 °C [Musolin et al., 2019]. Карты суммы эффективных температур от этого порога ($CЭТ_{13.3} °C$)

готовили с использованием слоёв средних среднемесячных температур по методике Афонин и др. [Афонин, Милютин, Мусолин, в печати]. Слои средних среднемесячных температур поверхности рассчитывали как среднее дневных и ночных температур: $(LST_{day01} + LST_{night01})/2$. За показатель зимнего стресса выбрали средние минимальные (ночные) температуры января, усреднённые за период 2001–2020 гг. Усреднённый растр рассчитали на основе ежегодных среднемесячных январских слоёв ночных температур ($LST_{night01}$) также взятых из набора данных Modis (Mod11C3) [Wan et al., 2015].

В качестве показателя влагообеспеченности использовали индекс состояния растительного покрова – июльский слой NDVI (Mod13C2; усреднение за период 2001–2020 гг.) [Didan, 2015], который более детально, по сравнению с картами осадков, отражает влагообеспеченность в аридных зонах.

Для учёта влияния антропогенного фактора на распространение *H. halys* использовали глобальный слой урбанизированных территорий, составленный по показателю интенсивности ночного освещения территорий [Small et al., 2018; Small, CIESIN, 2022].

Все использованные глобальные растровые слои экологических карт были приведены к границам сцены, пространственному разрешению и проекции глобальных слоёв Modis (Mod11C3 и Mod13C2): разрешение 0.05 градуса земной дуги, проекция общегеографическая.

Фрагменты экологических карт представлены в графическом формате [EcoMaps_Nh, 2023].

Технология ЭГ анализа и моделирования ниши. ЭГ анализ проводили по базовой методике анализа и моделирования экологической ниши вида [Nix, 1986; Booth et al., 2014; модификация: Афонин, Соколова, 2018; Афонин и др., 2021].

ЭГ амплитуды и предварительные диапазоны экологической толерантности *H. halys* были определены по совокупности значений факторов среды, экстрагированных в 4 723 предварительно отобранных местонахождениях вида (см. Результаты, раздел «ЭГ анализ распространения вида»). Уточнение преде-

лов толерантности вида к каждому отдельному фактору среды проводили на ключевых фрагментах ЭГ границ распространения вида, определяемых соответствующим лимитирующим фактором среды. Ключевыми считали протяжённые равнинные фрагменты ЭГ границ, определяемые одним из факторов среды при условии экологической оптимальности или пригодности для вида на этих фрагментах остальных учитываемых факторов среды. Местонахождения *H. halys*, расположенные возле ключевых фрагментов ЭГ границ, валидировали путём визуального подтверждения видовой принадлежности особей и присутствия личинок вида по фотографиям в БД iNaturalist. Присутствие личинок на конкретной территории считали более доказательным подтверждением натурализации вида по сравнению с обнаружением исключительно имаго. Самое экстремальное значение фактора среды, экстрагированное из местонахождений *H. halys* вблизи ключевого фрагмента границы и валидированное, принимали за предел ЭГ толерантности вида к соответствующему лимитирующему фактору.

Встречаемость вида рассчитывали как отношение количества обнаружений *H. halys* в интервале значений экологического фактора к площади соответствующего интервала. Встречаемость вида максимальна в диапазоне оптимума и снижается в диапазонах пессимума. Значения встречаемости нормализовались: за единицу была принята встречаемость *H. halys* в интервале ЭГ оптимума; в градациях пессимума она варьирует в значениях от 0 до 1. При создании карты потенциальная встречаемость вида в градиенте фактора среды аппроксимировалась соответствующими математическими функциями. Полученные формулы были использованы для пересчёта значений факторов среды в показатели вероятности встречаемости. Карты вероятности встречаемости, рассчитанные в градиентах отдельных факторов среды, были объединены в итоговую растровую карту таким образом, что каждой ячейке итогового растра присваивалось значение вероятности встречаемости по тому фактору, который имел в рассматриваемой ячейке минимальное значение в сравнении с остальными ли-

митирующими факторами, что соответствует закону минимума Либиха [von Liebig, 1840]. Конкретный пример расчёта вероятности встречаемости представлен в разделе «Выявление границ ЭГ пессимумов и расчёт вероятности встречаемости *H. halys*».

При анализе и составлении карт использовали ПО Idrisi Selva 17 [Eastman, 2009].

Результаты

ЭГ анализ распространения вида. С учётом экстрагированных в местонахождениях вида значений факторов среды построены диаграммы количества местонахождений *H. halys* в градациях значений каждого экологического фактора. Диаграммы имеют характерные куполообразные формы (рис. 1) и, по сути, являются ЭГ амплитудами вида, аппроксимируя экологические амплитуды *H. halys* по отношению к определяющим распространение вида факторам среды. На этапе предварительного анализа за условные пределы ЭГ толерантности (условные ЭГ минимум и максимум) приняты 2- и 98-перцентильные значения в массивах всех экстрагированных значений (4 723 точек) по каждому рассматриваемому фактору (рис. 1, таблица).

Значения факторов среды экстрагированы с экологических карт в 4 723 местонахождениях вида (А). На оси абсцисс диаграмм (В) показаны градации значений факторов (верхняя панель – по теплообеспеченности, показатель СЭТ_{13,3} °С, интервалы 100 градусо-дней; средняя панель – по зимним температурам, показатель LSTnight01, интервалы: 1 °С; нижняя панель – по влагообеспеченности, показатель NDVI, интервалы: 0.02). На оси ординат – количество местонахождений вида в заданных градациях значений экологического фактора. Красными линиями показаны условные эко-

лого-географические минимумы (2-перцентильные) и максимумы (98-перцентильные).

Выявление ЭГ границ распространения *H. halys*. Изолинии, проведённые по 2- и 98-перцентильным значениям, были рассмотрены как предварительные ЭГ границы вида по каждому из факторов среды (рис. 2). Некоторые фрагменты границы распространения *H. halys* могут определяться одновременным воздействием нескольких лимитирующих факторов. На рис. 2 эти участки представлены перекрещивающимися лево-, праводиагональными и/или горизонтальными штриховками. Территория, выделяемая как экологически пригодная одновременно по всей совокупности лимитирующих факторов (отмечена зелёной заливкой), является по сути проекцией экологической ниши *H. halys* на реальное географическое пространство экологических факторов среды и представляет абрис потенциальной **эколого-географической ниши *H. halys***.

На карте (рис. 2) видно, что ЭГ границы распространения *H. halys* определяются на протяжённых фрагментах нередко только одним из факторов среды, находящимся в экологическом минимуме или максимуме и являющимся для данного фрагмента границы лимитирующим и определяющим её конфигурацию; остальные факторы при этом характеризуются экологически пригодными значениями. Такие протяжённые фрагменты могут служить ключевыми **участками ЭГ границ**, а значения соответствующего фактора, экстрагированные из расположенных вблизи них местонахождений, позволяют уточнить пределы экологической толерантности вида по рассматриваемому фактору.

Выбор ключевых участков ЭГ границ производим в ходе регионального анализа.

Таблица. Предварительные условные значения ЭГ минимумов и максимумов *Halyomorpha halys* (пределы ЭГ толерантности)

Параметр	Условный ЭГ минимум (2%)	Условный ЭГ максимум (98%)
Теплообеспеченность (СЭТ _{13,3} °С), градусо-дни	454	3 390
Среднемесячная январская ночная температура поверхности (LSTnight01), °С	-14.2	+10.9
Влагообеспеченность (индекс NDVI)	0.34	–

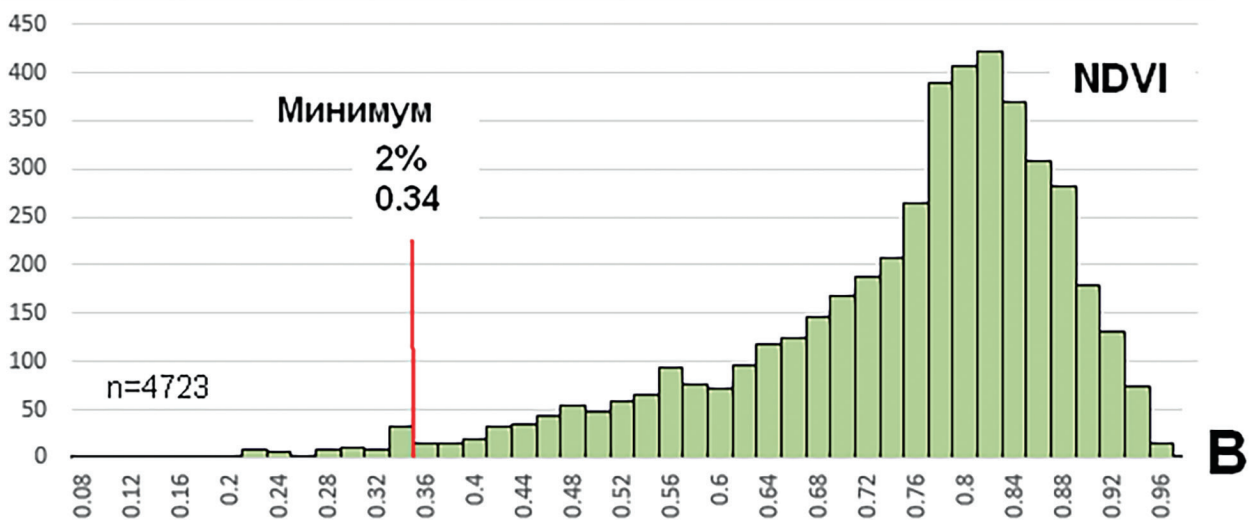
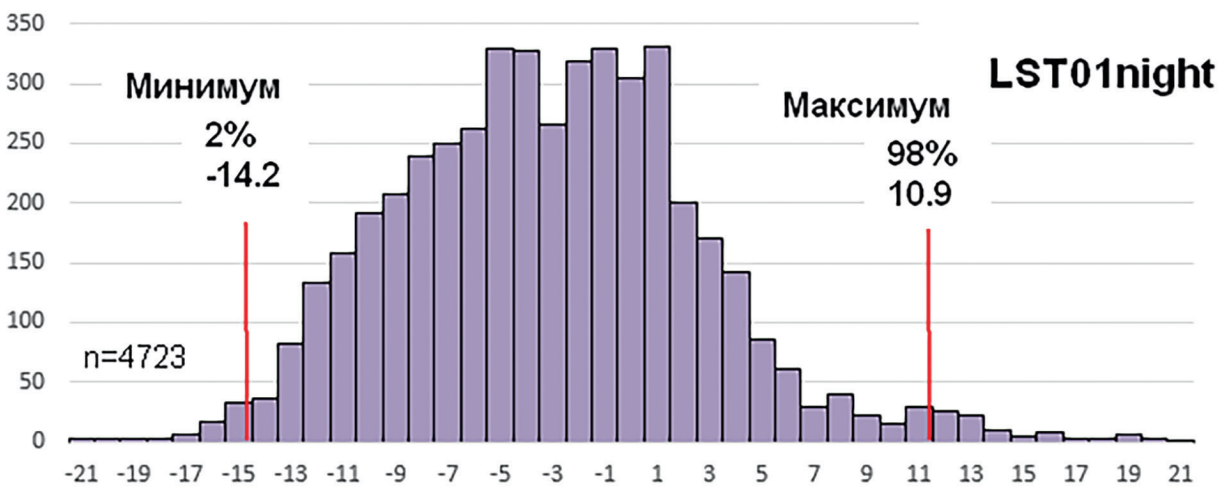
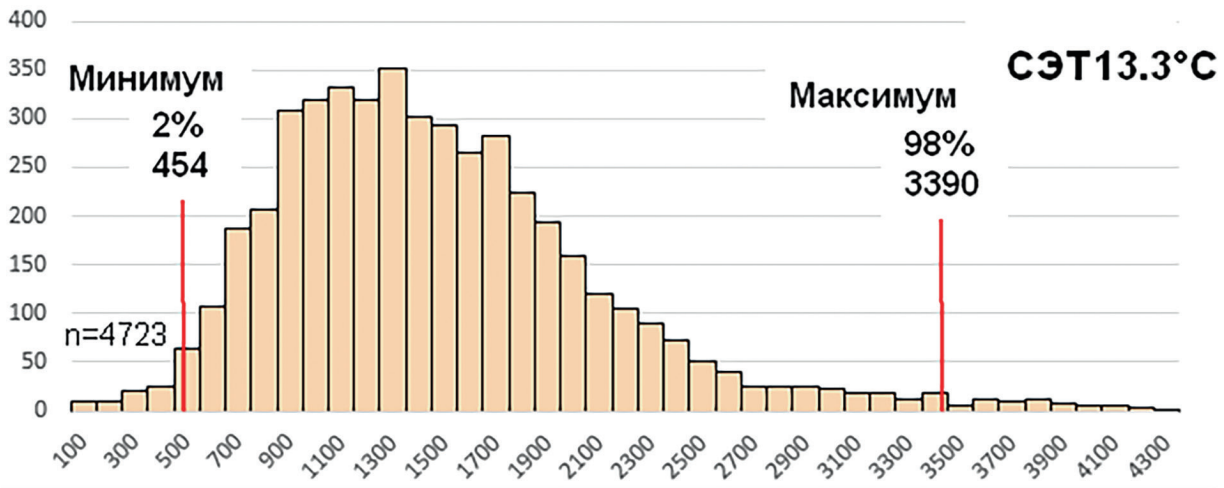
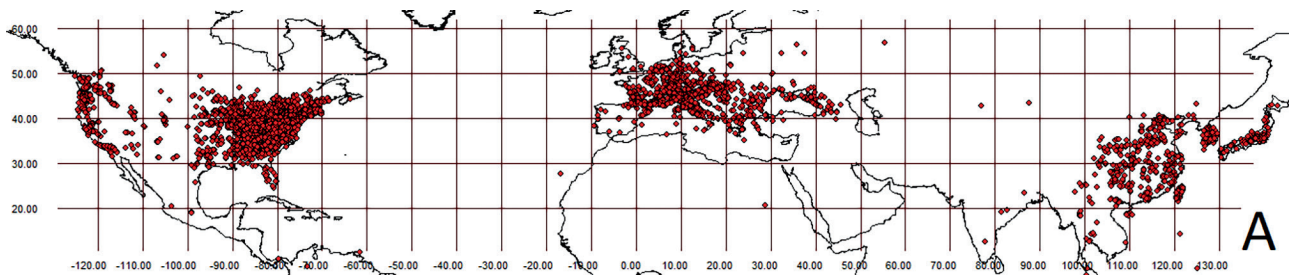


Рис. 1. Эколого-географические амплитуды *Haluomorpha halys* по факторам теплообеспеченности ($SET_{13.3}^{\circ C}$), зимних температур (LSTnight01) и влагообеспеченности (по показателю NDVI).

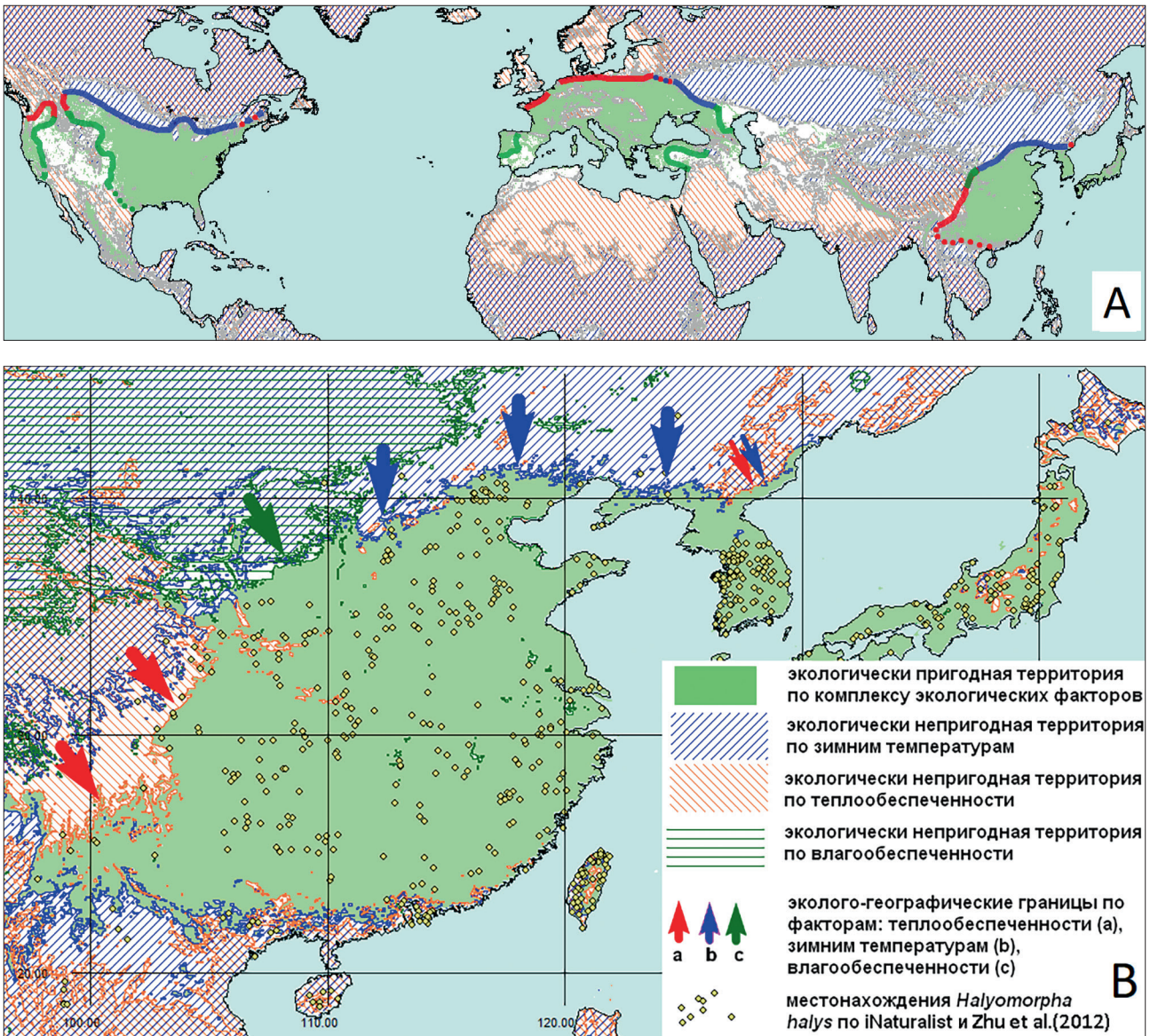


Рис. 2. Эколого-географические границы распространения *Halyomorpha halys* в Северном полушарии (А) и в Восточной Азии (В).

Направление градиента и протяжённость ЭГ границ по каждому из лимитирующих распространение *H. halys* факторов среды во всех трёх анклавах отличается: например, северный предел распространения *H. halys* в Европе определяется недостаточной теплообеспеченностью, а в Северной Америке – преимущественно низкими зимними температурами. Недостаточная влагообеспеченность лимитирует распространение *H. halys* в Северной Америке в западном направлении, а в Европе – преимущественно в южном и юго-восточном. Это связано с региональными особенностями распределения экологических факторов среды. Рассмотрим их подробнее.

ЭГ границы *H. halys* в Восточной Азии. На родине *H. halys* в Восточной Азии вид распространён в Китае, Северной и Южной Корее, Японии, а также отмечается в странах Юго-Восточной Азии [Lee, 2015; Hamilton et al., 2018]. Ландшафтное многообразие региона создаёт такую конфигурацию градиентов факторов среды, что северный предел распространения *H. halys* в континентальной части определяется низкими зимними температурами (рис. 2В). На северо-западе расположена пустыня Гоби; здесь распространение *H. halys* сдерживает недостаточная влагообеспеченность. Далее к югу на отрогах Гималаев недостаточная теплообеспеченность предвещает воздействие низких температур и

служит основным фактором, определяющим границу распространения *H. halys* (рис. 2В).

Первичный ареал вида мог бы служить источником ценнейшей информации для ЭГ анализа распространения *H. halys*, особенно для уточнения экологического минимума по зимним температурам и экологических максимумов по температурным факторам. К сожалению, малое количество корреспондентов данных о местонахождениях этого и других видов в Восточной Азии делает доступную информацию фрагментарной и недостаточной для анализа.

ЭГ границы распространения *H. halys* в Северной Америке и уточнение предела экологической толерантности к низким зимним температурам. Проникновение *H. halys* в Северную Америку произошло раньше, чем в Европу [Ноебеке, Carter, 2003; Arnold, 2009]. Поэтому можно предположить, что к настоящему времени в Северной Америке вид более полно занял свою потенциальную экологическую нишу. В связи с этим, пределы ЭГ толерантности *H. halys* по некоторым лимитирующим его распространение факторам среды могут с большей точностью

быть определены в Северной Америке, чем в Европе, и таким образом представлять прогностическую ценность для определения потенциальных границ его инвазионного ареала в Европе.

Экологическим барьером для продвижения *H. halys* на север Североамериканского континента служит воздействие низких зимних температур и недостаточная теплообеспеченность периода активного развития. Градиенты этих двух факторов в Северной Америке однонаправленны; при этом ЭГ минимумы по зимним температурам часто предвзвешивают минимумы по теплообеспеченности (рис. 3).

Ключевой фрагмент ЭГ границы, определяемый неблагоприятными зимними условиями и позволяющий уточнить экологический минимум *H. halys* по отношению к низким зимним температурам, приходится в Америке на равнинные территории Канады (провинции Квебек и Онтарио) и на северные американские штаты (Миннесота, Висконсин, Мичиган, Вермонт, Нью-Хемпшир, Мэн). Для этой территории, по сведениям БД iNaturalist, подтвержденным фотографиями,

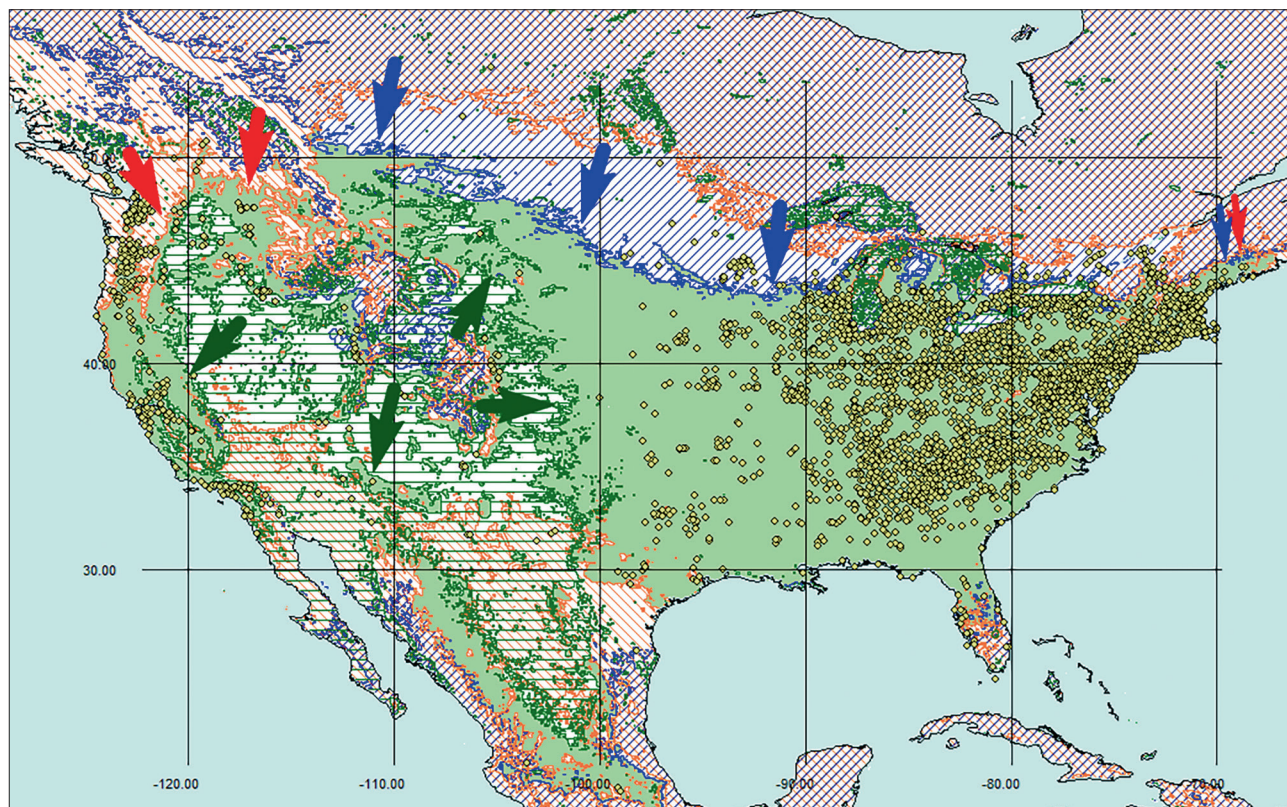


Рис. 3. Эколого-географические границы распространения *Halyomorpha halys* в Северной Америке. Условные обозначения см. на рис. 2

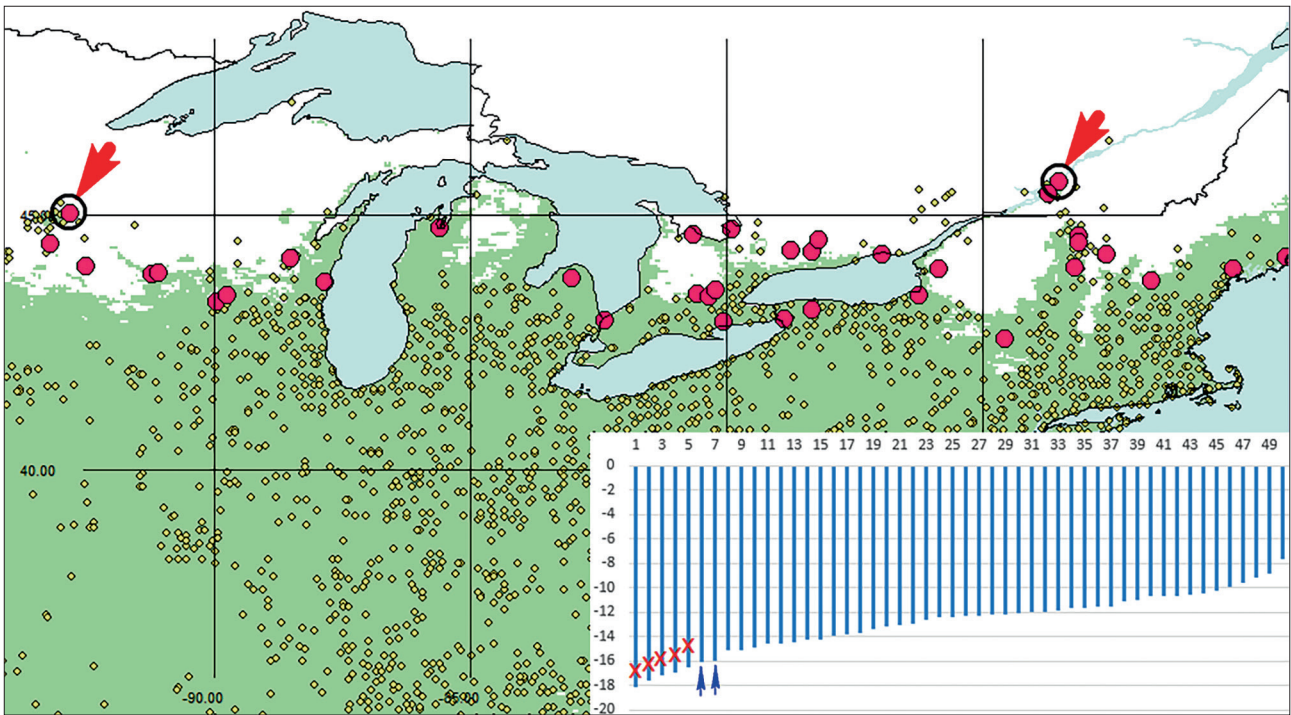


Рис 4. ЭГ пределы толерантности *Halyomorpha halys* по фактору зимних температур на ключевом участке ЭГ границы в Северной Америке.

Красными точками показаны местонахождения, в которых зарегистрировано присутствие личинок. Значения среднемесячных январских температур (LSTnight01), экстрагированные в точках обнаружения личинок, показаны диаграммой ранжированного ряда на врезке (по горизонтали – порядковый номер точки, по вертикали – среднемесячная январская температура (LSTnight01)). Дальнейшие пояснения в тексте.

был проведён уточняющий отбор местонахождений личинок *H. halys*. Всего в этой зоне с низкими температурами выявлена 51 точка регистрации личинок. В этих точках сняты значения январских температур и представлены в виде ранжированного ряда (рис.4).

Проверка точки 1 ранжированного ряда (местонахождение со значением январских температур $-18.2\text{ }^{\circ}\text{C}$; рис. 4) показывает, что представленный в этом местонахождении экземпляр клопа не является *H. halys* и он подлежит удалению из используемой нами в ЭГ анализе выборки местонахождений вида. Аналогичная ситуация с точками 3 и 4 ранжированного ряда. Точки 2 и 5 в ряду местонахождений с температурами -17.6 и $-16.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ исключены из-за невысокой точности их геопривязки (для них указана точность до 27 км; при этом в радиусе 27 км от этих местонахождений январская температура на карте варьирует в диапазоне нескольких градусов). Точное определение вида и геопривязку имеют следующие в ряду местонахождения *H. halys* в Миннесоте (45.06135° с. ш., 92.8124° з. д.) и

Монреале (45.67425° с. ш., 73.5045° з. д.); январские температуры в них составляют -16.1 и $-16.0\text{ }^{\circ}\text{C}$, соответственно (рис. 4). Дальнейшие точки ранжированного ряда со значениями $-15.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ и выше не вызывают нареканий. В городах Квебек и Виннипег, для которых известно, что *H. halys* в них не натурализовался [д-р Т. Гариэпи (Т. Gariepy), персональное сообщение, 2023], зимние температуры более низкие: от $-17\text{ }^{\circ}\text{C}$ и ниже (рис. 4).

Анализ экстрагированных значений на ключевом участке ЭГ границы позволяет считать **температуру $-16.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ экологическим минимумом** для *H. halys* по январской ночной температуре поверхности, снятой с карты Modis (Mod11C3).

Градиент снижения влагообеспеченности направлен в Северной Америке с запада на восток. Западнее Великих озёр до Скалистых гор зональную ЭГ границу распространения *H. halys* определяет недостаточная влагообеспеченность (рис. 3). Северная Америка служит хорошим источником информации при изучении ЭГ предела *H. halys* по факто-

ру влагообеспеченности, поскольку обширный участок равнинной ЭГ границы *H. halys* в США определяется именно этим фактором при оптимальных значениях остальных лимитирующих факторов. Анализ распространения *H. halys* в Северной Америке по градиенту влагообеспеченности показывает, что встречаемость *H. halys* снижается с ростом аридности. Однако в населённых пунктах, где обычно проводится озеленение, *H. halys* способен формировать аazonальные самоподдерживающиеся популяции даже в самых экстремальных зональных условиях влагообеспеченности.

Северная Америка не может служить единственным надёжным источником данных для уточнения предела ЭГ толерантности *H. halys* по отношению к фактору теплообеспеченности, поскольку ЭГ граница распространения *H. halys* по теплообеспеченности или проходит по горной территории (на западе континента), или экологические минимумы по этому фактору предваряются воздействием критических значений зимних температур (на востоке). Уточнение пределов ЭГ толерантности *H. halys* в горах затруднено мозаичным распределением показателей теплообеспеченности, так как глобальные слои экологических карт недостаточно детальны для проведения ЭГ анализа по этому фактору в горных областях. Минимальное из значе-

ний СЭТ_{13.3 °C}, экстрагированных на небольших восточных равнинных фрагментах ЭГ границы, определяемых фактором теплообеспеченности, составляет 526 градусо-дней в г. Миафорд (Meaford), Канада (44.6471° с. ш., 80.64655° з. д.). Это местонахождение одновременно находится в зоне пессимума и по показателю зимних температур (среднемесячная январская ночная температура поверхности составляет -12.0 °C), поэтому экстрагированное из этой точки значение по фактору теплообеспеченности требует проверки.

ЭГ границы распространения *H. halys* в Европе и уточнение экологических пределов по фактору теплообеспеченности. Направление градиента теплообеспеченности определяется воздействием общезонального сезонного широтного градиента тепла, определяемого углом наклона оси вращения Земли к Солнцу и направленного с севера на юг. В Европе дополнительно этот градиент корректируется потоком тепла, переносимым с запада тёплым атлантическим течением (Гольфстрим). Под влиянием этих двух климатообразующих факторов градиент зимних температур в Западной Евразии направлен не с юга на север (как, например, в Северной Америке), а с юго-запада на северо-восток. Такая особенность приводит к расхождению градиентов теплообеспеченности и зимних

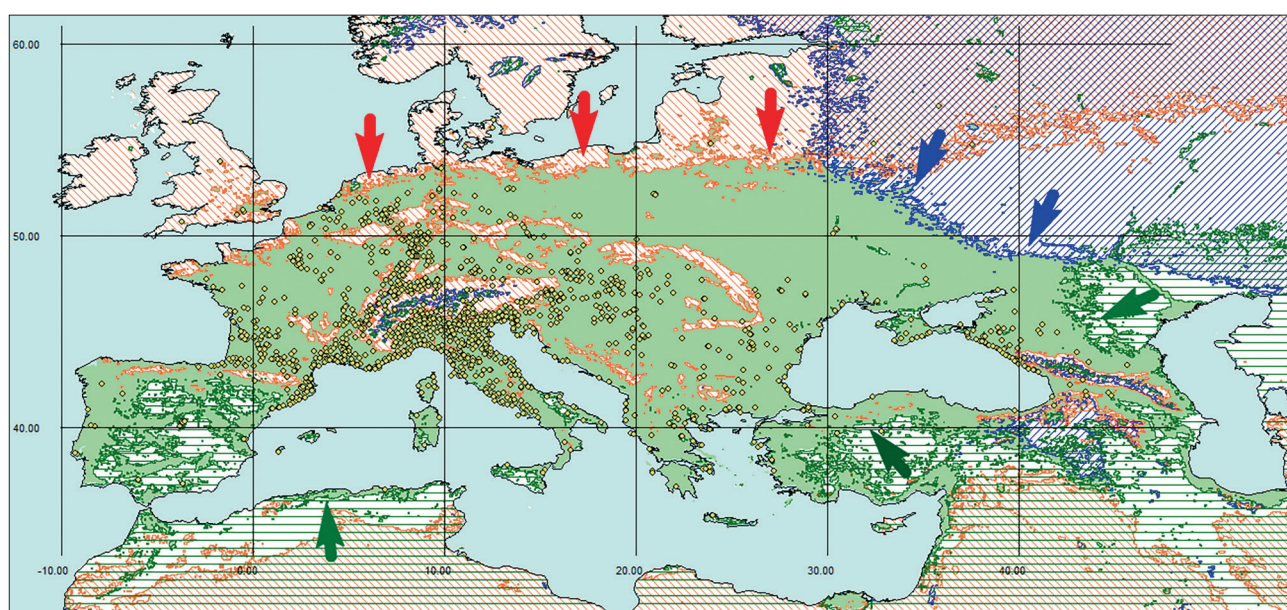


Рис. 5. ЭГ границы распространения *Halyomorpha halys* в Европе. Условные обозначения см. на рис. 2.

температур, что позволяет в Европе оценивать воздействие этих факторов на организмы отдельно (рис. 5).

В качестве ключевого участка для уточнения предела ЭГ толерантности *H. halys* по фактору теплообеспеченности была использована северная равнинная граница инвазионного ареала вида в Европе (рис. 5). Личинки в Нидерландах и на севере Германии обнаружены в 50 точках. Местонахождение *H. halys* близ г. Залтбоммел (Zaltbommel) в Нидерландах (51.75331° с. ш.; 5.22064° в. д.) характеризуется наименьшим на северной равнинной границе в Европе доказанным для натурализовавшихся популяций значением $S\bar{E}T_{13.3\text{ }^{\circ}\text{C}}=537$ градусо-дней. Это близко к значению, полученному в Северной Америке (526 градусо-дней; см. выше). Таким образом экологический минимум по теплообеспеченности, определённый при анализе североамериканских данных, подтверждается.

На всей равнинной территории Западной и Центральной Европы зимние температуры комфортны для *H. halys* (рис. 5). Это связано с обогревающим воздействием тёплого течения Гольфстрим. Суровость зим нарастает в Европе в направлении с запада на восток. Проникновение *H. halys* в зону с низкими зимними температурами (в Украину и южные регионы России) произошло только в 2014–2016 гг. [Musolin et al., 2022], и популяции *H. halys* на этих территориях ещё не стабилизировались. Поэтому при определении ЭГ амплитуды *H. halys* по отношению к зимним температурам европейская территория на данном этапе инвазии не является показательной. При этом сведения о пределах ЭГ толерантности *H. halys* к низким температурам, полученные по результатам ЭГ анализа на Североамериканском континенте, позволяют прогнозировать вероятные пределы распространения *H. halys* и в Восточной Европе.

Выявление границ ЭГ пессимумов и расчёт вероятности встречаемости *H. halys*.

Общий подход к расчёту и картированию вероятности встречаемости вида описан в разделе «Материалы и методы». Конкретно расчёт вероятности встречаемости вида в градиентах пессимумов по зимним температурам и суммам температур проводили на трансектах,

проложенных на участках полей градиентов по каждому из рассматриваемых факторов. Трансекты прокладывали таким образом, что они включали в себя соответствующие ключевые фрагменты ЭГ границ. Это гарантировало включение в массив анализируемых данных информации, снятой в местонахождениях *H. halys*, характеризующихся минимальными значениями рассматриваемых факторов. Для расчёта динамики встречаемости *H. halys* по градиенту нижнего пессимума по зимним температурам была взята трансекта в пределах североамериканского анклава (рис. 6).

За границу ЭГ пессимума было принято значение фактора среды, снятое с графика фактической встречаемости в точке его перегиба в сторону плато оптимальных значений. Таким образом диапазон ЭГ пессимума для зимних температур составил от -16.1 до -12.0°C . Расчет вероятности встречаемости *H. halys* в диапазоне пессимума проводился по данным о фактической его встречаемости в интервалах пессимума по экспоненциальной формуле (рис. 6В).

Аналогично определен ЭГ пессимум и рассчитана вероятность встречаемости *H. halys* по фактору теплообеспеченности. Расчет динамики встречаемости в диапазоне нижнего пессимума по теплообеспеченности проведен на европейской трансекте. В Европе градиент по фактору теплообеспеченности не такой плавный, как в Америке и прерывается горными массивами Пиренеев, Альп, Карпат. Но, в отличие от Америки, воздействие недостаточной теплообеспеченности на *H. halys* на этом фрагменте не предваряется воздействием низких зимних температур.

Вероятности встречаемости описываются формулами: для области нижнего пессимума по зимним температурам:

$$\text{Occurr_LST_low} = -0.10246 + \exp(7.03713 + (0.57779) \times \text{LST01night}) \quad (R=0.99873) \quad (1)$$

и для области нижнего пессимума – по суммам температур:

$$\text{Occurr_SET_low} = -0.02178 + \exp(-9.2072 + (1.08575) \times \text{SET}/100) \quad (R=0.99985) \quad (2)$$

Диапазон вероятности встречаемости от 0 до 1 (0 – в точке экологического минимума, 1 – в области оптимума).

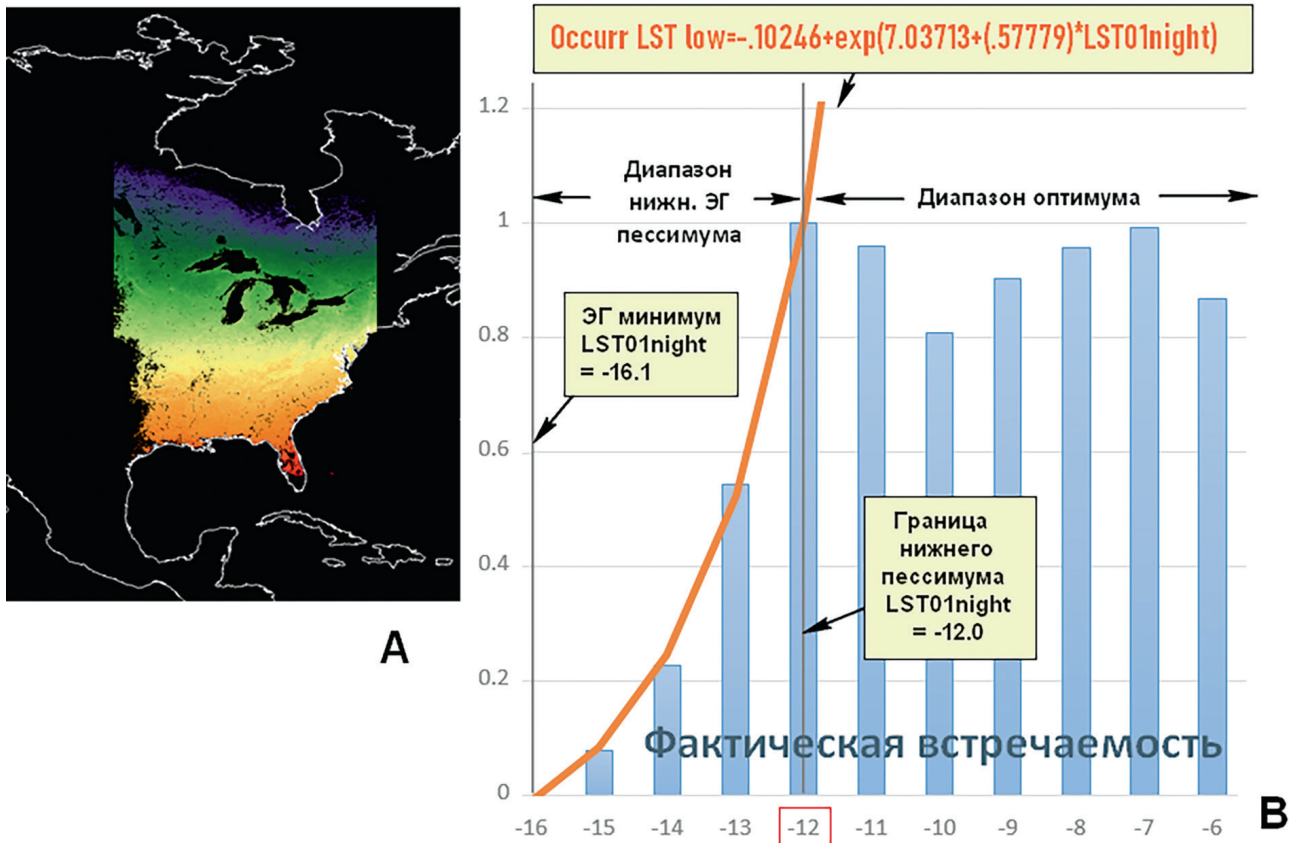


Рис. 6. Расчёт вероятности встречаемости *Halyomorpha halys* на североамериканской трансекте (А) по градиенту нижнего пессимума по зимним температурам (В). На оси абсцисс представлены интервалы значений зимних температур, на оси ординат – показатели фактической встречаемости, нормализованные к 1 по значению оптимума. Синяя столбчатая диаграмма показывает фактическую встречаемость вида в диапазоне зимних температур с интервалами 1 °С, оранжевая линия – аппроксимация динамики встречаемости вида в диапазоне нижнего пессимума экспоненциальной формулой. На рисунке 6А представлен фрагмент глобального растра средних январских ночных температур, рассчитанный по слоям Modis (Mod11C3) за период 2001–2020 гг. [Wan et al., 2015].

Растры вероятности встречаемости, рассчитанные в градиентах отдельных факторов среды по выведенным формулам (1) и (2), были объединены в итоговую растровую карту таким образом, что каждой ячейке итогового растра присваивалось значение вероятности встречаемости по фактору, находящемуся в минимуме (см. раздел «Материалы и методы»).

Сравнение ЭГ границ *H. halys* в Европе и Северной Америке и ЭГ потенциал распространения вида в Европе. Значения ЭГ минимумов по теплообеспеченности, экстрагированные в местонахождениях *H. halys* на ключевых равнинных участках ЭГ границ в Европе и Северной Америке, оказываются близкими и составляют 537 и 526 градусо-дней, соответственно, что может свидетельствовать о том, что в обоих анклавах *H. halys* достиг границ своего экологического минимума по теплообеспеченности.

Анализ распространения *H. halys* по градиенту влажности в Северной Америке показывает, что с городскими поселениями на участках искусственного озеленения вид способен проникать и натурализоваться в самых экстремальных по аридности зонах. В связи с этим за условный зональный ЭГ минимум *H. halys* по влагообеспеченности мы принимаем 2-перцентильное значение NDVI, экстрагированное только на неурбанизированных территориях Северного полушария (NDVI=0.46). При этом на итоговую карту (рис. 7) выносим слой урбанизированных территорий с указанием, что озеленённые территории поселений пригодны для натурализации *H. halys* независимо от степени аридности зоны при условии экологической пригодности территории по остальным факторам среды. В Европе аридность сдерживает расселение *H. halys* или снижает скорость про-

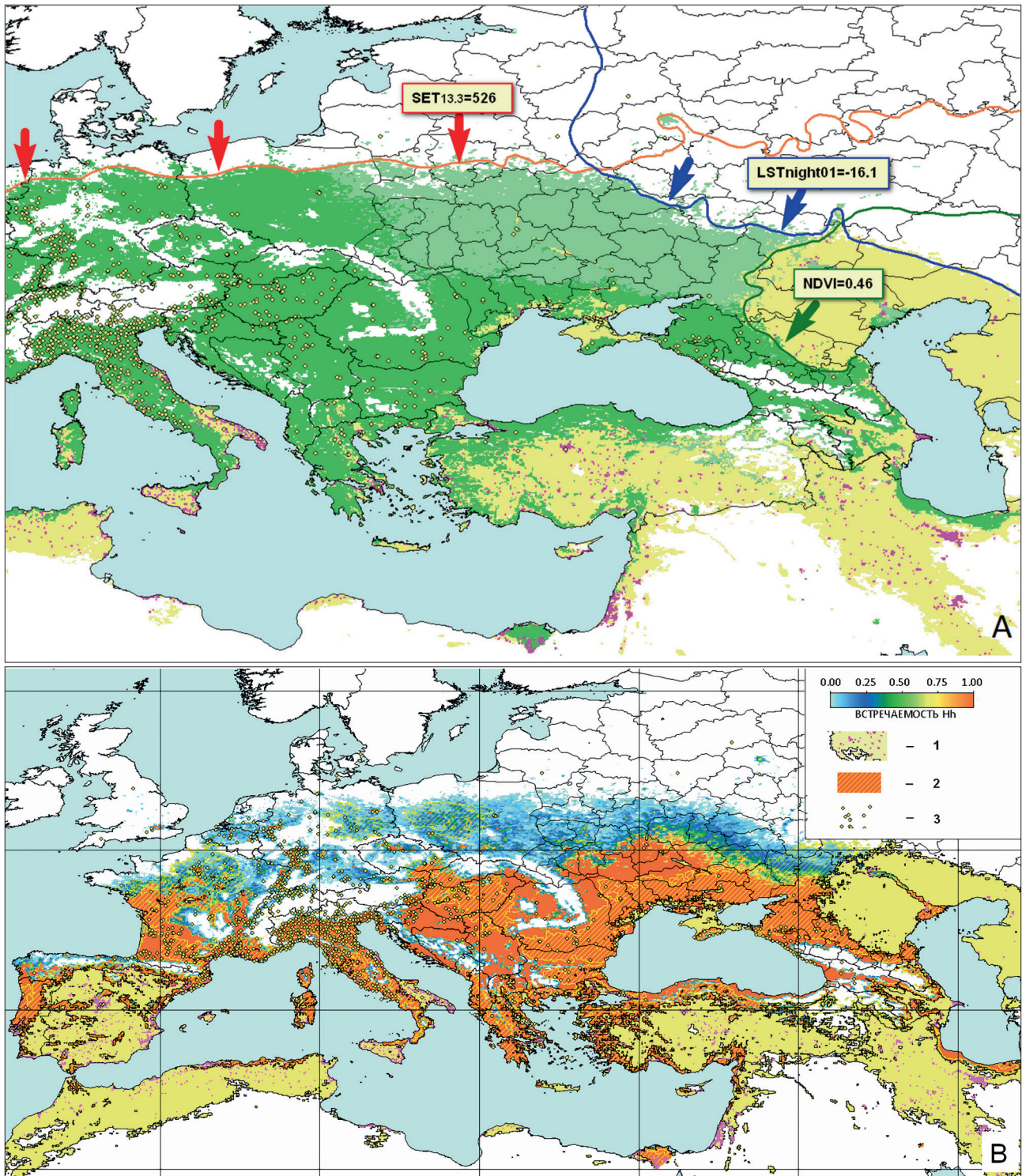


Рис. 7. Эколого-географический потенциал распространения (инвазионного ареала) (А) и вероятность встречаемости (В) *Halyomorpha halys* в Европе.

А – ЭГ границы *H. halys*: оранжевая линия – по фактору теплообеспеченности ($СЭТ_{13,3}^{\circ C}$), синяя линия – по зимним температурам ($LST_{night01}$), зелёная линия – по влагообеспеченности ($NDVI$). Жёлтой заливкой показаны аридные территории. Стрелки – см. легенду к рис. 1. В – вероятность встречаемости вида представлена в условных значениях шкалы от 0 до 1. Жёлтой заливкой (1) показаны территории, непригодные по влагообеспеченности, пурпурным – городские поселения в аридной зоне; жёлтая штриховка (2) – территории пессимальные по влагообеспеченности; жёлтые точки (3) – современные местонахождения вида.

цесса расселения в Испании, на юге Италии, Греции, Украины и европейской территории России.

Достигнутые ЭГ пределы по **низким зимним температурам** в Европе и Северной Америке не совпадают. Причины несовпаде-

ния могут быть в разной продолжительности инвазионного процесса в этих двух анклавах, региональных особенностях пространственного распределения экологических факторов и/или в особенностях местоположений первичных проникновений. Так в Северной Америке от г. Аллентаун (Adams Island, Allentown) в штате Пенсильвания (40.60000° с. ш.; 75.48333° з. д.), где *H. halys* был первоначально обнаружен в 1996 г., до его ЭГ границы по фактору зимних температур на востоке Канады расстояние составляет около 700 км. Восточные регионы США и Канады связаны мощным транспортным потоком. Условия влагообеспеченности на всём этом участке инвазии оптимальны (рис. 3). Поэтому в восточных провинциях Канады вблизи ЭГ границы по зимним температурам *H. halys* был отмечен уже в 2010 г. [Fogain, Graff, 2011]. Совершенно другую ситуацию мы наблюдаем в Европе, где от точки первого обнаружения *H. halys* в 2004 г. в Лихтенштейне [Arnold, 2009] до потенциальной ЭГ границы *H. halys* по зимним температурам в Восточной Европе расстояние составляет более 2000 км. При этом транспортный поток из Западной в Восточную Европу по мере продвижения на восток существенно снижается, а аридность климата и напряжённость зимнего стресса нарастают. Все это, вероятно, задерживает распространение *H. halys* в Восточной Европе.

Результаты ЭГ анализа европейских местонахождений *H. halys* на данном этапе инвазионного процесса показывают, что самые низкие значения средних ночных январских температур наблюдаются в точках обнаружения личинок *H. halys* в Восточной Украине в Киеве (−10.0 °C; 50.45789° с. ш., 30.40293° в. д.) и Днепре (−9.7 °C; 48.46176° с. ш., 35.04368° в. д.), а на юго-западе РФ – в Ростове-на-Дону (−9.7 °C; 47.21093° с. ш., 39.76331° в. д.). Можно предположить, что со временем в Европе *H. halys* сможет достичь температурных пределов, достигнутых этим видом в Северной Америке (средние ночные температуры поверхности в январе составляют −16.1 °C), продвинувшись в таком случае в восточном и северо-восточном направлениях (рис. 7А).

Валидация модели ЭГ ниши *H. halys* и сравнение её с другими моделями. ЭГ модель распространения *H. halys*, созданная посредством проведённого нами ЭГ анализа, объясняет 92.2% местонахождений *H. halys*, известных по БД iNaturalist на 05.03.2022, при этом выявляются как экологически пригодные 13 445 925 км² площади Северного полушария. За год, прошедший с момента создания представляемой ЭГ модели, в публикациях появились указания на новые местонахождения *H. halys*. Все они попадают в площадь смоделированной ранее ЭГ ниши. Это местонахождения в Узбекистане [Gandjaeva et al., 2022], Словакии [Szanyi et al., 2022], Польше [Gierlasiński, Taszakowski, 2013–2023], Германии [Hartung et al., 2022], Португалии [Gaspar et al., 2023], Причерноморской части Турции [Kibar et al., 2023]. Из новых 12 018 местонахождений *H. halys*, зарегистрированных в БД iNaturalist за период с 05.03.2022 до 08.01.2023 и не вошедших в ранее проведённый анализ, 95.0%, попадают в площадь ЭГ ниши, предсказанную ЭГ моделью.

Глобальные модели экологической ниши *H. halys* ранее представлены в нескольких публикациях [Zhu et al., 2012; Kriticos et al., 2017; Streito et al., 2021]. Результат нашего моделирования по технологии ЭГ анализа и моделирования ниш, в целом, совпадает с лучшей до настоящего времени глобальной моделью экологической ниши *H. halys* [Kriticos et al., 2017], составленной в программе CLIMEX. Для Европы наша модель несколько точнее предсказывает некоторые локальные ситуации прежде всего за счёт большей детализации использованных при анализе и моделировании экологических карт. В частности, выявленная нами ниша полнее охватывает некоторые фактические местонахождения *H. halys* в горных и предгорных районах Альп, в том числе в Швейцарии (рис. 8).

При этом предложенная нами модель несколько специфичней, за счёт включения меньшей территории при сохранении высокого уровня предикативности. Так для Европы она, в целом, прогнозирует меньшую площадь потенциальной пригодности для *H. halys*, прежде всего за счёт включения

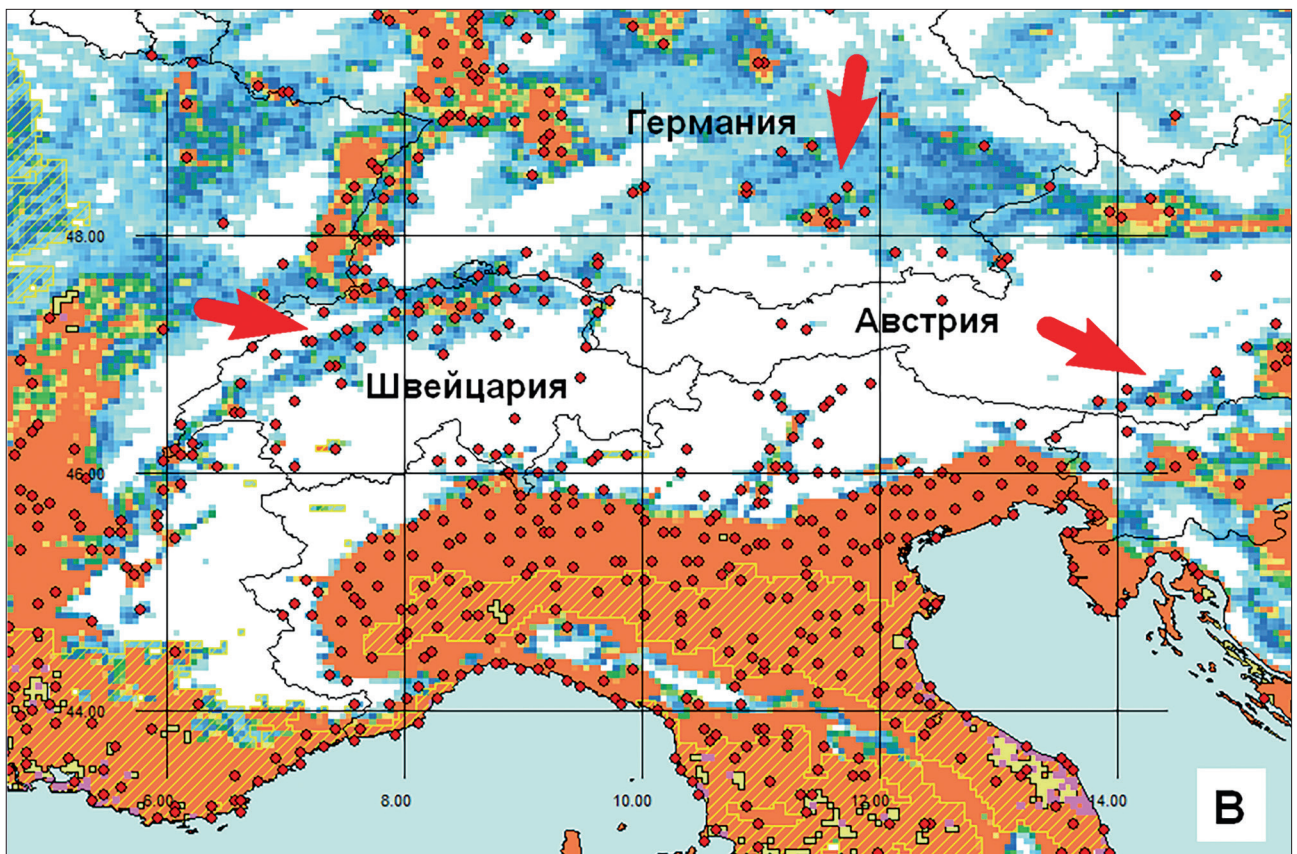
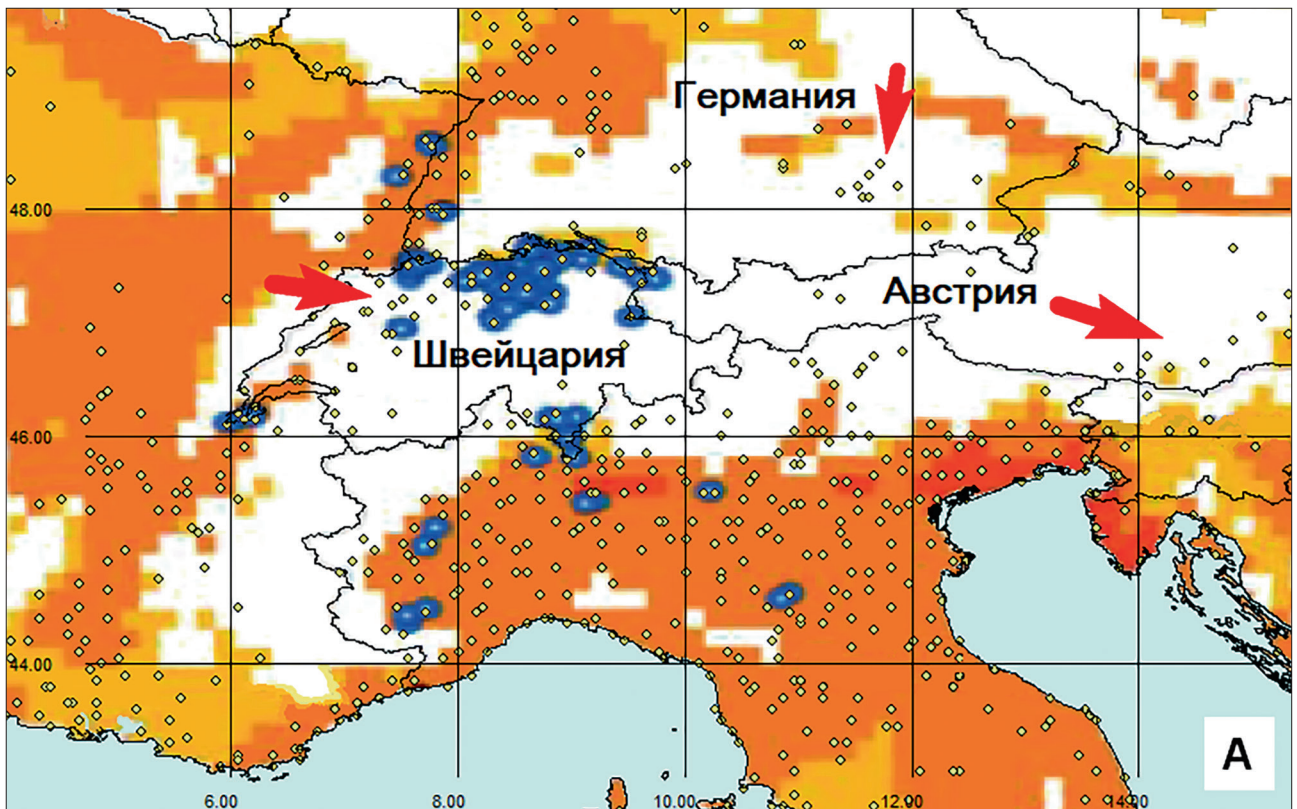


Рис. 8. Сравнение фрагментов карт ЭГ потенциала распространения *Halyomorpha halys* в Европе по модели Критикос и др. [Kriticos et al., 2017] (А) и предложенной нами модели (В). Точками показаны современные местонахождения *H. halys*, стрелками – местонахождения вида, по-разному предсказанные двумя моделями.

меньшей территории в восточной части инвазионного европейского ареала. Это связано, по-видимому, с отличиями в выбранных при моделировании пределах экологической толерантности по зимним температурам. Критикос с соавторами [Kriticos et al., 2017] принимают за экологический минимум *H. halys* по зимним температурам значение $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$. Это значение определено по северокитайским точкам из набора Чжу и др. [Zhu et al., 2012], в котором точка с самыми экстремальными значениями температур находится в провинции Цзилинь на северо-востоке Китая. Современные данные (а сейчас в открытых БД имеется информация о более чем 50 тыс. точек регистрации *H. halys*) пока не подтверждают натурализации вида в областях с зимними температурами $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$ в мире, и в провинции Цзилинь, в частности. Можно предположить, что в указанной точке был зарегистрирован случай проникновения, не приведший к натурализации этого вида. Другие подтверждения способности *H. halys* натурализоваться в регионах с такими низкими зимними температурами пока отсутствуют. Если такая способность инвазионных популяций подтвердится, тогда потенциал распространения *H. halys* в Европе сможет простираться до Урала, как это указано в более ранних моделях Критикоса и др. [Zhu et al., 2012; Kriticos et al., 2017].

Карта вероятности встречаемости *H. halys* в Европе в более высоком разрешении размещена в свободном доступе [Hh_Euro occurrence.tif..., 2023].

Потенциал дальнейшего распространения *H. halys* в Европе. На современном этапе инвазии в Восточной Европе *H. halys* распространился и активно расселяется преимущественно в пределах зоны с оптимальными значениями определяющих распространение вида факторов среды: в Венгрии, Румынии, Болгарии, Чехии, Словакии, Молдове, регионах Причерноморья и Предкавказья [Musolin et al., 2022]. Ориентируясь на ЭГ пределы распространения, достигнутые североамериканскими популяциями *H. halys*, можно предположить возможность дальнейшего распространения вида в Европе по градиенту зимних температур. Неохваченные инвазией территории, характеризующиеся

диапазоном зимних температур от -10.0 до $-16.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ и при этом экологически пригодные для *H. halys* по остальным факторам среды, расположены в Восточной Европе: на востоке Польши, в Украине, на юге Беларуси и на юго-западе Российской Федерации (рис. 7А). Эти территории характеризуются пессимальными для *H. halys* условиями одновременно по совокупности нескольких факторов среды, поэтому вероятность встречаемости и натурализации *H. halys* в этой части восточноевропейской зоны потенциального распространения невысокая (рис. 7В).

В пределах крупных городов, являющихся островами тепла [Tougo et al., 2009], не исключена возможность образования самоподдерживающихся популяций *H. halys* вплоть до 55° с. ш. В частности, в зоне риска находится Москва (рис. 7В). Интересно, что экологически пригодные для *H. halys* по температурным факторам территории в Европе в среднем расположены севернее, чем в Северной Америке. В связи с этим инвазия в перечисленные выше регионы может быть затруднена тем, что должна будет сопровождаться адаптивным изменением фотопериодической реакции, индуцирующей зимнюю имагинальную диапаузу у этого вида.

Следует принимать во внимание, что дальнейшее изменение климата, в том числе в Европе, окажет непосредственное влияние на границы инвазионного ареала насекомых [Andrew, Hughes, 2005; Parmesan, 2006; Deutsch et al., 2008; Musolin, 2007; Мусолин, Саулич, 2012].

Заключение

Сравнение ЭГ границ *H. halys* в Европе с распространением этого вида в Северной Америке и в Азии позволило сделать некоторые предположения о перспективах дальнейшего распространения *H. halys* в Европе. В ряде регионов Европы *H. halys* ещё не достиг пределов своей ЭГ толерантности, и его распространение может продолжаться до достижения этих пределов как в условиях современного климата, так и в случае его потепления. Дальнейшее продвижение инвайдера в Европе может происходить в восточном направлении, границы этого продвижения

будут связаны прежде всего со способностью *H. halys* адаптироваться к неблагоприятным зимним условиям. При этом в Восточной Европе значительные территории характеризуются пессимальными для *H. halys* значениями одновременно по совокупности нескольких факторов. Это может задерживать дальнейшее распространение или препятствовать ему, затруднять натурализацию и снижать встречаемость *H. halys* в этих регионах. На значительной части европейского инвазионного ареала натурализация вида будет возможна только в интразональных условиях городских поселений, которые характеризуются более мягкими микро- и мезоклиматическими условиями

Мониторинг динамики распространения *H. halys* на ключевых участках ЭГ границ может дать дополнительную информацию для уточнения последующей динамики его инвазионного ареала. Ключевыми участками для мониторинга по **фактору теплообеспеченности** могут служить северная граница распространения *H. halys* в Западной и Центральной Европе и северо-восточный фрагмент границ ареала в Северной Америке. В отношении уточнения предела экологической толерантности *H. halys* к **неблагоприятным условиям зимовки** ключевыми участками мониторинга на данный момент могут служить границы распространения вида в Канаде. С распространением *H. halys* в Восточной Европе информация для уточнения пределов устойчивости *H. halys* к неблагоприятным зимним условиям будет поступать из Украины и России. Интересная информация о факторах, определяющих низкоширотные границы натурализации *H. halys* и значения ЭГ температурных максимумов, может быть получена с южных границ первичного ареала вида в юго-восточной Азии при условии увеличения и расширения местной сети корреспондентов открытых баз данных.

Благодарности

Авторы выражают признательность анонимным рецензентам за конструктивные замечания и предложения.

Финансирование работы

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 21-16-00050 (<https://rscf.ru/project/21-16-00050/>).

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

- Афонин А.Н., Кулакова Ю.Ю., Фёдорова Ю.А. Технологии моделирования экологических ниш как инструмент анализа фитосанитарного риска // Вестник защиты растений. 2021. Т. 104. № 1. С. 40–52. <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2021-104-1-14422>
- Афонин А.Н., Милютин Е.А., Мусолин Д.Л. Методы расчёта сумм эффективных температур по среднемесячным температурным данным и составление глобальных карт для эколого-географического моделирования // Метеорология и гидрология (в печати).
- Афонин А.Н., Соколова Ю.В. Эколого-географический анализ и моделирование распространения биологических объектов с использованием ГИС. СПб.: Изд-во ВВМ, 2018. 121 с.
- Мусолин, Д.Л., Саулич, А.Х. Реакции насекомых на современное изменение климата: от физиологии и поведения до смещения ареалов // Энтомологическое обозрение. 2012. Т. 91, вып. 1. С. 3–35. <https://doi.org/10.1134/S0013873812070019>
- Andrew N.R., Hughes L. Arthropod community structure along a latitudinal gradient: implications for future impacts of climate change // Austral Ecology. 2005. Vol. 30. P. 281–297. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2005.01464.x>
- Arnold K. *Halyomorpha halys* (Stål, 1855), eine für die europäische Fauna neu nachgewiesene Wanzenart (Insecta: Heteroptera, Pentatomidae, Pentatominae, Cappaeini) // Mitteilungen des Thüringer Entomologenverbandes. 2009. Т. 16 (1). P. 19.
- Booth T.H., Nix H.A., Busby J.R., Hutchinson M.F. Bioclim: The first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MaxEnt studies // Diversity and Distribution. 2014. Vol. 20. P. 1–9. <https://doi.org/10.1111/ddi.12144>
- Cira T.M., Venette R.C., Aigner J., Kuhar T., Mullins D.E., Gabbert S.E., Hutchison W.D. Cold tolerance of *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) across geographic and temporal scales // Environmental Entomology. 2016. Vol. 45. P. 484–491. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv220>

- Deutsch C.A., Tewksbury J.J., Huey R.B., Sheldon K.S., Ghalambor C.K., Haak D.C., Martin P.R. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2008. Vol. 105. P. 6668–6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>
- Didan K. MOD13C2 MODIS / Terra Vegetation Indices Monthly L3 Global 0.05Deg CMG V006. 2015, distributed by NASA EOSDIS Land Processes DAAC.
- Eastman J.R. IDRISI Guide to GIS and Image Processing Accessed in IDRISI Selva. Clark University, Worcester, 2009. P. 182–185.
- EcoMaps_Hh (Electronic resource) // (<https://drive.google.com/drive/folders/1KgEIRC1OANQ56A32hMmP-F4kEnIqZ8rK?usp=sharing>). Accessed 15.09.2023.
- Fogain R., Graff, S. First records of the invasive pest, *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae), in Ontario and Quebec // Journal of the Entomological Society of Ontario. 2011. Vol. 142. P. 45–48.
- Gandjaeva L.A., Hudayberdieva M.O., Abdullaev I.I., Mirzayeva G.S., Yusupboev E.K. First record of *Halyomorpha halys* (Heteroptera: Pentatomidae) from Uzbekistan // Zoosystematica Rossica. 2022. T. 31 (2). C. 329–331 DOI: 10.31610/zsr/2022.31.2.329
- Gaspar H., Castro S., Grosso-Silva J.M., van der Heyden T., Loureiro J. Exponential outspread of *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Hemiptera: Pentatomidae) in Portugal // Arquivos Entomológicos, 2023. Vol. 26. P. 13–18.
- Gierlasiński G., Taszakowski A. Pluskwiaki różnoskrzydłe (Hemiptera: Heteroptera) Polski. 2013–2023. // (<http://www.heteroptera.us.edu.pl/mapy/halyomorpha-halys.html>). Accessed 15.09.2023.
- Hamilton G.C., Ahn J.J., Bu W., Leskey T.C., Nielsen A.L., Park Y.-L., Rabitsch W., Hoelmer K.A. *Halyomorpha halys* (Stål) // In: McPherson J.E. (Ed.) Invasive Stink Bugs and Related Species (Pentatomidae): Biology, Higher Systematics, Semiochemistry and Management. CRC Press: Boca Raton, FL, USA, 2018. P. 243–292.
- Hartung V., Heller M., Husemann M. First record of the invasive true bug (Heteroptera) *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) from Hamburg with other records from Northern Germany and possible implications for its range expression // Evolutionary Systematics. 2022. Vol. 6 (1). P. 57–64. doi: 10.3897/evolsyst.6.80744
- Hh_Euro occurrence.tif (Electronic resource) // (<https://drive.google.com/file/d/1BMDErHpuo43oUDeZ-QcZt4dXxp5QGd43/view?usp=sharing>). Accessed 15.09.2023.
- Hoebcke E.R., Carter M.E. *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae): a polyphagous plant pest from Asia newly detected in North America // Proceedings of the Entomological Society of Washington. 2003. Vol. 105. P. 225–237.
- iNaturalist (Electronic resource) // (<https://www.inaturalist.org/taxa/81923-Halyomorpha-halys>). Accessed 05.03.2022.
- Kibar A., Mansur U., Celal T. Distribution and population density of *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Hemiptera: Pentatomidae) in Black Sea Region of Türkiye // Turkish Journal of Zoology. 2023. Vol. 47. P. 120–129. doi:10.55730/1300-0179.3122
- Kriticos D.J., Kean J.M., Phillips C.B., Senay S.D., Acosta H., Haye T. The potential global distribution of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys*, a critical threat to plant biosecurity // Journal of Pest Science 2017. Vol. 90. P. 1033–1043.
- Lee D.-H. Current status of research progress on the biology and management of *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) as an invasive species // Applied Entomology and Zoology. 2015. Vol. 50 (3). P. 277–290. <https://doi.org/10.1007/s13355-015-0350-y>
- Lee D.H., Leskey T.C. Flight behavior of foraging and overwintering brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) // Bulletin of the Entomological Research. 2015. Vol. 105 (5). P. 566–573. doi:10.1017/S0007485315000462
- Lee D.H., Short B.D., Joseph S.V., Bergh J.C., Leskey T.C. Review of the biology, ecology, and management of *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) in China, Japan, and the Republic of Korea // Environmental Entomology. 2013. Vol 4 (4). P. 627–641. <https://doi.org/10.1603/EN13006>
- Musolin D.L. Insects in a warmer world: ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change // Global Change Biology. 2007. Vol. 13 (8). P. 1565–1585. 10.1111/j.1365-2486.2007.01395.x
- Musolin D.L., Dolgovskaya M.Yu., Protsenko V.Ye., Karpun N.N., Reznik S.Ya., Saulich A.Kh. Photoperiodic and temperature control of nymphal growth and adult diapause induction in the invasive Caucasian population of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* // Journal of Pest Science. 2019. Vol. 92 (2). P. 621–631. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01080-1>
- Musolin D.L., Kirichenko N.I., Karpun N.N., Aksenenko E.V., Golub V.B., Kerchev I.A., Mandelshtam M.Y., Vasaitis R., Volkovitch M.G., Zhuravleva E.N., Selikhovkin A.V. Invasive insect pests of forests and urban trees in Russia: Origin, pathways, damage, and management // Forests. 2022. 13. 521. <https://doi.org/10.3390/f13040521>
- Nielsen A.L., Hamilton G.C., Matadha D. Developmental rate estimation and life table analysis for *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) // Environmental Entomology. 2008. Vol. 27. P. 348–355.
- Nix H.A. A biogeographic analysis of Australian elapid snakes // In: Longmore R. (Ed.) Atlas of Elapid Snakes of Australia. Australian Flora and Fauna Series. Canberra: Australian Government Publishing Service, 1986. No. 7. P. 4–15.
- Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2006. Vol. 37. P. 637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Saulich A.Kh., Musolin D.L., Seasonal Cycles of Pentatomidae // In: McPherson J.E. (Ed.) Invasive Stink Bugs and Related Species (Pentatomidae): Biology, Higher Systematics, Semiochemistry and Management. CRC Press: Boca Raton, FL, USA, 2018. P. 565–607. 10.1201/9781315371221-12

- Small C. and Center for International Earth Science Information Network (CIESIN) – Columbia University. VIIRS Plus DMSP Change in Lights (VIIRS+DMSP dLIGHT). Palisades, NY: NASA Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC). 2020. <https://doi.org/10.7927/9ryj-6467>. Accessed 09.04.2022.
- Small C., Sousa D., Yetman G., Elvidge C., MacManus K. Decades of urban growth and development on the Asian megadeltas // *Global and Planetary Change*. 2018. Vol. 165. P. 62–89. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2018.03.005>
- Streito J.C., Chartois M., Pierre É. et al. Citizen science and niche modeling to track and forecast the expansion of the brown marmorated stinkbug *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) // *Scientific Reports*. 2021. Vol. 11. 11421. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-90378-1>
- Szanyi S., Ósz A., Szanyi K., Potish L., Nagy A. The distribution of brown marmorated stink bug (*Halyomorpha halys* (Stål, 1855); Hemiptera: Pentatomidae) in the Northeast part of the Carpathian Lowland (West Ukraine) // *Acta Agraria Debreceniensis*. 2022. Vol. 1. P. 191–194. <https://doi.org/10.34101/actaagrar/1/10831>
- Tougou D., Musolin D.L., Fujisaki K. Some like it hot! Rapid climate change promotes changes in distribution ranges of *Nezara viridula* and *Nezara antennata* in Japan // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2009. Vol. 130 (3). P. 249–258. [10.1111/j.1570-7458.2008.00818.x](https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2008.00818.x)
- von Liebig J. Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie. Braunschweig, 1840. 380 p.
- Wan Z., Hook S., Hulley G. MOD11C3 MODIS / Terra Land Surface Temperature/Emissivity Monthly L3 Global 0.05Deg CMG V006. 2015, distributed by NASA EOSDIS Land Processes DAAC. <https://doi.org/10.5067/MODIS/MOD11C3.006>. Accessed 12.12.2022.
- Wiman N.G., Walton V.M., Shearer P.W., Rondon S.I., Lee J.C. Factors affecting flight capacity of brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) // *Journal of Pest Science*. 2015. Vol. 88. P. 37–47. <http://dx.doi.org/10.1007/s10340-014-0582-6>
- Yanagi T., Hagihara Y. Ecology of the brown marmorated stink bug // *Shokubutsu Boeki* (Plant Protection). 1980. Vol. 34. P. 315–321. (in Japanese)
- Zhu G., Bu W., Gao Y., Liu G. Potential geographic distribution of brown marmorated stink bug invasion (*Halyomorpha halys*) // *PLoS One*. 2012. Vol. 7: e31246. [doi:10.1371/journal.pone.0031246](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031246)

THE POTENTIAL OF DISTRIBUTION OF THE BROWN MARMORATED STINK BUG *HALYOMORPHA HALYS* (HETEROPTERA: PENTATOMIDAE) IN EUROPE DETERMINED ON THE BASIS OF THE COMPARATIVE ANALYSIS OF THE ECOGEOGRAPHICAL BORDERS OF ITS RANGE

©2023 Afonin A.N.^{a, *}, Musolin D.L.^{b, **}

^a Saint Petersburg State Forest Technical University named after S.M. Kirov, St. Petersburg, 194021, Russia

^b European and Mediterranean Plant Protection Organization, Paris 75011, France

e-mail: *afonin-biogis@yandex.ru, **musolin@gmail.com

Halyomorpha halys is an invasive pest heteropteran. Based on the records of *H. halys* from its natural (East Asia) and invasive (North America and Europe) ranges and their comparison with the maps of the key environmental factors, the ecological and geographical boundaries of its distribution were identified and the limits of the ecological tolerance of the species in relation to the main environmental factors determining its distribution were clarified. The longer history of the species' invasion in North America, the features of the spatial distribution of environmental factors, and the location of the initial penetration allowed *H. halys* to occupy its potential ecological niche more fully in North America compared to Europe. A comparative ecogeographical analysis of the current distribution of *H. halys* in North America made it possible to estimate the near-term prospects for the distribution of this invader in Europe. In the coming years and under the current climate, the main expansion of *H. halys* in Europe might be in the easterly direction, i.e. through the territory of Ukraine, to the south of Belarus, and in the south-west of the Russian Federation. The extend of this advance will be associated primarily with the ability of *H. halys* to adapt to harsh overwintering conditions. Within large cities, which often serve as heat islands, establishment of sustainable populations of *H. halys* seems possible up to 55° N. At the same time, over a large part of Eastern Europe a few environmental factors have parameters which are pessimal for *H. halys*. This might contain the further spread of the species in Europe, hinder its naturalization, and reduce the occurrence of *H. halys* in these regions.

Key words: *Halyomorpha halys*, biological invasion, ecological boundaries, ecogeographical analysis, ecological niche, ecological niche modeling, range, tolerance limits.